

ISSN 0320-9652

Том 17, Номер 6

Ноябрь - Декабрь 2024



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



НАУКА

— 1727 —

Российская академия наук

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

Том 17 № 6 2024 Ноябрь–Декабрь

Основан в 1995 г.

Выходит 6 раз в год

ISSN 0320-9652

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук Российской академии наук*

Главный редактор А.В. Крылов

Заместители главного редактора: С.И. Генкал, В.Т. Комов, Д.С. Павлов

Ответственный секретарь Т.И. Добрынина

Редакционная коллегия

А.А. Бобров, В.В. Бульон, М.Б. Вайнштейн, Ю.В. Герасимов,
И. Гонг, Ю.Ю. Дгебуадзе, Г.И. Извекова, Е.А. Криксунов, В.И. Лазарева,
Н.М. Минеева, Н.Н. Немова, С.А. Поддубный,
Ю.С. Решетников, К. Ринке, С. Синвей, Д. Тиллетт,
Д.В. Тихоненков, М.В. Флинт, Г.М. Чуйко

Зав. редакцией Е.В. Терашкевич

Russian Academy of Sciences

Biologiya Vnutrennikh Vod

Vol. 17 No 6 2024 November–December

The Journal was founded in 1995
and 6 issues are published

Editor-in-Chief Alexander V. Krylov

Deputy Editors-in-Chief: Sergey I. Genkal, Victor T. Komov, Dmitry S. Pavlov

Coordinating Editor Tatiana I. Dobrynina

Editorial board

Alexander A. Bobrov, Victor V. Bulyon, Mikhail B. Vainstein, Yuriy V. Gerasimov,
Yingchun Gong, Yuriy Yu. Dgebuadze, Galina I. Izvekova, Yevgeniy A. Kriksunov,
Valentina I. Lazareva, Natal'ya M. Mineeva, Nina N. Nemova,
Sergey A. Poddubnyi, Yuriy S. Reshetnikov, Karsten Rinke,
Xu Xinwei, Donald Tillitt, Denis V. Tikhonenkov, Mikhail V. Flint, Grigoriy M. Chuiko

Chief of Editorial staff Elena V. Terashkevich

Адрес редакции:

119071 Москва, Ленинский пр., д. 33;
тел. (495) 958-12-60; e-mail: editorbvv@yandex.ru

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Институт биологии внутренних вод РАН;
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: isdat@ibiw.ru

**Москва
ФГБУ «Издательство «Наука»**

СОДЕРЖАНИЕ

Том 17, номер 6, 2024

Водная флора и фауна

Диатомовые водоросли Красноярского водохранилища

C. И. Генкал, А. Н. Шаров, Е. И. Калеева

865

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Мышечная система *Aspidogaster limacoides* (Trematoda, Aspidogastridae)

И. В. Ястребова, М. В. Ястребов

873

Два новых вида рода *Cryptomonas* (Cryptophyta: Cryptophyceae)
из Национального парка Каттьен (Вьетнам)

Н. А. Мартыненко, Е. С. Гусев, Фан Чонг Хуан

885

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Взаимное влияние цианобактерий и зеленых водорослей при совместном культивировании
на примере *Dolichospermum spiroides*, *Planktothrix agardhii* и *Chlorella vulgaris*

Л. А. Гайсина, Е. О. Новикова, Н. Б. Гибадуллина, А. А. Падалка, Т. Е. Павлюк

898

Сезонная динамика планктонных водорослей Волжского плеса

Куйбышевского водохранилища в 2017 г.

Л. Ю. Халиуллина, И. И. Халиуллин

907

Пигменты в кернах как показатели динамики трофического состояния бентали
крупного водохранилища

Л. Е. Сигарева, Н. А. Тимофеева, В. В. Законнов

920

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Среда обитания и особенности развития планктонных сообществ
的独特的“圆盘形”湖泊的生物群落。Надым (Западная Сибирь)

*А. В. Соромотин, О. А. Алешина, М. А. Шумилов, Н. В. Приходько,
С. А. Николаенко, М. А. Куликова*

930

Исследования зообентоса средних и малых рек бассейна Нижней Волги (обзор)

Л. В. Головатюк, В. А. Гусаков

945

Ихтиология

Особенности структуры и питания рыбного населения
горных ледниковых озер западных склонов Урала

В. И. Пономарев

960

Многолетние изменения в росте муксуна *Coregonus muksun* р. Оби

А. К. Матковский, Т. А. Красноперова

973

Особенности роста и возрастная структура популяции судака *Sander lucioperca* (Percidae)
оз. Нечерица (Национальный парк “Себежский”, Псковская обл.)

Ф. С. Лобырев, К. В. Кузицкий, В. Р. Хохряков, Е. А. Кислица, Е. А. Пивоваров, С. Д. Павлов

989

Паразитология гидробионтов

Влияние миграций некоторых видов рыб Азово-Черноморского бассейна на их зараженность нематодой *Hysterothylacium aduncum* в разные сезоны

A. B. Завьялов, Е. Н. Сибирцова

1001

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Высокая внутривидовая изменчивость изотопного состава азота мышц рыб рода *Cyprinion* (Cyprinidae) Ближнего Востока

B. A. Лёвин, Дж. Кайя, А. С. Комарова, М. А. Лёвина, О. Л. Розанова, А. В. Туунов

1008

Водная токсикология

Первые данные о цианотоксинах и генах их биосинтеза в фитопланктоне мезотрофного оз. Плещеево (Ярославская обл., Россия) в период цветения воды цианобактерией *Gloeotrichia echinulata*

С. И. Сиделев, Л. Г. Корнева, Е. Н. Чернова, Е. Г. Сахарова

1016

Снижение жизнеспособности и изменение соотношения полов у потомства *Danio rerio* в результате воздействия 2,2',5,5'-тетрахлорбифенила (ПХБ 52) на производителей в преднерестовый период

Д. А. Коцур, Ю. И. Варакина, Т. Ю. Сорокина, А. С. Аксенов, А. П. Новоселов, В. П. Чашин

1027

УДК 582.26+581.9

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ КРАСНОЯРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 г. С. И. Генкал^{a,*}, А. Н. Шаров^a, Е. И. Калеева^a

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: genkal47@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2024 г.

После доработки 14.03.2024 г.

Принята к публикации 05.04.2024 г.

В фитопланктоне Красноярского водохранилища с помощью сканирующей электронной микроскопии обнаружено 53 вида, разновидности и формы водорослей. Среди них 24 – новых для водохранилища, в том числе три – для флоры России (*Achnanthidium minutissimum* var. *inconspicua*, *A. pseudolineare*, *Sellaphora obesa*), что увеличило видовой состав р. Енисея до 184 таксонов. Находки байкальских эндемиков *Didymosphenia geminata* и *Hannaea baicalensis*, а также обской формы *Aulacoseira ambiguus* f. *curvata* позволили расширить ареалы этих водорослей.

Ключевые слова: Красноярское водохранилище, фитопланктон, диатомовые водоросли, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0320965224060019, EDN: WYYHQJ

Река Енисей – главная водная артерия Сибири и наиболее многоводная река России, входит в число семи самых крупных рек мира. Первые сведения о водорослях р. Енисея появились в конце XIX в. (Cleve and Grunow, 1880; Boldt, 1885; Borge, 1891). Следующий этап в изучении фитопланктона связан с рыбохозяйственным освоением реки. Большое значение имеет работа П.И. Усачева (1928), заложившая основы дальнейшего исследования р. Енисея. По мнению автора, в период исследования по руслу реки распределение планктона было равномерным. Среди массовых планктонных видов П.И. Усачев отмечал два вида диатомовых – *Asterionella formosa* Hassall и *Melosira italica* (Ehrenberg) Kützing. Кроме них, доминировали и другие диатомовые водоросли: *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt, *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg, *Diatoma hyemale* (Roth) Heiberg, *Ceratoneis arcus* (Ehrenberg) Kützing. Особую ценность имеют данные о количественном развитии фитопланктона и его структуре, полученные в период незначительной антропогенной нагрузки на реку (Грезе, 1957). В последующие годы фитопланктон изучали в верхнем течении реки, где проводили интенсивное гидростроительство. До зарегулирования р. Енисея фитопланктон в верхнем и среднем течении был беден и состоял преимущественно из водорослей дна и обрастателей, трофический статус соответствовал олиготрофному типу (Баженова, 1992).

Наиболее активный период изучения альгофлоры р. Енисея пришелся на период с 50-х

по 70-е годы XX в. Фитопланктон и фитобентос реки до и на стадии формирования Красноярского водохранилища изучали В.Н. Грезе (1957, 1959), И.С. Трифонова (1972), А.Е. Кузьмина (1973), Т.С. Чайковская и Г.Д. Левадная с коллегами (Чайковская, 1972–1974, 1975а, 1975б, 1977; Левадная, 1975; Левадная, Чайковская, 1977; Куксн, Чайковская, 1979; Левадная и др., 1980), О.П. Баженова (1992) и А.Д. Приймаченко (Приймаченко и др., 1993).

Сопоставляя результаты исследований 1974 г. (Чайковская, 1977) по фитопланктону верховья р. Енисея (от истока до Красноярского водохранилища) с имеющимися ранними данными по реке до зарегулирования (от г. Абакан до г. Красноярск) (Усачев, 1928; Грезе, 1957; Чайковская, 1972), Т.С. Чайковская (1977) установила, что для обоих периодов наблюдений характерен один и тот же доминирующий комплекс водорослей, их невысокая численность, межгодовые колебания в содержании отдельных видов и значительная роль бентосных форм ($\geq 50\%$). Сводные данные литературных и собственных исследований представлены в работе (Левадная, 1986), в которой отмечено 472 представителя отдела Bacillariophyta в фитобентосе р. Енисея, в том числе 158 для Красноярского водохранилища. Результаты первых исследований диатомовых водорослей в фитопланктоне Среднего и Нижнего Енисея (материал 1972–1973 гг.) с использованием трансмиссионной электронной микроскопии были опубликованы в работе

(Генкал, Кузьмина, 1984), обнаружено шесть новых для флоры р. Енисея центрических диатомовых водорослей из родов *Cyclotella*, *Stephanodiscus* и *Thalassiosira*. Исследования диатомовых в 1984–1987 гг. (Приймаченко и др., 1993) выявили 174 таксона: 28 представителей класса *Centrophyceae* и 146 *Pennatophyceae*. При этом отмечено, что диатомовые уступали в количестве таксонов лишь зеленым водорослям. Исследования А.Д. Приймаченко и О.П. Баженовой (1990) посвящены изменениям структуры фитопланктона в результате антропогенного воздействия. О.П. Баженовой (1992) проведены крупномасштабные систематические исследования фитопланктона р. Енисея в условиях зарегулированного стока, изучены сезонная и межгодовая динамика количественных показателей. Обнаружено 460 внутривидовых таксонов: Cyanobacteria – 45, Dinophyta – 9, Chrysophyta – 21, Euglenophyta – 13, Bacillariophyta – 174, Chlorophyta – 189 (Баженова, 1992). Сравнение данных, приведенных в работе Грэзе (1957) до зарегулирования р. Енисея с таковыми в 1984–1987 гг. (Баженова, 1992) показало, что в Верхнем и Среднем Енисее биомасса фитопланктона увеличилась в 4–5 раз, численность – в 10–23 раза. Это свидетельствует о преобразовании структуры фитопланктона и преобладании мелкоклеточных видов.

Исследования фитоперифитона (Глущенко, 2010) различных плесов Красноярского водохранилища в августе 2000–2002 и 2005 гг. выявили 88 видов водорослей, по числу видов доминировали диатомовые (52 вида). Фитоперефитон характеризовался как диатомово-зеленый с присутствием цианобактерий и эвгленовых водорослей. Такой характер фитобентоса отмечали и ранее (Левадная, 1975, 1986).

Современные исследования на участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС показали в составе альгофлоры наличие 65 таксонов диатомовых водорослей, в их числе 12 центрических диатомей и 53 пеннатных (Пономарева, 2015). В связи с низкой обеспеченностью минеральным питанием развитие фитопланктона в р. Енисее характеризуется невысокими показателями – средняя биомасса <1 мг/л, среднее содержание хлорофилла *a* <5 мкг/л (Пономарева, 2013; Минеева, Шур, 2014). Изучен фитопланктон, собранный в верхнем, среднем и нижнем течении р. Енисея в июне–июле 1984–1987 гг. для уточнения видового состава с учетом современных представлений о систематике и экологии отдельных видов *Bacillariophyta* (Генкал, Баженова, 2015). Авторы составили список из 58 таксонов диатомовых водорослей, из них 17 – новые для альгофлоры р. Енисея (5 определены только до рода), 6 – для альгофлоры России (Генкал, Баженова, 2015).

Исследования фитопланктона в 2008–2014 гг. на 34-м км ниже Красноярской ГЭС (Пономарева,

Постникова, 2017) показали, что его основу составляют диатомовые водоросли (66% общего видового состава), преобладающие в планктоне во все сезоны года. Авторами выявлено 99 видов и внутривидовых таксонов водорослей: диатомовые (65 таксонов рангом ниже рода), зеленые (22), цианобактерии (8), динофитовые (2), золотистые (1) и криптофитовые (1). Наибольший вклад в общую численность и биомассу фитопланктона вносили нанофитопланктон (2–20 мкм) и микрофитопланктон (20–64 мкм). В комплекс доминантов в ранневесенний период входили *Diatoma vulgare* Bory и *Hannaea arcus* (Ehrb.) Patr., в летний – *Aulacoseira islandica* и *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., позднелетний – *Fragilaria crotonensis* (Пономарева, Постникова, 2017).

Цель работы – изучить видовое разнообразие диатомовых водорослей Красноярского водохранилища с помощью сканирующей электронной микроскопии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Красноярское водохранилище – крупный глубоководный водоем комплексного назначения, созданный зарегулированием стока плотиной Красноярской ГЭС на границе верхнего и среднего течений р. Енисея в 40 км от г. Красноярск. Время заполнения водохранилища – 1967–1970 гг., площадь водного зеркала 2000 км², объем водных масс 73.3 км³, протяженность 396 км, коэффициент водообмена 0.5–1.0, средняя глубина 37 м, максимальная глубина 105 м, годовое колебание уровня воды 18 м. Водоем мезо-эвтрофного типа.

Пробы фитопланктона отбирали 26–31 июля 2023 г. двухлитровым батометром Руттнера на 19 станциях по всему водохранилищу интегрально из слоя 0–5 м. Пробы с каждого горизонта сливали в ведро, перемешивали, затем из этого объема отбирали 0.5 л. Пробу фитопланктона фиксировали 1.5 мл раствора Люголя с добавлением 40% формалина, ледяной уксусной и хромовой кислот (Садчиков, 2003).

Створки диатомей освобождали от органических веществ методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-6510 LV.

При определении водорослей использовали современные систематические сводки и определители (Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; 2011, 2017; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009, 2016; Levkov et al., 2013; Melzeltin, Lange-Bertalot, 2014; Куликовский и др., 2016; Houk et al., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследованном материале доминировали *Fragilaria crotensis* Kitton, *Handmannia comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich emend. Genkal (= *Cyclotella radiososa* (Grun.) Lemm.), *Pantocsekia ocellata* (Pantocsek) K.T. Kiss et Acs (= *Cyclotella ocellata* (Pantocsek)). Всего выявлено 53 вида, разновидностей и форм из 28 родов: *Acanthoceras zachariasii* (Brun) Simonsen; *Achnanthidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki; *A. minutissimum* var. *inconspicua* Østrup**; *A. pseudolineare* Van de Vijver, Novais et Ector**; *A. species*; *Amphora pediculus* (Kützing) Grunow; *Asterionella formosa* Hassall; *Aulacoseira ambigua* f. *ambigua* (Grunow) Simonsen*; *A. ambiguaf. curvata* (Skabitsch.) Genkal*; *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen; *A. islandica* (D. Müller) Simonsen; *A. pusilla* (F. Meistor) Tuji et Houki emend. Genkal*; *Cocconeis euglypta* Ehrenberg*; *C. lineata* Ehrenberg*; *C. species*; *Cyclostephanos makarovae* (S.I. Genkal) K. Schultz*; *Cyclotella meneghiniana* Kützing; *Cymbella affins* Kützing; *Diatoma tenuis* Agardh; *D. vulgaris* Bory; *Didymosphenia grunowii* Lange-Bertalot et Metzeltin*; *Encyonema minutum* (Hilse) D.G. Mann*; *Fragilaria crotensis* Kitton; *F. vaucheriae* (Kützing) Petersen; *Frustulia vulgaris* (Thwaites) De Toni*; *Geissleria paludosa* (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin*; *Gomphonema paludosum* E. Reichardt*; *G. species 1*; *G. species 2*; *G. species 3*; *G. species 4*; *G. species 5*; *Gyrosigma spencerii* (Quekett) Griffith et Henfrey; *Handmannia comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich emend. Genkal; *Hannaea baicalensis* Genkal, Popovskaya et Kulikovskiy*; *Hippodonta coxiae* Lange-Bertalot*; *Melosira varians* Agardh; *Navicula cryptotenelloides* Lange-Bertalot*; *N. cryptotenella* Lange-Bertalot*; *N. cari* Ehrenberg*; *N. reichardtiana* Lange-Bertalot*; *N. species*; *Nitzschia graciliformis* Lange-Bertalot et Simonsen emend. Genkal et Popovskaya*; *N. pumila* Hustedt*; *Pantocsekia ocellata* (Pantocsek) K.T. Kiss et Ács; *P. species*; *Pinnularia parvulissima* Krammer*; *Rhoicosphenia abbreviata* (Agardt) Lange-Bertalot; *Sellaphora obesa* D. G. Mann et Bayer**; *S. species*; *Stephanodiscus triporus* Genkal et Kuzmin*; *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kutzing emend. Genkal; *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère. Среди них – новые для флоры Красноярского водохранилища (* – 24 таксона) и России (** – 3) и водоросли, определенные только до рода. Ниже приведены иллюстрации таксонов, новых для водохранилища и краткие диагнозы и иллюстрации новых для флоры России и определенных только до рода (рис. 1, рис. 2).

Achnanthidium minutissimum var. *inconspicua* Østrup (рис. 1а). Длина створки 11 мкм, ширина 2.6 мкм, штрихов 30 в 10 мкм.

A. pseudolineare Van de Vijver, Novais et Ector (рис. 1б). Длина створки 12.2 мкм, ширина 2.8 мкм, штрихов 35 в 10 мкм.

A. species (рис. 1в). Длина створки 12.2 мкм, ширина 2.8 мкм, штрихов 35 в 10 мкм.

Cocconeis species (рис. 1л). Длина створки 18.7 мкм, ширина 10.6 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

Gomphonema species 1 (рис. 1т). Длина створки 40 мкм, ширина 10 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Gomphonema species 2 (рис. 2а). Длина створки 16 мкм, ширина 2.8 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

Gomphonema species 3 (рис. 2б). Длина створки 39 мкм, ширина 4 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

Gomphonema species 4 (рис. 2в). Длина створки 21.5–24 мкм, ширина 4.2–5.4 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Gomphonema species 5 (рис. 2г). Длина створки 15 мкм, ширина 3 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Navicula species (рис. 2м). Длина створки 14.6 мкм, ширина 5 мкм, штрихов 20 в 10 мкм, ли-неол 40 в 10 мкм.

Pantocsekia species (рис. 2п). Диаметр створок 2.6–4.2 мкм, штрихов 25–30 в 10 мкм.

Sellaphora obesa D. G. Mann et Bayer (рис. 2с). Длина створки 23.3 мкм, ширина 7.4 мкм, штрихов 21 в 10 мкм.

Sellaphora species (рис. 2т). Длина створки 19 мкм, ширина 6.8 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В указанных выше публикациях по р. Енисею и Красноярскому водохранилищу в качестве доминирующих приводятся виды, которые были зарегистрированы и нами (*Fragilaria crotensis*, *Handmannia comta* и *Pantocsekia ocellata*). Согласно данным (Чайковская, 1973, 1975; Левадная, 1986), в фитопланктоне водохранилища и микрофитобентосе р. Енисея было выявлено 160 таксонов *Bacillariophyta* из 36 родов. По результатам изучения фитопланктона р. Енисея с помощью электронной микроскопии (Генкал, Кузьмина, 1984; Генкал, Баженова, 2015) видовой список был расширен на 23 таксона. В фитоперифитоне Красноярского водохранилища выявлено 88 видов водорослей, доминировали диатомовые (52 вида). Среди них по числу родов преобладали *Fragilariaeae* (5) *Naviculaceae* (4), по два рода было в *Cymbellaceae*, *Diatomaceae*, *Achnanthaceae* и *Surellaceae* (Глущенко, 2010). В нашем материале обнаружено 53 таксона диатомовых водорослей из 28 родов, из них 12 представителей центрических диатомей. Также нами выявлено 19 новых видов для Красноярского водохранилища и три новых вида для флоры России. Увеличение видового богатства и появление новых для водоема внутри видовых таксонов свидетельствуют об интенсивно идущей сукцессии фитопланктона (Баженова, Михайлов, 2021). Наибольшее видовое богатство

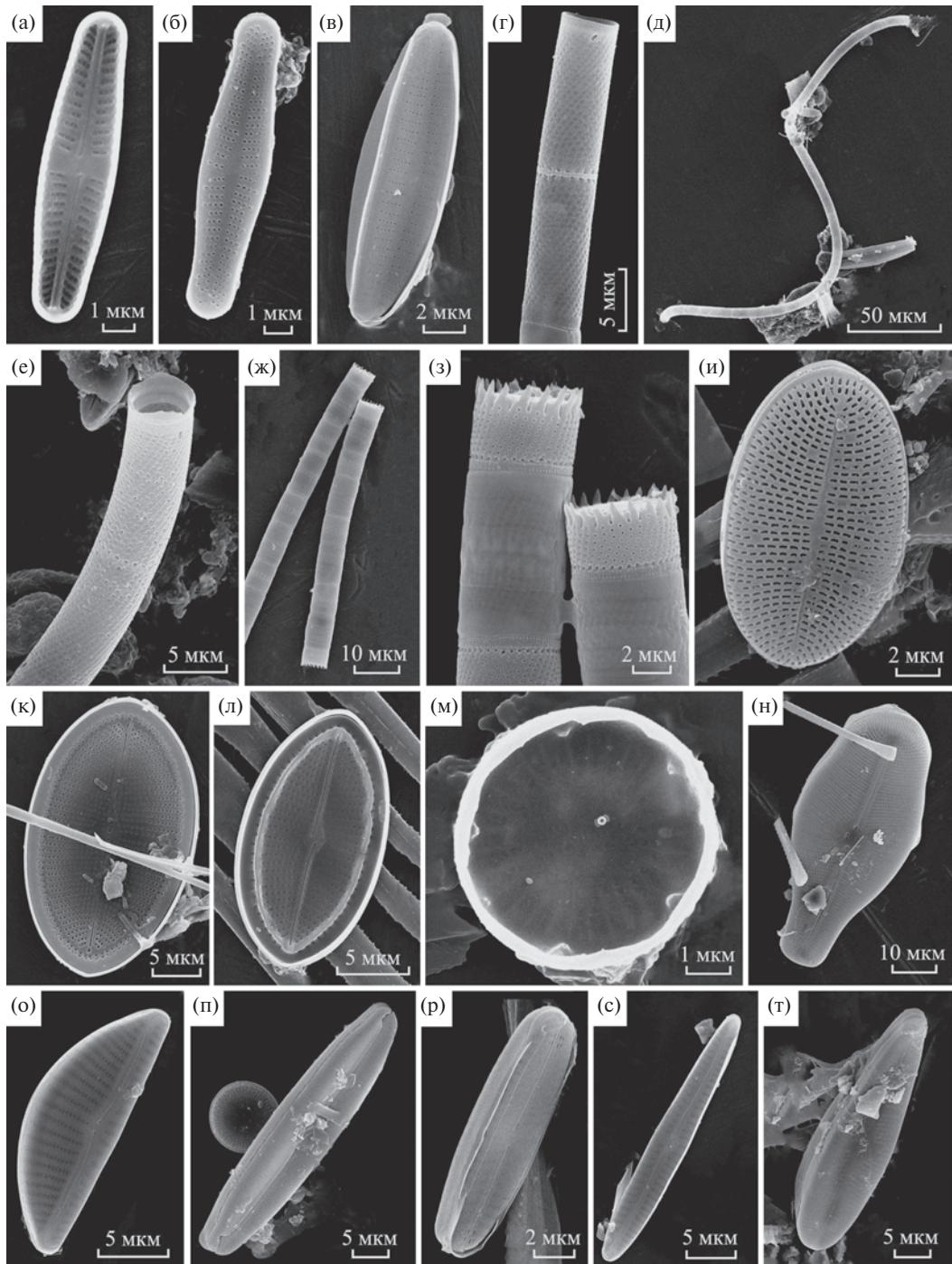


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Achnanthidium minutissimum* var. *inconspicua*; б – *A. pseudolineare*; в – *A. species*; г – *Aulacoseira ambigua* f. *ambigua*; д, е – *A. ambigua* f. *curvata*; ж, з – *A. pusilla*; и – *Cocconeis euglypta*; к – *C. lineata*; л – *C. species*; м – *Cyclostephanos makarovaie*; н – *Didymosphenia grunowii*; о – *Encyonema minutum*; п – *Frustulia vulgaris*; р – *Geissleria paludosa*; с – *Gomphonema paludosum*; т – *G. species 1*; а, м – створки с внутренней поверхностью; б–л, н–т – с наружной.

отмечено в родах *Achnanthidium* (4) и *Aulacoseira* (4), *Navicula* (5), *Gomphonema* (6). Г.Д. Левадная (1986) для микробентоса водохранилища приводит эти же роды как наиболее насыщенные в таксономическом плане (*Gomphonema* – 16, *Navicula* – 20). Для р. Енисея характерна также *Melosira distans* (Ehrenberg) Kützing (Левадная,

1986), позднее переведенная в род *Aulacoseira* (*A. distans* (Ehrenberg) Simonsen) (Simonsen, 1979). Вид относится к ископаемым водорослям (Houk et al., 2017). Здесь имела место неточная идентификация, что часто встречается при проведении гидробиологических исследований (Генкал, 1995). Такая ситуация сложилась из-за того, что описано

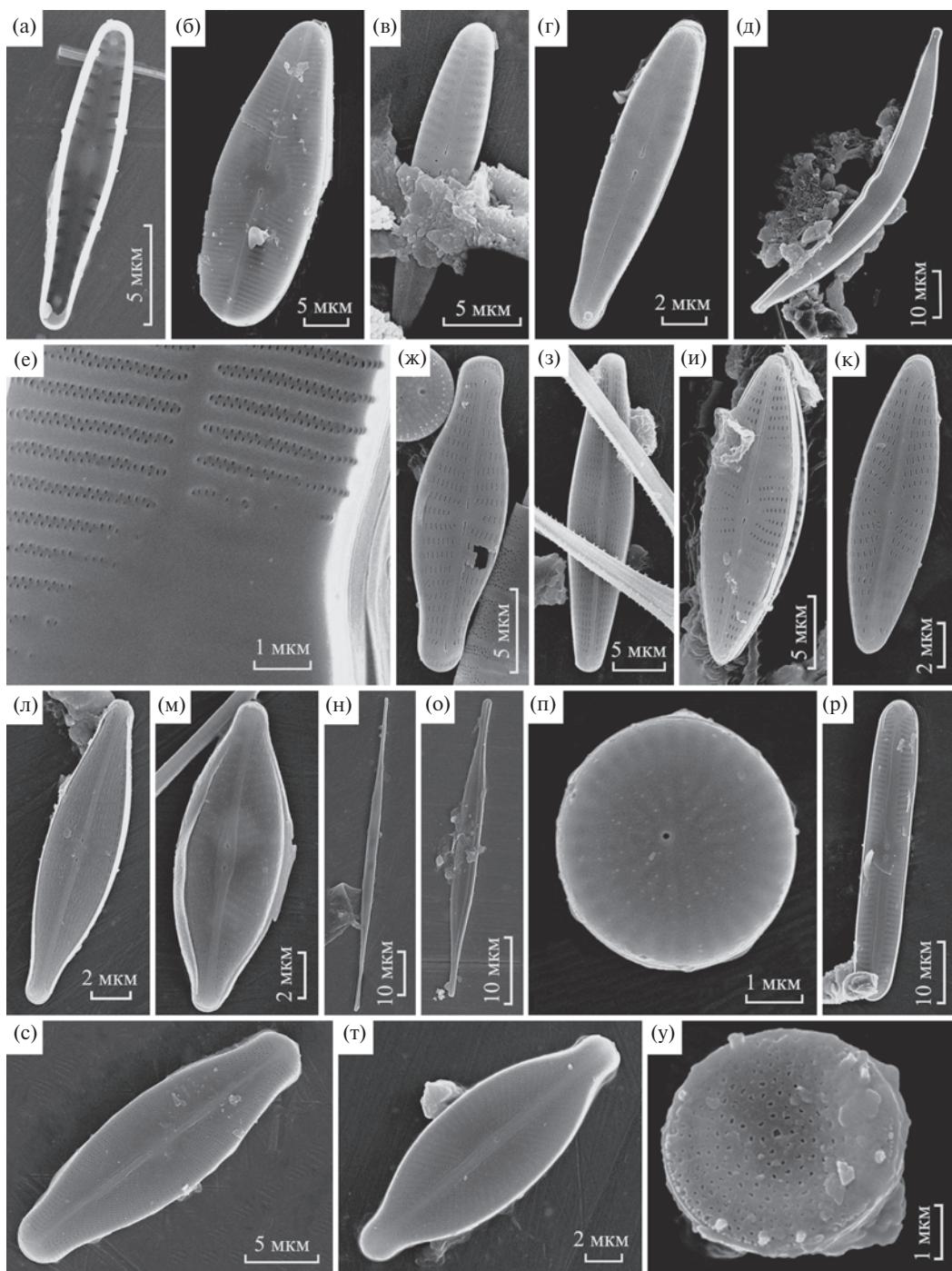


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Gomphonema* species 2; б – *G. species* 3; в – *G. species* 4; г – *G. species* 5; д, е – *Hannaea baicalensis*; ж – *Hippodonta coxiae* Lange-Bertalot; з – *Navicula cryptotenelloides*; и – *N. cryptotenella*; к – *N. cari*; л – *N. reichardtiana*; м – *N. species*; н – *Nitzschia graciliformis*; о – *N. pumila*; п – *Pantocsekia* species; р – *Pinnularia parvulissima*; с – *Sellaphora obesa*; т – *S. species*; у – *Stephanodiscus triporus*; а, д, е – створки с внутренней поверхностью; б–г, ж–у – с наружной.

несколько сходных по морфологии низкопанцирных видов диаметром до 10 мкм и их точная идентификация чаще всего возможна лишь при использовании сканирующей электронной микроскопии, в нашем материале обнаружен один из таких видов – *A. pusilla* (рис. 1ж, 1з). В списке для р. Енисея и водохранилища приводится *Ceratoneis arcus*, который был переведен в род

Hannaea – *H. arcus* (Ehrenberg) Patrick (Patrick, Reimer, 1966). В водохранилище обнаружен другой представитель рода – *Hannaea baicalensis*, описанный из оз. Байкал (Genkal et al., 2008). Возможно, на других участках реки вегетирует именно этот вид, а не *H. arcus*. В видовом списке для р. Енисея приводится *Didymosphenia geminata* (Левадная, 1986; Пономарева, Иванова, 2016). Позднее по

материалам изучения фитопланктона Верхнего, Среднего и Нижнего Енисея был обнаружен другой вид этого рода – *D. grunowii* Lange-Bertalot et Metzeltin (Генкал, Баженова, 2015), находки которого ранее были известны только из р. Ангары и оз. Байкал (Metzeltin, Lange-Bertalot, 2014). Наша находка этого вида в Красноярском водохранилище подтверждает его развитие в р. Енисее и позволяет предположить, что в этой реке *D. geminata* отсутствует. Следует отметить, что байкальские эндемики (*Aulacosira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, *Cyclotella baicalensis* Skvortzow, *C. minuta* (Skvortzow) Antipova, *Didymosphenia geminata*, *Hannaea baicalensis*) известны и из других водоемов России (Генкал и др., 2011; Куликовский и др., 2016; Генкал и др., 2020). Представляет интерес и находка в водохранилище *Aulacoseira ambigua* f. *curvata* (Skabitsch) Genkal, которая была описана из Обской губы (Генкал, Семенова, 1989), хотя другие местонахождения этой формы пока неизвестны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фитопланктоне Красноярского водохранилища обнаружено 53 таксона (виды, разновидности и формы) Bacillariophyta, включая водоросли, определенные только до рода. Выявлено 24 новых для флоры водохранилища таксона, включая байкальских эндемиков (*Didymosphenia geminata*, *Hannaea baicalensis*) и три таксона для России (*Achnanthidium minutissimum* var. *inconspicua*, *A. pseudolineare* и *Sellaphora obesa*).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки по теме № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженова О.П.** 1992. Фитопланктон Енисея (видовой состав, структура и продуктивность): Дис. ... канд. биол. наук. Минск; Беларусь.
- Баженова О.П., Михайлов В.В.** 2021. Фитопланктон как показатель современного экологического состояния Новосибирского водохранилища // Биология внутр. вод. № 6. С. 564.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221050028>
- Балонов И.М.** 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. М.: Наука. С. 87.
- Генкал С.И.** 1995. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacosira* Thw.: Тез. докл. Четвертой Всерос. конф. по водным растениям. Борок.
- Генкал С.И., Баженова О.П.** 2015. Дополнения к фlore Bacillariophyta реки Енисей // Бот. журн. Т. 100. № 9. С. 945.
- Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А.** 2011. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск: Изд-во ОАО “Рыбинский Дом печати”.
- Генкал С.И., Габышев В.А., Протопопов А.В.** 2020. Найдки диатомовых водорослей в содержимом хобота и ротовой полости мамонта позднего плейстоцена Якутии // Палеонтол. журн. № 5. С. 111. <https://doi.org/10.31857/S0031031X20050050>
- Генкал С.И., Кузьмина А.Е.** 1984. О новых центрических диатомеях флоры Енисея // Биология внутр. вод. № 62. С. 11.
- Генкал С.И., Семенова Л.А.** 1989. Материалы к фlore водорослей (Bacillariophyta) Обского Севера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 305. С. 43.
- Глущенко Л.А.** 2010. Структура фитоперифитона в оценке качества воды разнотипных водных объектов бассейна реки Енисей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10. Красноярск.
- Грезе В.Н.** 1957. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. Москва: Пищепромиздат.
- Грезе В.Н.** 1959. Биологическая продуктивность р. Енисей и ее рыбохозяйственное значение: Матер. III науч. конф. “Исследования водоемов Сибири”. Томск: ТГУ.
- Кузьмина А.Е.** 1973. Донная водорослевая растительность Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС. Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск: Наука.
- Куксин М.С., Чайковская Т.С.** 1979. Структура водорослевых сообществ как показатель типологических особенностей верхнего течения рек Оби и Енисея // Вопросы повышения рыбопродуктивности водоемов Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та.
- Куликовский М.С., Глущенко А.Н., Генкал С.И., Кузнецова И.В.** 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань.
- Левадная Г.Д.** 1975. Фитобентос Верхнего Енисея и Красноярского водохранилища. Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука.
- Левадная Г.Д.** 1986. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука.
- Левадная Г.Д., Чайковская Т.С.** 1977. Водорослевая растительность Енисея и ее продукция. Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. Всесоюз. лимнол. совещ. Лиственничное на Байкале.
- Левадная Г.Д., Чайковская Т.С., Науменко Ю.В.** 1980. К вопросу альгологического режима Саяно-Майнского комплекса водохранилищ на Верхнем Енисее. Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука.
- Минеева Н.М., Щур Л.А.** 2014. Сравнительный анализ условий функционирования фитопланктона крупных речных систем различных

- климатических зон на примере Волги и Енисея // Водн. ресурсы. Т. 41. № 2. С. 191.
- Пономарева Ю.А.* 2013. Химический состав воды и структура фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестн. Красноярск. гос. аграр. ун-та. № 7. С. 183.
- Пономарева Ю.А.* 2015. Структура и динамика патомофитопланктона реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Институт вычислительного моделирования СО РАН. Красноярск: Сиб. фед. ун-т.
- Пономарева Ю.А., Иванова Е.А.* 2016. Соотношение живых и мертвых клеток и размерная структура фитопланктона р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Сиб. экол. журн. Т. 23. № 5. С. 708.
- Пономарева Ю.А., Постникова П.В.* 2017. Временная динамика структурных и функциональных характеристик енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 38. С. 167.
- Приймаченко А.Д., Баженова О.П.* 1990. Современное состояние фитопланктона Енисея и его изменения в результате антропогенного воздействия // Вод. ресурсы. № 3. С. 104.
- Приймаченко А.Д., Шевелева Н.Г., Покатилова Т.Н. и др.* 1993. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. Новосибирск: Наука.
- Садчиков А.П.* 2003. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое пособие. Москва: Изд-во "Университет и школа".
- Трифонова И.С.* 1972. Фитопланктон Верхнего Енисея до образования Саянского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 8. № 4. С. 5.
- Усачев П.И.* 1928. Материалы к флоре водорослей р. Енисей // Тр. Сибир. науч. рыбозаводственной станции. Т. 3. № 2. С. 3.
- Чайковская Т.С.* 1972. Фитопланктон Енисея и водоемов его поймы на участке ложа Красноярского водохранилища (до зарегулирования). Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Т. 2. № 4. С. 78.
- Чайковская Т.С.* 1973. Первые сведения о фитопланктоне Красноярского водохранилища. Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск: Наука.
- Чайковская Т.С.* 1974. Продукционная характеристика фитопланктона Красноярского водохранилища. Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск: Наука.
- Чайковская Т.С.* 1975а. Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища. Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука. С. 43.
- Чайковская Т.С.* 1975б. Фитопланктон Енисея от г. Кызыла до г. Дивногорска // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. № 15. С. 38.
- Чайковская Т.С.* 1977. Фитопланктон и сток водорослей Верхнего Енисея и его притоков. Природные комплексы низших растений Западной Сибири Новосибирск: Наука. С. 2.
- Boldt R.* 1885. Bidrag till Kändedomen om Sibiriens Chlorophyllophiceer // Öfver. at Kongl. Vetenskaps. № 2. S. 91.
- Borge O.* 1891. Ettlitetbidgar till Sibiriens Chlorophyllophyce // Flora Bih. Kongl. Svensk. Vetenskaps. T. 17. № 2. S. 4.
- Cleve P.T., Grunow A.* 1880. Beitrage zur Kenntniss der arctischen Diatomeen. K. Svenska Verensk. № 17. S. 1.
- Genkal S.I., Popovskaya G.I., Kulikovskyi M.S.* 2008. New for science species from the genus *Hannaea* Patrick (Bacillariophyta) // Intern. J. Algologia. V. 10. № 4. P. 321.
- Houk V., Klee R., Tanaka H.* 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae // Fottea 17 (Suppl.). S.1.
- Krammer K.* 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und Encyonema part. // Bibl. Diatomologica. Bd 36.
- Krammer K.* 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. Encyonema part., Encyonopsis und Cymbelopsis // Bibl. Diatomologica. Bd 37.
- Krammer K.* 2000. Diatoms of Europe. Pinnularia. V. 1.
- Krammer K.* 2002. Diatoms of Europe. Cymbella. V. 3.
- Krammer K.* 2003. Diatoms of Europe. Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbelopsis, Afro-cymbella. V. 4.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1986. Teil 1. Naviculaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/1. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1988. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/2. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1991a. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaeae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1991b. Bacillariophyceae. Teil 4. Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/4. S. 1.
- Lange-Bertalot H.* 2001. Diatoms of Europe. Navicula sensu stricto, 10 genera separated from Navicula sensu lato. V. 2. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A.* 2011. Diatoms of Europe. Eunotia and some related genera. V. 6. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M.* 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books.
- Levkov Z.* 2009. Diatoms of Europe. Amphora sensu lato. V. 5. Ruggell: Gantner Verlag. P. 5.

- Levkov Z., Mitić-Kopanja D., Reichardt E.* 2016. Diatoms of Europe. The diatom genus *Gomphonema* from the Republik of Macedonia. V. 8.
- Metzeltin D., Lange-Bertalot H.* 2014. The genus *Didymosphenia* M. Schmidt // *Iconographia Diatomologica*. V. 25. P. 4.
- Patrick R.M., Reimer C.W.* 1966. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. V. 1: *Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnanthaceae, Naviculaceae*. Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia V. 13. P. 1.
- Reichardt E.* 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema* // *Iconographia Diatomologica*. Bd 8.
- Simonsen R.* 1979. The diatom system: ideas on phylogeny // *Bacillaria*. № 2. P. 9.

Diatoms of the Krasnoyarsk Reservoir

S. I. Genkal^{1,*}, A. N. Sharov¹, E. I. Kaleeva¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,*

Borok, Nekouzkii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: genkal47@mail.ru

A total of 53 diatom species, varieties and forms are found in the phytoplankton of the Krasnoyarsk Reservoir using scanning electron microscopy. Among them, 24 are new for the reservoir, including 3 new for the flora of Russia (*Achnanthidium minutissimum* var. *inconspicua*, *A. pseudolineare*, *Sellaphora obesa*), which makes it possible to expand the species composition of the Yenisei up to 184. The findings of the Baikal endemics *Didymosphenia geminata* and *Hannaea baicalensis*, as well as the Ob form *Aulacoseira ambigua* f. *curvata* expand the ranges of these algae.

Keywords: Krasnoyarsk Reservoir, phytoplankton, diatoms, electron microscopy

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 576.895.122

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА *Aspidogaster limacoides*
(Trematoda, Aspidogastridae)

© 2024 г. И. В. Ястребова^{a,*}, М. В. Ястребов^{a, b, **}

^aЯрославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

^bИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: yarina.3112@yandex.ru

**e-mail: mvy@uniyar.ac.ru

Поступила в редакцию 11.11.2023 г.

После доработки 03.04.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

Описаны мускулатура тела, глотки и прикрепительного диска *Aspidogaster limacoides*. В покровах расположено три слоя мышц: кольцевой, продольный и диагональный. Подвижность ротовой воронки обеспечивается не только мускулатурой покровов и радиальной мускулатурой, но и многочисленными хордальными мышцами, ориентированными как в продольном, так и в поперечном направлениях. Мускулатура глотки включает, помимо радиальных мышц, наружные продольные, наружные кольцевые, формирующие передний сфинктер, и внутренние кольцевые. Ячеистое строение центрального диска ограничивает разнообразие его мускулатуры: в септах отсутствуют хордальные мышцы и сфинктеры. Большой размер диска обуславливает три особенности архитектоники паренхимной мускулатуры, а именно наличие в паренхиме двух мышечных перегородок, расположение дорсо-центральной мускулатуры латеро-центрально от перегородок и значительное развитие висцеро-моторных мышц.

Ключевые слова: Trematoda, *Aspidogaster limacoides*, мышечная система

DOI: 10.31857/S0320965224060022, EDN: WYXTTY

ВВЕДЕНИЕ

Мариты трематод сохраняют локализацию в органах позвоночных множеством способов, используя в разных пропорциях прикрепление и передвижение. Этому способствует большое разнообразие органов прикрепления, их топографии, а также размеров и формы тела (Ошмарин, 1960; Быховская-Павловская, 1983). Внешнее строение трематод во многом определяет архитектонику их мускулатуры и функциональную нагрузку различных групп мышц. Поэтому изучение мышечной системы марит позволяет многое узнать об особенностях освоения среды разными таксонами трематод. Среди таксонов, представители которого имеют характерный, легко узнаваемый габитус, значительный интерес представляет подкласс *Aspidogastrea*. Среди его отличительных черт выделяются крупный центральный диск полимерного строения и наличие у многих видов

ротовой воронки вместо типичной для трематод ротовой присоски. К сожалению, на сегодняшний день сведения об архитектонике мускулатуры *Aspidogastrea* неполны (Скрябин, 1952; Rohde, 1973; Bakker, Diegenbach, 1974). Основная причина неполноты – описание отдельных компонентов мышечной системы без попыток оценить ее в целом.

Цель данного исследования – изучить мускулатуру тела, глотки и центрального диска одного из представителей подкласса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили трематоды *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1835 из кишечника язя (*Leuciscus idus* L., 1758), добытого в р. Улейма (Ярославская обл.). Для изучения взяты половозрелые экземпляры от одной особи хозяина, фиксированные 7%-ным этианолом. Тотальные препараты пяти

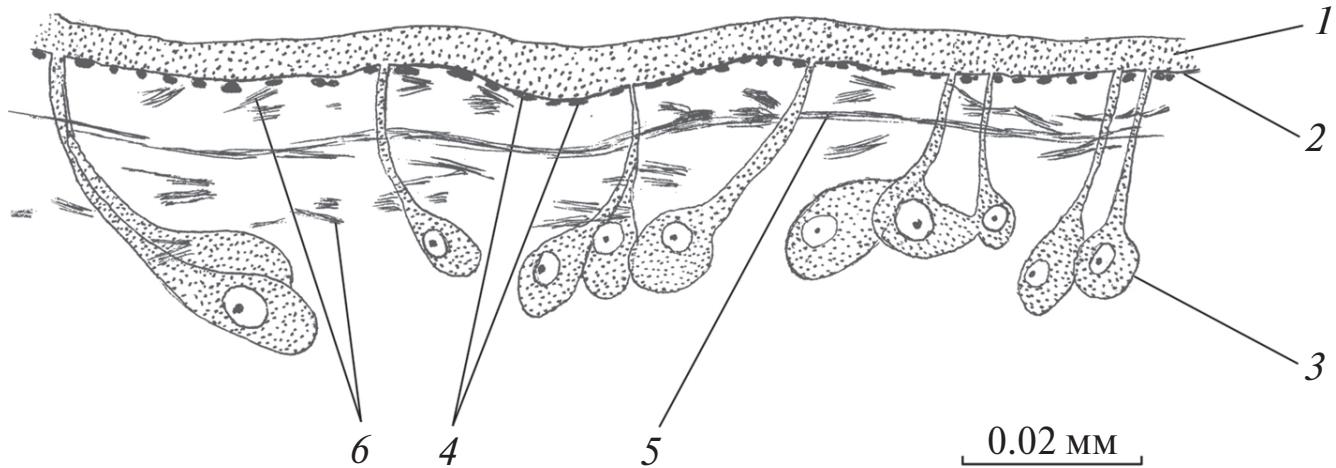


Рис. 1. Покровы спинной стороны тела *A. limacoides* на срединном сагиттальном срезе. 1 – наружная пластинка тегумента, 2 – базальная пластинка, 3 – цитон тегумента, 4 – кольцевые мышцы, 5 – продольные мышцы, 6 – диагональные мышцы.

экземпляров гельминтов окрашены уксусно-кислым кармином. Анатомия марит изучена под световым микроскопом Axioscop 40L (Carl Zeiss, Германия) по полным сериям парафиновых срезов толщиной 7 мкм, изготовленных по стандартной методике и окрашенных методом Маллори: две серии срезов во фронтальной проекции, три серии – в сагиттальной и четыре – в поперечной. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 (завод “Прогресс”, СССР), промеры – с использованием программы анализа изображений AxioVision v. 4.8.2 (Carl Zeiss, Германия). При измерении диаметров волокон в мышечных слоях первый диаметр (вертикальный) перпендикулярен базальной пластинке, вдоль которой идет волокно, второй (горизонтальный) параллелен ей. Если первый диаметр больше второго, форма поперечного сечения мышечного элемента имеется овальной, если наоборот – поперечно-овальной, при равенстве диаметров – округлой. Расстояние между соседними мышцами слоя приводится в относительных величинах – в их горизонтальных диаметрах. По вертикальным диаметрам оценивается толщина слоя. Для мышечных элементов, расположенных неперпендикулярно плоскости среза, указана толщина, измеренная в одной плоскости.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Aspidogaster limacoides – гельминты размером 2.6–2.9 × 1.3–1.9 мм. Форма тела близкая к ромбовидной, с закругленными концами. На переднем конце тела находится терминальная ротовая воронка. Спинная сторона тела выпуклая. Две трети брюшной стороны занимаютentralный диск, состоящий из неглубоких ячеек. У изученных экземпляров тридцать сравнительно мелких овальных ячеек образуют кольцо по периметру диска.

Внутри кольца расположены два продольных ряда поперечно ориентированных прямоугольных ячеек со слаженными углами, по тридцать в каждом ряду. Ширина ячеек в рядах, максимальная в центральной части диска, постепенно убывает к его переднему и заднему концам. Септы между соседними ячейками выглядят как невысокие гребни, сужающиеся от основания к вершине, и любая септа является частью стенки граничащих ячеек.

Покровы гельминта не вооружены. Толщина наружной пластинки тегумента на уровне центрального диска и переди него составляет 5–9.6, позади него – 4–4.9 мкм. Толщина базальной пластинки 1–2.1 мкм. Цитоны тегумента грушевидные, с крупным ядром и зернистой цитоплазмой, расположены под мускулатурой покровов группами или одиночно (рис. 1). Мускулатура покровов представлена кольцевым, продольным и диагональным слоями мышц. Кольцевой слой состоит из одного ряда поперечно-овальных мышечных волокон диаметром 1–1.7 × 1.9–2.6 мкм. Указанные вариации сохраняются везде, кроме покровов ротовой воронки, где сечение мышечных волокон овальное, реже округлое, а диаметр составляет 2.8 × 1 в ее передней половине и 4.3–6.9 × 2.2–4.4 мкм – в задней (рис. 2). Расстояние между соседними мышечными волокнами впереди прикрепительного диска обычно не более их максимального диаметра, а на уровне диска и позади него может достигать двух диаметров. Продольный слой на уровне ротовой воронки состоит из овальных в сечении мышц. Их диаметр в покровах воронки 3.9–5.5 × 1.7–3.4, в полости воронки – 2.2–3.9 × 1.5–2.6 мкм. Позади данного участка тела форма сечения мышечных волокон варьирует от овальной до поперечно-овальной при диаметре 1.8–4.9 × 2.4–4.2 мкм. Расстояние между соседними мышцами не превышает двух диаметров. Диагональные мышцы толщиной

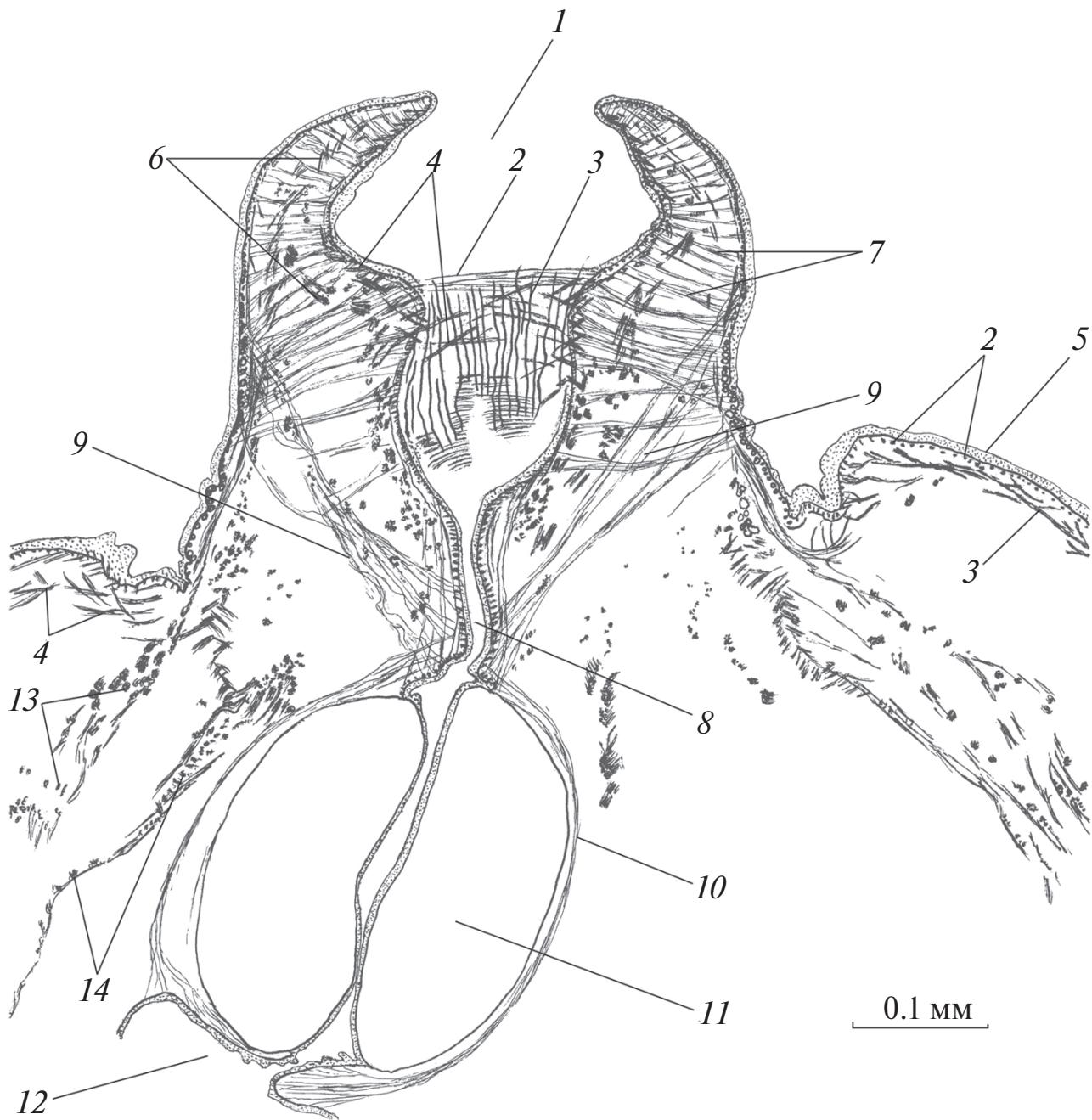


Рис. 2. Мускулатура переднего конца тела *A. limacoides* на фронтальном срезе. 1 – полость ротовой воронки, 2 – кольцевые мышцы покровов, 3 – продольные мышцы покровов, 4 – диагональные мышцы покровов, 5 – наружная пластина тегумента, 6 – хордальные мышцы ротовой воронки, 7 – радиальные мышцы ротовой воронки, 8 – предглотка, 9 – дилататоры предглотки, 10 – протракторы глотки, 11 – глотка, 12 – пищевод, 13 – медиальная мышечная перегородка, 14 – вентральная мышечная перегородка.

2.1–4.2 мкм пересекаются под тупым углом. Позади ротовой воронки они расположены рыхло, и продольная мускулатура покровов фактически сплетена в диагональную. Расстояние между соседними диагональными мышцами может пре- восходить их толщину в 4–5 раз.

Паренхимная мускулатура хорошо развита. Сразу позади ротовой воронки продольный и диагональный слои мышц, не меняя взаимного

расположения, дают дериваты в виде двух мышечных перегородок – медиальной и вентральной, которые иногда называют горизонтальными (Скрябин, 1952) (рис. 2, рис. 3). Каждая перегородка представлена обоими названными слоями, в которых толщина мышечных элементов соответствует таковой в покровах. Добавим, что диагональные мышцы в перегородках приоб- ретают почти точное поперечное направление.

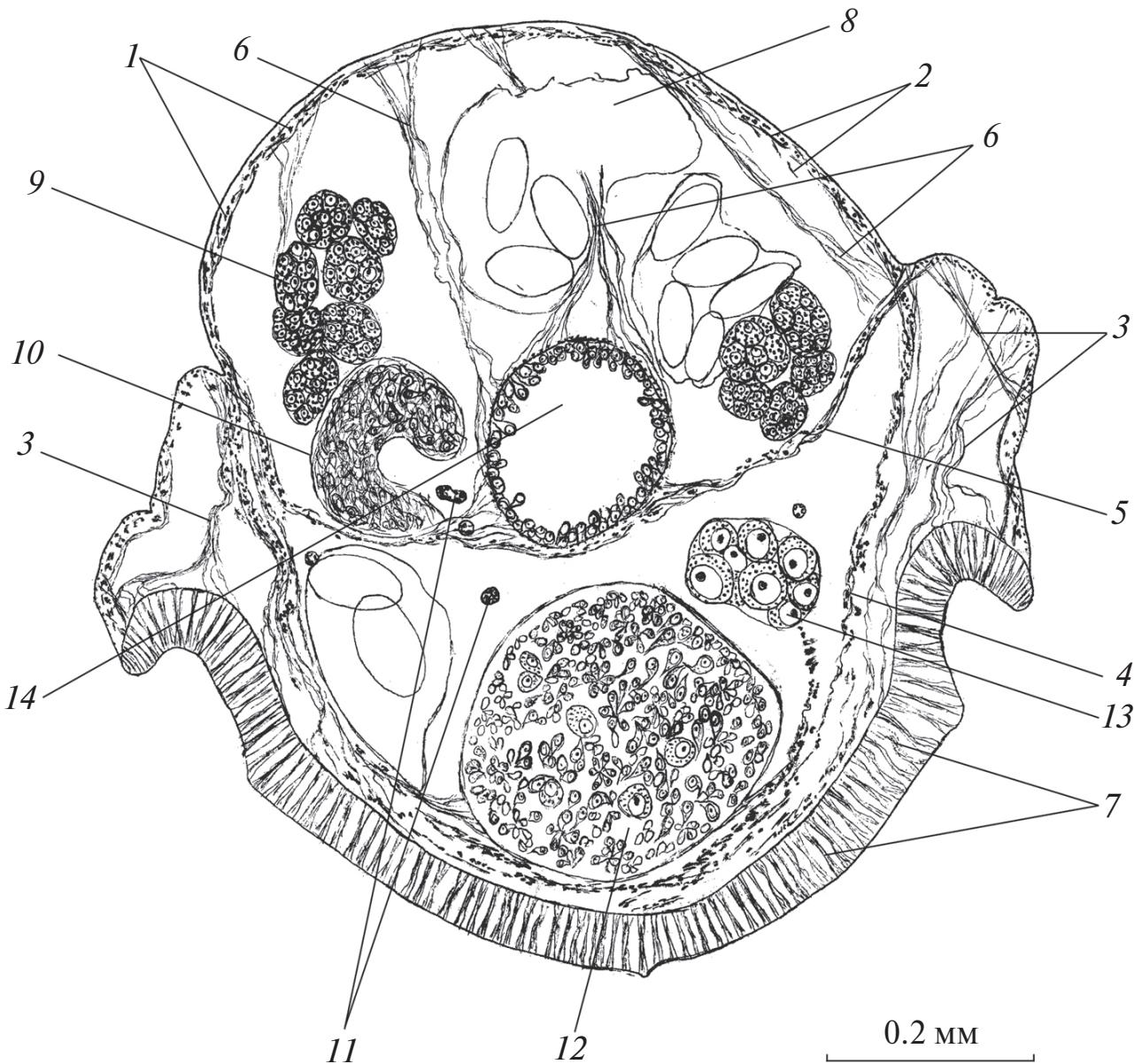


Рис. 3. Мускулатура *A. limacoides* на поперечном срезе через среднюю часть тела. 1 – продольные мышцы покровов, 2 – диагональные мышцы покровов, 3 – дорсо-вентральные мышцы, 4 – центральная мышечная перегородка, 5 – медиальная мышечная перегородка, 6 – висцеро-моторные мышцы, 7 – радиальные мышцы центрального диска, 8 – матка, 9 – желточник, 10 – семенной пузырек, 11 – семяпровод, 12 – семенник, 13 – кишечник, 14 – кишечник.

В центральной части центральной перегородки продольные мышцы разрежены, расстояние между ними превосходит их диаметр в 3–5 раз. Боковые края обеих мышечных перегородок находятся на границе спинной и боковых сторон тела. В этом месте, как показывают поперечные срезы тела, покровы изученных особей слегка вогнуты. Медиальная мышечная перегородка расположена сразу под кишечником, центральная – в узком пространстве между прикрепительным диском и гонадами. Таким образом, над медиальной перегородкой находятся пищеварительный тракт, желточники, большая часть матки и мужских половых протоков, а между перегородками – гонады,

желточный резервуар и начальные участки половых протоков. Задние границы перегородок нечетки и расположены на уровне экскреторного пузыря, немного не доходя до заднего конца тела.

Висцеро-моторные мышцы толщиной 1.9–3.8 мкм имеют весьма разнообразные направления и точки крепления. Они соединяют покровы на спинной стороне тела с маткой, кишечником, желточниками и медиальной мышечной перегородкой, разные участки матки – друг с другом, кишечник – с маткой и яичником, яичник – с семенником, экскреторный пузырь – с покровами на боковых сторонах тела. Помимо этого,

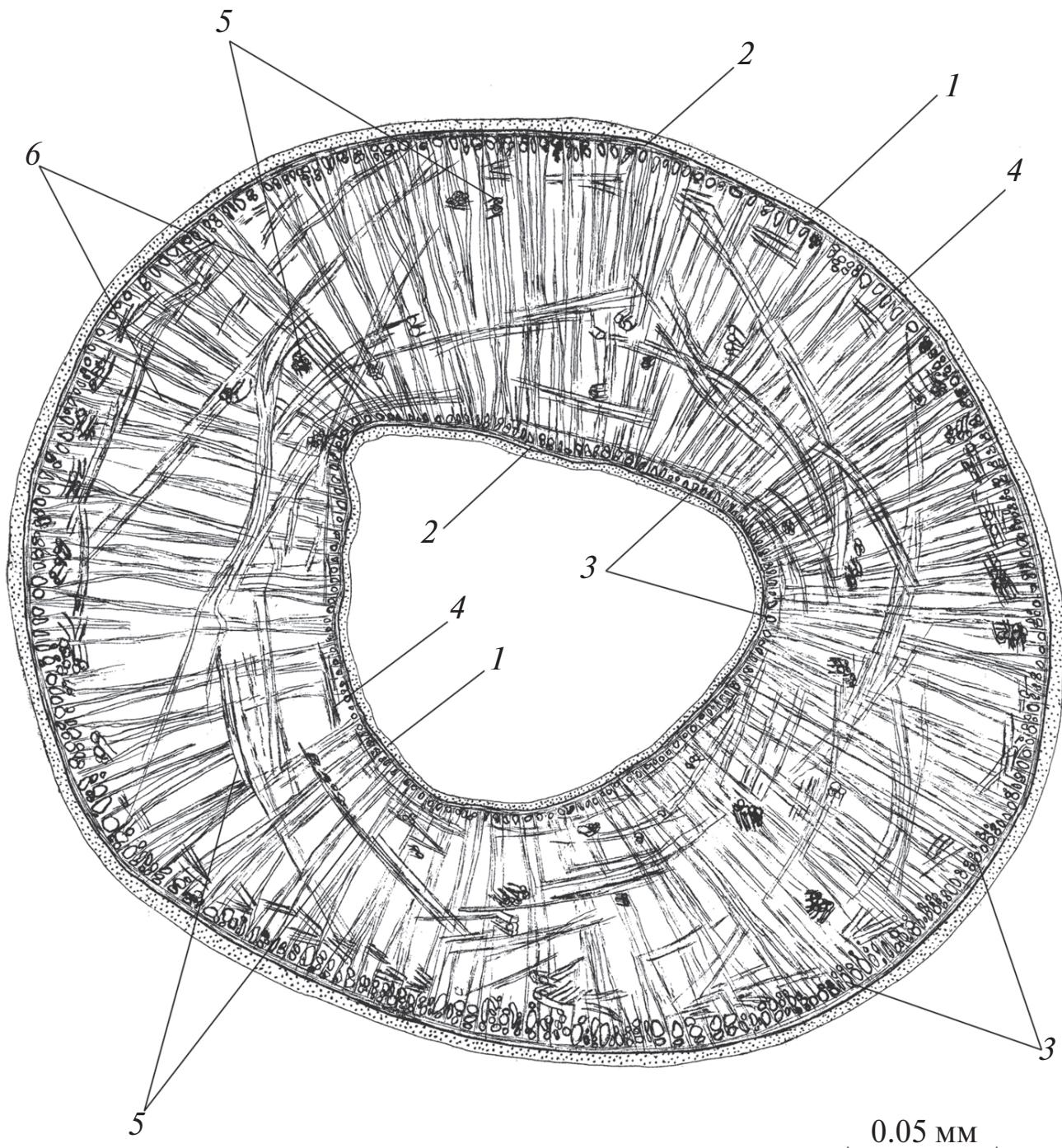


Рис. 4. Мускулатура ротовой воронки *A. limacoides* на поперечном срезе тела. 1 – наружная пластинка тегумента, 2 – кольцевые мышцы покровов, 3 – продольные мышцы покровов, 4 – диагональные мышцы покровов, 5 – хордальные мышцы, 6 – радиальные мышцы.

с функциональной точки зрения, к висцеро-моторным можно отнести многие мышцы обеих пеперодок, как продольные, так и диагональные, чьи ответвления крепятся к разным внутренним органам.

Дорсо-вентральные мышцы толщиной 1.3–4.5 мкм, с терминальными конусами на обоих концах. Они обнаружены на латеральных

участках тела от уровня глотки до заднего конца (рис. 3). На уровне вентрального диска часть из них соединяет покровы на боковых сторонах тела с оболочкой диска, и их вентральные окончания наклонены к плоскости симметрии тела. Другая часть соединяет два участка покровов на боковой стороне тела. Дорсальные окончания многих мышц крепятся в районе отхождения мышечных

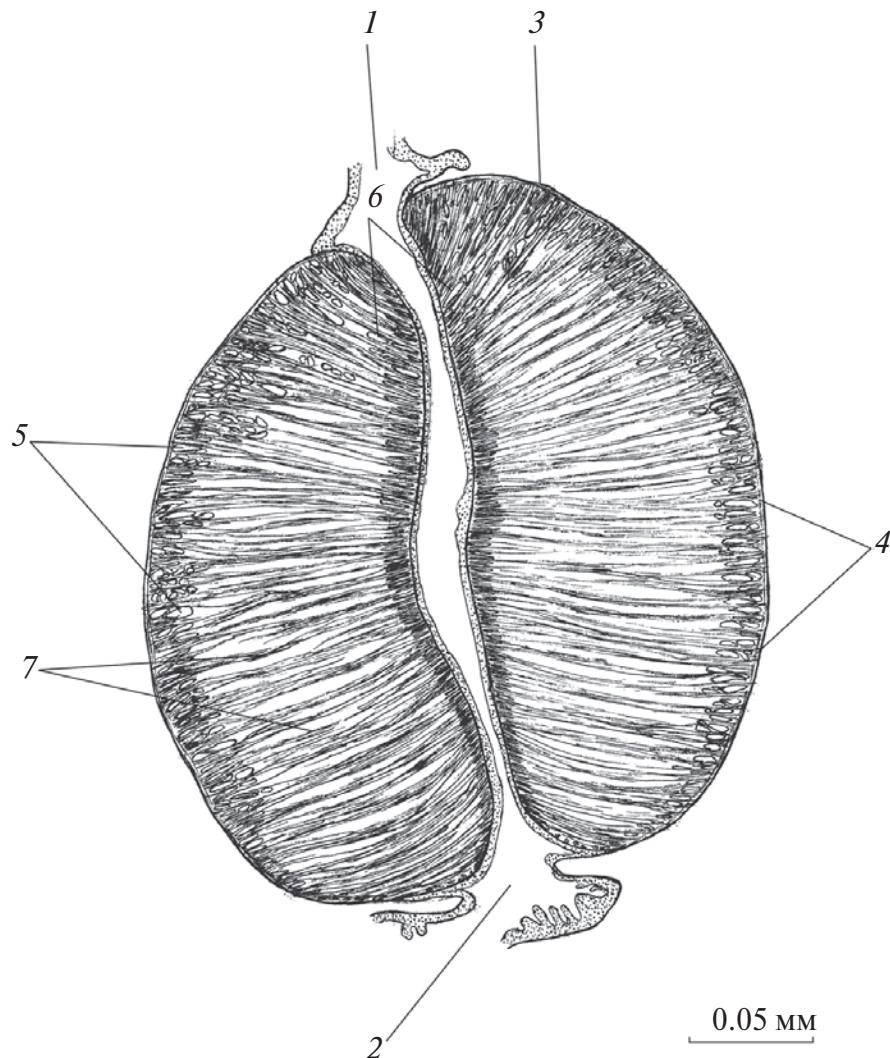


Рис. 5. Мускулатура глотки *A. limacoides* на срединном фронтальном срезе. 1 – предглотка, 2 – пищевод, 3 – оболочка глотки, 4 – наружные продольные мышцы, 5 – наружные кольцевые мышцы, 6 – внутренние кольцевые мышцы, 7 – радиальные мышцы.

перегородок от покровов тела. От заднего края диска обсуждаемые мышцы отходят как в строго дорсо-вентральном направлении, так и с отчетливым наклоном назад.

Еще одну группу паренхимных мышц толщиной 1.3–1.9 мкм назовем условно межячейковыми. Они короткие, поскольку соединяют соседние ячейки центрального диска, проходя от вершины к вершине в продольном направлении. Эти мышцы отмечены только на сагittalных срезах. Какие-либо закономерности их пространственного распределения обнаружить не удалось.

Многочисленные радиальные мышцы ротовой воронки в районе устья тоньше 1 мкм, а позади него утолщаются до 2.2–4 мкм. Их наружные концы крепятся к базальной пластинке покровов на поверхности тела, внутренние – к базальной пластинке покровов в полости воронки. В толще стенки ротовой воронки находится множество

хордальных мышц толщиной 3.9–9.7 мкм. Большинство из них расположено в плоскостях, близких к плоскостям поперечного сечения тела (рис. 4). Каждая из этих мышц соединяет два участка покровов на поверхности воронки. Не столь многочисленные хордальные мышцы имеют преимущественно продольное направление (рис. 2). Их передние концы крепятся к покровам тела в устье ротовой воронки, задние концы – к покровам на поверхности воронки, либо к покровам в ее полости, но в обоих случаях в ее задней части. Дилататоры предглотки толщиной 3.2–4.9 мкм крепятся задними концами к ее задней части, передними – к покровам тела на уровне основания ротовой воронки. Протракторы глотки такой же толщины, с терминальными конусами на обоих концах проходят вдоль глотки, соединяя задний конец предглотки с передним концом кишечника (рис. 2).

Длина, ширина и толщина глотки, измеренные на срезах, составляют $0.29–0.31 \times 0.26–0.28 \times 0.27–0.29$ мм. Полость в виде узкой дорсо-центральной щели (рис. 5). Радиальные мышцы глотки толщиной 2–3.5 мкм, с маленькими терминальными конусами на наружных концах. Периферическая мускулатура органа представлена тремя группами мышц. Под оболочкой глотки находится тонкий наружный продольный слой из округлых в сечении волокон диаметром не более 1.9 мкм. Изнутри к нему прилегает многоярусный слой овальных в сечении наружных кольцевых мышц. Их максимальный диаметр составляет $24.3–48.5 \times 4.6–6.5$ мкм, минимальный – $3.9–11.6 \times 1.9–3.9$ мкм. Слой имеет минимальную толщину у заднего конца глотки. В устье органа наружные кольцевые мышцы, напротив, заполняют толщу его стенки, образуя отчетливый передний сфинктер. Внутренний кольцевой слой более тонкий, из одного правильного ряда овальных в сечении мышечных волокон. Их вертикальный диаметр постепенно убывает в направлении спереди назад и составляет $19.4–24.2 \times 1.9–2.9$ мкм у переднего конца глотки и $9.7–14.6 \times 1.9–2.9$ мкм – у заднего.

В центральном диске наиболее многочисленны радиальные мышцы толщиной 1.1–3.9 мкм, с маленькими терминальными конусами на обоих концах, соединяющие покровы в полости каждой ячейки с оболочкой диска, а также боковые стороны септ друг с другом (рис. 6). Максимальную и минимальную толщину имеют мышцы, соединяющие стороны любой септы: первые расположены в ее основании, вторые, не имеющие терминальных конусов, – у вершины. Расстояния между радиальными мышцами в куполах ячеек определяются в основном диаметрами расположенных между ними эллипсоидных клеток. Длинные оси клеток обычно параллельны радиальным мышцам, а короткие составляют 6.7–16.3 мкм. Над каждой септой дорсальные концы радиальных мышц соседних ячеек направлены навстречу друг другу. С маргинальными органами данная группа мышц не соединяется. На фронтальных срезах тела каждый маргинальный орган вписан в треугольники из радиальных мышц. Немногочисленные мышечные волокна, которые мы условно назовем длинными мышцами диска, хорошо различимы только на фронтальных срезах тела. Их основное направление – продольное, и они расположены между ячейками диска. Каждое мышечное волокно соединяет две ячейки, прикрепляясь концами к базальной пластинке в покровах их полостей. Соединяемые ячейки – не соседние, а отделенные друг от друга одной–двумя ячейками того ряда, к которому они относятся. Толщина данных мышц варьирует в тех же пределах, что и толщина радиальных.

Под оболочкой диска последовательно располагаются два слоя периферической мускулатуры – поперечный и наружный продольный, а под покровами в полостях ячеек – внутренний продольный, внутренний кольцевой и внутренний поперечный. Подчеркнем, что направление внутреннего кольцевого слоя описывается относительно оси симметрии ячейки, а направление прочих слоев – относительно перпендикулярной ей оси симметрии тела. Внутренний продольный слой проходит, не прерываясь, от вершины септы, ограничивающей ячейку спереди, до вершины септы, ограничивающей ее сзади. Внутренний кольцевой слой расположен на участке от устья ячейки до вершины ее полости. Внутренний поперечный слой, как и внутренний кольцевой, находится под внутренним продольным, но наблюдается лишь на вершине полости ячейки, откуда спускается к вершинам септ, ограничивающих ячейку с боков. В латеральных септах внутренние поперечные мышцы расположены ближе к покровам, чем внутренние кольцевые. Диаметры мышц в первых трех слоях составляют $2.6–3.2 \times 2.6–3.2$, $1–2.9 \times 1.9–2.9$, $0.8–1 \times 1.4–1.9$ мкм соответственно, а во внутреннем кольцевом и внутреннем поперечном – $1–1.4 \times 2–2.7$ мкм. Во всех слоях форма сечения мышечных волокон варьирует от овальной до поперечно-овальной, расстояние между ними может иногда превышать два собственных диаметра. Каждая септа содержит срединные продольные мышцы, которые соединяют ее вершину с куполом центрального диска и представлены как отдельными волокнами, так и мышечными пучками, удаленными друг от друга на расстояние до 6.3 мкм. Диаметр пучков варьирует в пределах $4.9–27.1 \times 2.5–9.8$ мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В покровах *Aspidogaster limacoides* обнаружены слои мышц, типичные для представителей класса Trematoda как на стадии мариты, так и на личиночных стадиях (Mair et al., 2000; Stewart et al., 2003; Krupenko, 2014; Petrov, Podvyaznaya, 2016). Региональные различия в степени развития периферической мускулатуры, характерные для trematод с дифференцированным телом (Oshmarin, 1958), отсутствуют.

Центральный диск – характерная черта строения *Aspidogastrea*. Однако неизвестно, насколько вариабельна архитектоника его мускулатуры в пределах подкласса. В приведенном у Скрябина (1952) описании центрального диска *Macraspis elegans* Olsson, 1869 (Multicalycidae) не отмечены срединные продольные и длинные мышцы диска, обе группы поперечных мышц описаны как кольцевые, прочие группы совпадают с имеющимися у объекта настоящего исследования. У *Aspidogaster conchicola* Bear, 1826 также

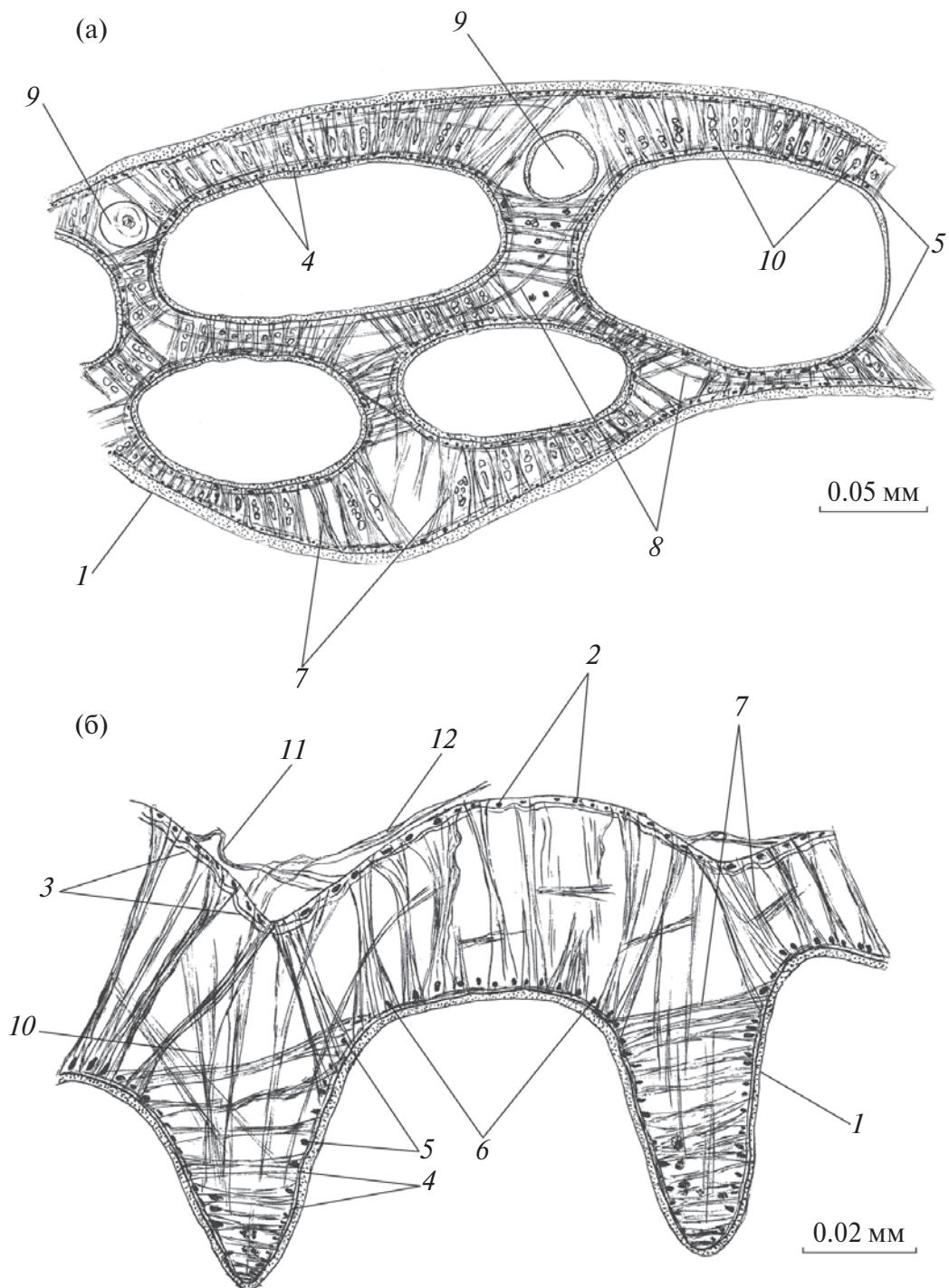


Рис. 6. Мускулатура задней части вентрального диска *A. limacoides* на фронтальном (а) и сагиттальном (б) срезах тела. 1 – наружная пластиинка тегумента, 2 – наружные поперечные мышцы, 3 – наружные продольные мышцы, 4 – внутренние продольные мышцы, 5 – внутренние кольцевые мышцы, 6 – внутренние поперечные мышцы, 7 – радиальные мышцы, 8 – длинные мышцы диска, 9 – маргинальный орган, 10 – срединные продольные мышцы, 11 – межъячейковая мышца, 12 – окончание дорсо-вентральной мышцы.

отсутствуют срединные продольные и длинные мышцы диска, но общее число мышечных групп больше, чем у *A. limacoides* (Bakker, Diegenbach, 1974). К сожалению, авторы последней цитированной работы не описывают ход мышечных волокон в диске, а просто нумеруют группы на

графических схемах. Анализ схем показывает, что группы 1–3 представлены радиальными мышцами, расположенными в разных плоскостях. С морфологических позиций, такое разделение ошибочно. В присосках и глотках трематод радиальные мышцы всегда ориентированы

неодинаково относительно концов, сторон и плоскости симметрии тела (в передне-заднем, латеро-латеральном и дорсо-центральном направлениях, а также во множестве промежуточных), но по этому признаку их не делят на группы. Разные радиальные мышцы одного органа могут даже нести разную функциональную нагрузку. Например, глотки трематод нередко имеют щелевидную полость. Сокращение радиальных мышц, связанных с узкими сторонами щели, уменьшает ее просвет, сокращение прочих – увеличивает, однако те и другие сохраняют общее название.

В брюшных присосках трематод из разных отрядов мы не находили раньше более семи мышечных групп, причем семь групп – лишь дважды, за счет редко встречающихся в этом органе диагональных и параболических мышц. Для брюшной присоски наиболее характерны радиальные и по две группы кольцевых и продольных мышц (Ястребов, Ястребова, 2014). Наличие в центральном диске *A. limacoides* восьми мышечных групп связано отчасти с его большой площадью и вытянутостью ячеек в поперечном направлении, которые обусловливают формирование поперечной мускулатуры, отчасти – с полимерным строением, приводящим к появлению длинных мышц диска. По-видимому, полимерное строение диска накладывает также некоторые ограничения на разнообразие его мускулатуры. Например, показательно, что у *A. limacoides* внутренняя кольцевая мускулатура не формирует сфинктеров в устьях ячеек диска, и присасывание к субстрату едва ли сочетается с его обжиманием. Отсутствие сфинктеров, по-видимому, связано с тем, что стены периферических ячеек образованы по большей части септами диска, а прочих ячеек – исключительно септами. Септа служит стенкой двух граничащих ячеек. В ней расположены два слоя внутренней кольцевой мускулатуры, которые функционально относятся к разным ячейкам диска и являются антагонистами. Поэтому сжатие устья одной ячейки автоматически приведет к растяжению устья соседней и наоборот. Принадлежность любой септы разным ячейкам, на наш взгляд, также может быть причиной отсутствия в диске хордальной мускулатуры. Предположительно, внутренняя продольная и внутренняя поперечная мускулатура диска регулирует глубину полости ячеек, внутренняя кольцевая – диаметр ячейки, а радиальная создает присасывательный эффект при контакте с субстратом. Значения названных параметров могут заметно меняться у неприкрепленных ячеек, но в ходе присасывания должны быть, по логике вещей, довольно постоянны. Функциональная нагрузка длинных мышц диска нам неясна.

Септирование прикрепительных структур встречается у паразитических плоских червей нечасто. Monocestomные трематоды семейств

Pronocephalidae и Mesometridae присасываются к субстрату всем телом, вогнутым с брюшной стороны. У некоторых представителей этих семейств на брюшной стороне тела есть поперечная мышечная перегородка, делящая полость присасывания на две части (Ошмарин, Егорова, 1978; Ошмарин, Жарикова, 1984). В брюшных присосках многих видов трематод сем. Diplodiscidae расположен центральный присасывательный диск, стена которого по сути септа, делящая полость органа на две части (Nasmark, 1937). На срединных сагиттальных срезах тела архитектоника радиальной мускулатуры центрального диска почти в точности соответствует таковой в ячейке диска *A. limacoides*. Септирование характерно также для ботридий цестод отр. Tetraphyllidea (Дубинина, 1980). Подобно прикрепительным дискам Aspidogastrea, ботридии весьма разнообразны морфологически. Сканирующая электронная микроскопия показывает в разных семействах и родах много вариантов числа, взаимного расположения, формы и относительных размеров септ и ячеек ботридий (Campbell, 1975; Butler, 1987; Ruhnke et al., 2000; Ivanov, Brooks, 2002; Healy, 2006; Caira, Jensen, 2009; Tan et al., 2009). Помимо этого, септированные прикрепительные диски обычны у моногеней семейств Capsalidae и Monocotylidae, а за пределами типа Plathelminthes – у сухопутных челюстных пиявок сем. Haemadipsidae (Быховский, 1957; Nachtigall, 1974; Wittington, Kearn, 1991; Chisholm, Wittington, 1998). Для перечисленных органов пока не сделаны детальные описания пространственного распределения мускулатуры, пригодные для сравнительного анализа и для выяснения функциональной нагрузки разных групп мышц. Тем не менее, конвергентное формирование септированных органов позволяет предположить наличие конвергенций и в архитектонике их мускулатуры, как было показано на примере других структур (Yastrebov et al., 2020).

С наличием центрального диска, занимающего большую часть брюшной стороны тела, скоррелированы по меньшей мере три особенности архитектоники мускулатуры *A. limacoides*. Первая из них – наличие мышечных перегородок. Ряд источников указывает на наличие единственной перегородки, делящей тело червя на дорсальную и вентральную части (Скрябин, 1952; Rohde, 1972). В случае *A. limacoides* термин “перегородка”, на наш взгляд, не совсем точен. Каждая из описанных выше перегородок заметно выгнута вентрально и имеет форму гамака. В совокупности с покровами спинной стороны тела перегородки формируют не плоские, а мешковидные структуры, снаружи от которых находятся довольно обширные латеральные части тела. Причиной формирования подобных “мускульных мешков” является предполагаемая малоподвижность взрослых червей, которые сохраняют

локализацию в основном за счет работы центрального диска, то есть не столько передвижением, сколько прикреплением. Большая площадь и массивность диска ограничивают способность гельминта изменять форму тела. Однако у животных с гидравлическим скелетом изменение формы важно не только для передвижения, но также для перемещения содержимого полых внутренних органов (кишки, половых протоков, мочевого пузыря) и для коррекции положения всей совокупности внутренностей. Отсюда вторая особенность архитектоники мускулатуры тела *A. limacoides* – наличие висцеро-моторных мышц, ориентированных во многих направлениях. Возможно, согласованная работа этих мышц и медиальной перегородки обеспечивает перемещение содержимого названных внутренних органов. По-видимому, эквивалентную функцию выполняют мышечные сплетения разного устройства, окружающие половые протоки *Gyrocotyle urna* Grube et Wagener, 1852 (Plathelminthes, Gyrocotylida) и trematоды *Deropristis hispida* (Abildgaard in Rudolphi, 1819) (Deropristidae) (Yastrebov et al., 2021; Yastrebova, Yastrebov, 2021). Третья особенность архитектоники мускулатуры *A. limacoides* касается дорсо-центральных мышц, которые расположены латеро-вентрально от обеих мышечных перегородок. Поэтому их роль в уплощении части тела, расположенной над диском, скорее всего, ограничена. Наклон части дорсо-центральных мышц позади диска позволяет им не только уплощать, но и несколько укорачивать заднюю часть тела.

Ротовая воронка – весьма подвижный участок тела. Об этом свидетельствует хорошее развитие не только мускулатуры покровов, но и хордальных мышц с различной пространственной ориентацией. Обилие радиальных мышц указывает на способность воронки к присасыванию, а отсутствие сфинктера – на то, что присасывание едва ли сочетается с обжиманием тканей хозяина. Подчеркнем, что применительно к *A. limacoides* мы неслучайно используем термин “ротовая воронка”, избегая термина “ротовая присоска”, употребляемого некоторыми авторами (Swiderski et al., 2012). Любая присоска представляет собой компактный орган с собственной оболочкой. Никаких признаков оболочки мы не обнаружили. При всем сходстве с ротовыми присосками ротовая воронка сформирована глубокой инвагинацией покровов гельминта, и ее границы определяются лишь топографией радиальной мускулатуры.

В пространственном распределении радиальных мышц глотки отсутствуют какие-либо специфические черты, отличающие ее от глоток других trematод. В отношении периферической мускулатуры есть мнение, что она включает по одному слою наружных продольных, наружных кольцевых и внутренних кольцевых мышц

(Иоффе, Чубрик, 1988). Действительно, наличие данных слоев можно отнести к консервативным признакам класса, однако разнообразие мускулатуры глоток и комбинации мышечных групп ими не исчерпываются. Ранее мы отмечали, что у trematod подкласса Digenea кольцевая мускулатура глотки довольно часто формирует передний сфинктер, который иногда дополняется задним. В редких случаях наружные либо внутренние кольцевые мышцы отсутствуют, зато встречаются диагональные, хордальные и внутренние продольные. Последняя группа мышц обнаружена у представителей ряда семейств, находящихся в не самом близком родстве друг с другом (Azygiidae, Halipegidae, Leucocloridiidae, Cyclocoelidae, Diplostomidae) (Ястребов, Ястребова, 2014). Очевидно, что она усиливает продольное сжатие органа, но причины ее конвергентного возникновения в разных таксонах trematod нам не ясны. Добавим к этому, что и в подклассе Aspidogastrea глотки едва ли устроены совершенно однотипно. Например, вид *Lobatostoma manteri* Rohde, 1973 схож с *Aspidogaster limacoides* тем, что мышечные элементы наружного кольцевого слоя располагаются в несколько ярусов. В устье глотки этот слой также формирует крупный сфинктер, мощность которого обусловлена не большой толщиной мышц, а их большим числом. Кроме того, в устье органа описаны хордальные мышцы, а наружные продольные мышцы не отмечены вовсе (Rohde, 1973). Наконец, в цитированной работе не названы внутренние кольцевые мышцы глотки, однако на схеме ее строения они изображены сразу под внутренними продольными. Разнообразие архитектоники глоточной мускулатуры аспидогастрид можно будет оценить после изучения других представителей подкласса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности строения мышечной системы *Aspidogaster limacoides* состоят не столько в наличии каких-либо специфических групп мышц, сколько в ряде особенностей архитектоники мускулатуры. В числе особенностей – производные мускулатуры покровов в виде двух мышечных перегородок. Медиальная перегородка в совокупности с редкой у trematod висцеро-моторной мускулатурой предположительно способствует перемещению содержимого кишечника и половых протоков. Названные особенности архитектоники, вероятно, обусловлены наличием центрального диска, большой размер которого ограничивает способность гельминта изменять форму тела. Размер диска определяет также пространственное распределение дорсо-центральной мускулатуры, которая расположена почти полностью за его пределами. Следует отметить, что форма центрального диска, его относительный размер и другие черты

внешнего строения варьируют у *Aspidogastrea* довольно широко. Поэтому изучение мускулатуры других представителей подкласса является перспективной задачей, решение которой расширит представления о ее архитектонике и, как следствие, о способах освоения среды этими интересными гельминтами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова и Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН в рамках Гостемы № 124032500018-8. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховский Б.Е.** 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.: Изд-во АН СССР.
- Быховская-Павловская И.Е.** 1983. Органы прикрепления trematod и их функции // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 31. Л.: Наука. С. 76.
- Дубинина М.Н.** 1980. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей // Паразитол. сборник. Т. 29. Л.: Наука. С. 65.
- Йоффе Б.И., Чубрик Г.К.** 1988. Строение глотки trematod и филогенетическая связь Trematoda с турбелляриями // Паразитология. Т. 22. № 4. С. 297.
- Ошмарин П.Г.** 1960. К понятию "фиксация гельминтов" // Биологические ресурсы Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР. С. 182.
- Ошмарин П.Г., Егорова М.Н.** 1978. Эколо-морфологические типы trematod // Экология гельминтов. Ярославль: Изд-во Ярослав. ун-та. С. 52.
- Ошмарин П.Г., Жарикова Т.И.** 1984. Новый вид и род trematod *Cortinasoma ocadiae* gen. et sp. nov. (Pro-noscephalata, Pronoscephalidae) – паразит пресноводной черепахи из Вьетнама // Паразиты животных и растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 44.
- Скрябин К.И.** 1952. Трематоды подкласса *Aspidogastrea* Faust et Tang, 1936 // Трематоды животных и человека. Т. 6. М.: Изд-во АН СССР. С. 7.
- Ястребов М.В., Ястребова И.В.** 2014. Мышечная система trematod: строение и возможные пути эволюции. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Bakker K., Diegenbach P.** 1974. The structure of the opisthaptor of *Aspidogaster conchicola* Bear, 1826 (Aspidogastridae, Trematoda) // Neth. J. Zool. V. 24. № 2. P. 162.
- Butler S.** 1987. Taxonomy of some tetraphyllidean cestodes from elasmobranch fishes // Aust. J. Zool. V. 35. P. 343.
- Caira J., Jensen K.** 2009. Erection of a new onchobothriid genus (Cestoda: Tetraphyllidea) and the description of five new species from whaler sharks (Carcharhinidae) // J. Parasitol. V. 95. № 4. P. 924.
- Campbell R.** 1975. Two new species of *Echeneibothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from skates in the Western North Atlantic // J. Parasitol. V. 61. № 1. P. 95.
- Chisholm L., Wittington I.** 1998. Morphology and development of the haptors among the Monocotylidae (Monogenea) // Hydrobiologia. № 383. P. 251.
- Healy C.** 2006. Three new species of *Rhinebothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from the freshwater whipray, *Himantura chaophraya*, in Malaysian Borneo // J. Parasitol. V. 92. № 2. P. 364.
- Ivanov V., Brooks D.** 2002. *Calliobothrium* spp. (Eucestoda: Tetraphyllidea: Onchobothriidae) in *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes: Carcharhiniformes) from Argentina and Uruguay // J. Parasitol. V. 88. № 6. P. 1200.
- Krupenko D.** 2014. Muscle system of *Diplodiscus subclavatus* (Trematoda: Paramphistomida) cercariae, pre-ovigerous, and ovigerous adults // Parasitol. Res. V. 113. P. 941.
- Mair G., Maule A., Day T., Halton D.** 2000. A confocal microscopical study of the musculature of adult *Schistosoma mansoni* // Parasitology. V. 121. № 2. P. 163.
- Nachtigall W.** 1974. Biological mechanisms of attachment. Berlin: Springer.
- Nasmark K.** 1937. Revision of the trematode family Paramphistomatidae // Zoologiska Bidrag fran Uppsala. V. 16. P. 301.
- Oshmarin P.** 1958. On the differentiation of the body of trematodes into motor and genital parts and on the phylogenetical age of this property // Acta Veterinaria. V. 8. P. 257.
- Petrov A., Podvyaznaya I.** 2016. Muscle architecture during the course of development of *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 (Trematoda, Diplostomidae) from cercariae to metacercariae // J. Helminthology. V. 90. № 3. P. 321.
- Rohde K.** 1972. The Aspidogastrea, especially *Multicotyle purvisi* Dawes 1941 // Advances in Parasitology. V. 10. P. 77.
- Rohde K.** 1973. Structure and development of *Lobatostoma manteri* sp. nov. (Trematoda: Aspidogastrea) from the Great Barrier Reef, Australia // Parasitology. V. 66. P. 63.
- Ruhnke T., Curran S., Holbert T.** 2000. Two new species of *Duplicibothrium* Williams & Campbell, 1978 (Tetraphyllidea: Serendipidae) from the pacific cownose ray *Rhinoptera steindachneri* // Syst. Parasitol. V. 47. P. 135.
- Stewart M., Mousley A., Koubková B. et al.** 2003. Cross anatomy of the muscle system and associated innervation of *Apatemon cobitidis proterorhini* metacercaria (Trematoda: Strigeidea), as visualized by confocal microscopy // Parasitology. V. 126. № 3. P. 273.
- Swiderski Z., Poddubnaya L., Gibson D., Mlocicki D.** 2012. Advanced stages of embryonic development and

- cotylocidial morphogenesis in the intrauterine eggs of *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1835 (Aspidogastrea), with comments on their phylogenetic implications // *Acta Parasitologica*. V. 57. № 2. P. 131.
- Tan R., Lin Zhou L., Yang W. 2009. A new cestode (Tetraphyllidea: Phyllobothriidae) in elasmobranchs from the Taiwan Strait // *J. Parasitol.* V. 95. № 3. P. 739.
- Wittington I., Kearn G. 1991. The adhesive attitudes of some gill-parasitic capsalid monogeneans // *J. Helminthol.* V. 65. P. 280.
- Yastrebov M., Glagoleva E., Yastrebova I. 2020. Convergences in the architectonics of tremadodes musculature and the relationship between the concepts of convergence and parallelism // *Inland Water Biol.* V. 13. № 4. P. 507.
<https://doi.org/10.1134/S1995082920060164>
- Yastrebov M., Yastrebova I., Smirnova D. 2021. Body musculature and fixation features of *Deropristis hispida* (Trematoda, Deropristidae) // *Inland Water Biol.* V. 14. № 5. P. 481.
<https://doi.org/10.1134/S199508292104012X>
- Yastrebova I., Yastrebov M. 2021. Muscle System of *Gyrocotyle urna* (Plathelminthes, Gyrocotylida) // *Biology Bulletin*. V. 48. № 4. P. 468.

Muscle System of *Aspidogaster limacoides* (Trematoda, Aspidogastridae)

I. V. Yastrebova¹, M. V. Yastrebov^{1, 2, *}

¹Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,

Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: mvy@uniyar.ac.ru

The article describes the musculature of the body, the pharynx and the ventral disc of *Aspidogaster limacoides*. The body wall contains three muscle layers: circular, longitudinal and diagonal. Numerous chordal muscles oriented both transversely and longitudinally, along with body wall and radial musculature, precondition the oral funnel mobility. Apart from radial, the pharynx musculature includes outer longitudinal, inner circular and outer circular muscles, the latter forming the anterior sphincter. The ventral disc being alveolar in its structure, the diversity of its musculature is restricted: the septa contain no chordal muscles or sphincters. The architectonics of parenchymal musculature has three main features resulting from large disc size, i.e. the presence of two muscle septa in the parenchima, dorso-ventral musculature being located latero-ventrally from muscle septa and a considerable development of viscero-motor muscles.

Keywords: Trematoda, *Aspidogaster limacoides*, muscle system

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.276

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *Cryptomonas* (Cryptophyta: Cryptophyceae)
ИЗ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА КАТТЬЕН (ВЬЕТНАМ)

© 2024 г. Н. А. Мартыненко^{a, b, *}, Е. С. Гусев^{a, b}, Фан Чонг Хуан^b

^aИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

^bПриморское отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

* e-mail: nikita-martynenko@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.

После доработки 12.12.2023 г.

Принята к публикации 13.12.2023 г.

Описано два новых вида рода *Cryptomonas* из Национального парка Каттьен (Вьетнам) – *Cryptomonas pascheri* и *C. playfairii*, на основании морфологических характеристик и молекулярно-генетического анализа регионов 18S, 28S, ITS2 рДНК и psbA хпДНК, а также концепции компенсаторных замен оснований (CBCs). Оба вида входят в одну кладу с *C. lundii*. *C. pascheri* морфологически схож с другими видами клады, а *C. playfairii* имеет существенные морфологические различия. У каждого из описанных видов выявлены молекулярно-генетические отличия от родственных видов в кладе *C. lundii*.

Ключевые слова: криптофитовые водоросли, клада *Cryptomonas lundii*, *Cryptomonas pascheri* sp. nov., *Cryptomonas playfairii* sp. nov., биоразнообразие, тропический регион, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0320965224060033, **EDN:** WYWKUQ

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Cryptomonas* Ehrenberg emend. Hoef-Emden & Melkonian (Cryptomonadales, Cryptophyceae) широко распространены и встречаются в различных местах обитания, как в пресных водоемах, так и в снегах и почвах (Javornický, Hindák, 1970; Hoef-Emden, Archibald, 2017; Martynenko et al., 2022a). В этот род входят сравнительно небольшие (5–50 мкм) одноклеточные организмы с двумя жгутиками, дорсовентральным строением и отличающиеся от других криптомонад развитостью комплекса борозда-глотка, выстиланного эжектосомами, а также наличием пигмента фикоэритрина 566 у фотосинтезирующих видов (Hill, Rowan, 1989; Clay et al., 1999) или лейкопластами у бесцветных видов (бывший род “*Chilomonas*”). Фотосинтезирующие криптофитовые водоросли имеют пластиды, появившиеся в результате вторичного эндосимбиоза. Предполагается, что их предок “поглотил” клетку красной водоросли и сохранил ее, тем самым придав себе и следующим поколениям фотосинтетическую способность. Результат этого эндосимбиоза – наличие четырех ДНК-содержащих органелл: ядра клетки-хозяина криптофитовой водоросли, ее митохондрий, хлоропласта

красной водоросли и ее остаточного ядра, называемого нуклеоморфом (Douglas et al., 1991). Все фотосинтезирующие виды рода *Cryptomonas* содержат хлоропластины, в то время как некоторые гетеротрофные виды утратили ключевые гены хлоропластного генома и способность к фотосинтезу (Tanifuji et al., 2020). Показано (George et al., 2023), что клетка *Cryptomonas* представляет собой эндосимбиотический конгломерат, содержащий как минимум семь геномов: четыре от различных органелл, два генома симбиотических бактерий и геном фага, живущего в одной из бактерий. Уникальная организация генома клетки сделала криптомонад модельной группой для изучения эволюции органелл и их метаболических и геномных взаимодействий.

Традиционно в систематике криптомонад использовали морфологические признаки – форма и размеры клетки, форма хлоропласта, количество пиреноидов, форма и строение борозды и глотки (Киселев, 1954; Матвієнко, Литвиненко, 1977). С появлением методов сканирующей электронной микроскопии изучение ультраструктуры перипласта криптомонад позволило выявить новые отличительные признаки и провести первые ревизии отдельных родов (Hill, Wetherbee,

1989; Hill, 1991a, 1991b). Однако последующая ревизия, проведенная 20 лет назад (Hoef-Emden, Melkonian, 2003) с помощью комплексного подхода, то есть параллельного изучения морфологических характеристик культур водорослей (световая и электронная микроскопия) и анализа нуклеотидного состава регионов рДНК этих же штаммов, выявила молекулярно-генетическое сходство родов *Cryptomonas* Ehrenberg, *Chilomonas* Ehrenberg, *Pseudocryptomonas* Bicudo & Tell и *Campylomonas* Hill. Последние три рода стали синонимами рода *Cryptomonas* Ehrenberg emend. Hoef-Emden & Melkonian (Hoef-Emden, Melkonian, 2003). В ходе этих исследований выявлен диморфизм рода *Cryptomonas*, заключающийся в том, что на разных стадиях жизненного цикла клетки одного вида различаются по размерам, форме, строению перипласта (“криптоморфа” с полигональными пластинками и “кампиломорфа” с цельным чехлом), форме борозды и другим признакам. С помощью полифазного подхода изучено разнообразие этого рода в Европе (Hoef-Emden, Melkonian, 2003; Hoef-Emden, 2007), Южной Корее (Choi et al., 2013), России (Martynenko et al., 2020a, 2022b; Gusev et al., 2022; Кулизин и др., 2022). Почти в каждой из вышеперечисленных работ происходило обогащение выборки новыми штаммами и, как следствие, увеличивалось разнообразие группы для региона. К настоящему времени в мире насчитывают 72 таксономически принятых вида рода *Cryptomonas* (Guiry, Guiry, 2023), из них только 30 либо описаны, либо типифицированы, опираясь на молекулярно-генетические данные, обязательные для идентификации данной группы организмов (Hoef-Emden, Melkonian, 2003; Hoef-Emden, 2007; Gusev et al., 2022), т. е. можно констатировать, что ревизии с использованием современных методов подверглись <50% из описанных на основе морфологии таксонов.

Несомненно, изучение новых территорий должно расширить наши представления о разнообразии и биогеографии рода. Тропический регион в этом плане может принести много новых открытий, поскольку здесь сосредоточено несколько центров биоразнообразия. Территория Вьетнама включена в центр биоразнообразия Индо-Бирмы, характеризующийся исключительным видовым богатством различных групп организмов (Mittermeier et al., 2011). Например, детальное изучение синуровых водорослей (*Synurales*, *Chrysophyceae*) Вьетнама показало исключительное разнообразие этих организмов по сравнению с другими тропическими регионами (Gusev et al., 2023). В целом данные по тропической флоре криптомонад еще достаточно скучны. Известны четыре вида рода *Cryptomonas* из субтропического региона Австралии, описанные на основе изучения морфологического строения (Playfair, 1921).

В настоящее время из тропического региона уже также описаны четыре новых вида криптофитовых водорослей на основе молекулярно-генетических методов: три из Вьетнама (Gusev et al., 2020; Martynenko et al., 2020b, 2022a) и один из Индии (Gusev et al., 2021).

Цель данной работы – описать два новых вида рода *Cryptomonas* с помощью молекулярно-генетического и морфологического подходов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Регион исследования. Сбор проб проведен в рамках экспедиции по теме “Эколан 3.2” (задача 3) Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра в феврале 2020 г. Культуры криптофитовых водорослей (всего три штамма), использованные в данной работе, были получены из водных объектов Национального парка Каттьен: рукав р. Донгнай, протекающий в пределах охраняемой территории ($11^{\circ}27'2''$ с.ш., $107^{\circ}26'34''$), и оз. Бау Сау в центральной части парка ($11^{\circ}27'34''$ с.ш., $107^{\circ}20'41''$ в.д.) (рис. 1). Описание водных объектов приведено в работе (Gusev et al., 2017). Пробы планктона отбирали с помощью планктонной сети с размером ячей 20 мкм, пробы перифитона – с субстрата с помощью пробирки объемом 15 мл. Территория Национального парка Каттьен находится в зоне тропического муссонного климата с четко выраженной сезонностью и годовым поступлением осадков 2 450 мм (Blanc et al., 2000; Хохлова и др., 2017). Пик влажного сезона наблюдается в августе–сентябре, когда выпадает до 400–450 мм осадков в месяц, что часто приводит к затоплению значительной части территории парка, с декабря по март осадков обычно не наблюдается (Дештеревская и др., 2013). Относительная влажность воздуха в течение года ~70% при среднегодовой температуре ~26°C.

Выделение в культуру и изучение морфологии клеток. Клетки изолировали с помощью микропипетки и культивировали на среде WC (Andersen, 2005) при температуре 22°C и световом периоде 12:12. Для исследований под световым микроскопом живые клетки обездвиживали путем погружения в агарозу с низкой температурой гелеобразования (Hoef-Emden, Melkonian, 2003) и изучали с помощью дифференциального интерференционного контраста (ДИК) с масляным иммерсионным объективом $\times 100$ с помощью микроскопа Nexascope NE920. Исследовали форму и размеры клеток, расположение борозды и глотки, хлоропласти, наличие и расположение пиреноидов. Для описания применяли номенклатуру из работы (Hoef-Emden, Melkonian, 2003). Световые микрофотографии получали с помощью камеры BUC5F-830CC.

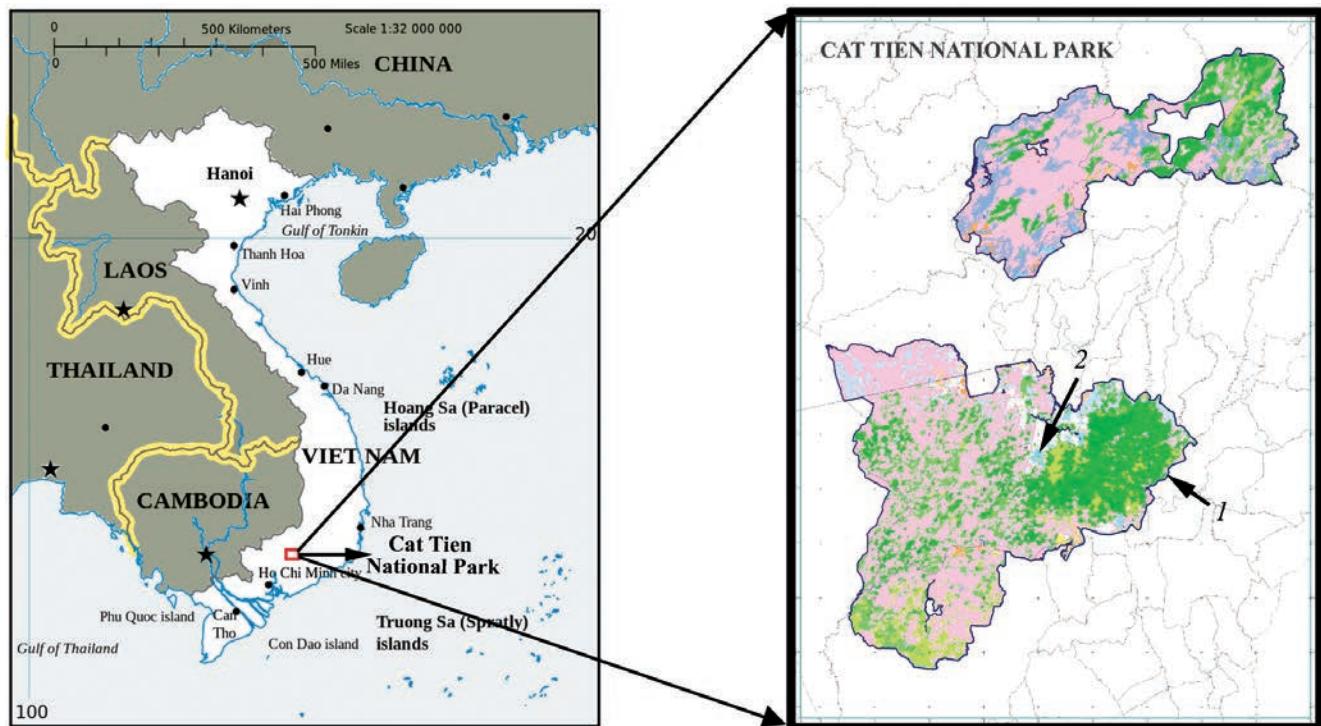


Рис. 1. Карта-схема района исследований (национальный парк Каттьен, Вьетнам). Стрелками обозначены места отбора проб: 1 – рукав р. Донгнай, 2 – оз. Бай Саяу.

Выделение и амплификация ДНК. ДНК выделяли из моноклональных штаммов с помощью раствора для выделения ДНК InstaGene фирмы BioRad (USA), согласно методике производителя. Амплификацию фрагментов рибосомальных регионов (18S, 28S и ITS2 рДНК), а также хлоропластного гена *psbA* проводили с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР). Реакционную смесь для проведения ПЦР готовили с помощью готовой смеси реактивов ScreenMix (“ЕвроГен”, Россия). Для амплификации фрагмента ядерного гена малой рибосомальной субъединицы рДНК (18S, 1573 пн) использовали следующие праймеры: 18S_CrN1F, 18S_826F, 18S_956R, 18S_BRK. Фрагмент гена большой субъединицы рДНК (28S, 959 пн) амплифицировали с помощью праймеров crLSU_29F и crLSU_942R, рибосомальный межгенный спейсер ITS2 (348–429 пн) – с помощью crITS_03F и crITS_05R (Choi et al., 2013). Амплификацию регионов рибосомального кластера проводили при следующих условиях: начальная денатурация – 5 мин при 95°C, далее 35 циклов денатурации при 94°C (30 с), отжига праймеров при 52°C (30 с), элонгации при 72°C (50–80 с) и финальной элонгации при 72°C (10 мин). Фрагмент хлоропластного гена *psbA* амплифицировали с помощью праймеров *psbAF* и *psbAR* (Choi et al., 2013) при аналогичных условиях ПЦР, за исключением температуры отжига праймеров (50°C). Контроль результатов ПЦР осуществляли путем горизонтального электрофореза продуктов

ПЦР в 1.5%-ном агарозном геле в 1.5 × ТАЕ буфере (Tris-acetate-EDTA), окрашивания SYBR Safe (“Bio-Rad”, USA) и фотографирования в проходящем ультрафиолетовом свете в системе гель-документации GelDoc XR (“Bio-Rad”, USA). Очистку фрагментов ДНК подготавливали с помощью ExoSAP-ITkit (Affymetrix, SantaClara, CA, USA) согласно протоколу производителя. Для реакции секвенирования применяли набор BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (“Applied Biosystems”, USA), в качестве праймеров использовали сначала прямую, а затем обратную последовательности, указанные для ПЦР. Очистку продуктов реакции секвенирования от непререагировавших меченых нуклеотидов осуществляли с помощью набора BigDye® XTerminator TM Purification Kit (“Applied Biosystems”, USA). Нуклеотидные последовательности определяли методом Сэнжера с двух сторон нуклеотидной последовательности при помощи прямого и обратного праймеров, указанных для ПЦР с последующим электрофорезом с использованием секвенатора Genetic Analyzer 3500 (“Applied Biosystems”, USA).

Построение деревьев. Полученные последовательности были проверены вручную и собраны в программах BioEdit v. 7.1.3 и MegaX (Kumar et al., 2018). Для выравнивания в массив данных добавляли из базы данных GenBank¹ 66 последо-

¹ <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>

вательностей рода *Cryptomonas* из различных морфологических групп. Два вида рода *Rhodomonas* G. Karsten (штаммы C5/6 и E12/23), а также *Guillardia theta* D.R.A. Hill & R. Wetherbee и штамм CCMP 644 вида *Hemiselmis andersenii* C.E. Lane & J.M. Archibald добавляли в массив данных в качестве аутгруппы. Последовательности были выровнены в программе MAFFT v. 7 с использованием модели E-INS-i (Katoh, Toh, 2010), сложные для выравнивания регионы исключали из массива данных. Для выявления филогенетических связей среди криптомонад было построено филогенетическое дерево, содержащее последовательно все три консервативных гена у 73 штаммов: 18S + 28S рДНК + *psbA* хпДНК. Также построено филогенетическое дерево на основании анализа ядерного межгенного транскрибуируемого спейсера 2 (ITS2 рДНК) у 69 штаммов рода *Cryptomonas*. Трудно выравниваемые фрагменты спейсера исключали из анализа. Филогенетический анализ методом максимального правдоподобия (ML) осуществляли в программе MEGA X, используя 1000 бутстреп-реплик, а также с помощью Байесовского подхода (BI) в программе MrBayes v. 3.1.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). При BI-анализе создавали 5 млн генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 100 генераций. Первые 25% проб (до выхода значений -lnL на плато) исключались из анализа как “burn-in”.

Подбор модели эволюции для нуклеотидных последовательностей проводили в программе MEGAX с использованием двух критериев: информационного критерия Акаике (Akaike information criterion, AIC) (Akaike, 1974)) и байесовского информационного критерия (Bayesian information criterion, BIC) (Schwarz, 1978)). Визуализацию и редактирование деревьев проводили в программах FigTree v. 1.4.2 и Adobe Photoshop CC v. 19.0.

Построение вторичных структур рРНК. Для аннотации последовательностей ITS2 использовали онлайн-сервер ITS2-Annotation tool.² Вторичные структуры региона ITS2 рРНК моделировали в программе mfold v. 2.5 (Zuker, 2003). При их построении учитывали обще-эукариотические особенности, такие как наличие неспаренных пиридиновых оснований в седьмой позиции второй шпильки (Caisová et al., 2013), а также число нуклеотидов между шпильками и их границы (Schultz et al., 2005). В качестве шаблона использовали структуру ITS2 рРНК штамма M1634 *Cryptomonas* sp. (Hoef-Emden, 2007). Полученную структуру визуализировали в программе PseudoViewer3 (Byun, Han, 2006). Для разграничения видов вторичные структуры проверяли на наличие компенсаторных замен (CBCs) согласно подходам

Coleman (2000, 2009) и Müller et al. (2007). Вторичную структуру 28S рРНК также моделировали с помощью программы mfold, в качестве шаблона использовали аналогичную структуру рРНК *Apis mellifera* L. (Gillespie et al., 2006). Обозначение шпилек приведено в работе (Wuyts et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ходе изучения флоры водоемов тропического леса Каттьен выделено в культуру три штамма, представляющих два вида рода *Cryptomonas* (рис. 2). Клетки культур VNG 2079 и VNG 2083 имели одинаковую морфологию и сходные размеры 18–26 мкм длиной, 10–12 мкм шириной, 9–10 мкм толщиной. В отличие от них, клетки штамма VNG 2086 имели размеры 26–32 мкм в длину, 16–21 мкм в ширину, 16–19 мкм в толщину. Клетки штаммов VNG 2079 и VNG 2083 имели до четырех пиреноидов, у клеток штамма VNG 2086 они не обнаружены (рис. 2).

На филогенетическом дереве, построенном на основании анализа совмещенного массива нуклеотидных данных 18S + 28S рДНК + *psbA* хпДНК, полученные штаммы входили в кладу, исходно образованную видом *C. lundii* Hoef-Emden (Hoef-Emden, Melkonian, 2003) и близкородственными таксонами, с высокими значениями апостериорной вероятности и бутстреп-поддержки (BI = 0.97/ML = 93). Данная клада состоит из штаммов *C. lundii*: M0850, изолированного из Германии, и R 179 из России, а также видов *Cryptomonas kisselevii* Gusev, Kulizin & Martynenko (штаммы NN 3 и NN 21), *C. platyuris* Skuja emend. Gusev, Kulizin & Martynenko (NN 8 и R 244), известных из России, и *C. vietnamica* Gusev et al. (VN 873 и VN 877) из Вьетнама. Внутри этой клады происходит разделение на видовые подклады (рис. 3).

Ветвь штамма VNG 2086 является сестринской к подкладе *C. platyuris* с максимальным значением апостериорной вероятности (BI). Подклада штаммов VNG 2079 и VNG 2083, имеющих одинаковые нуклеотидные последовательности, родственна подкладе *C. vietnamica* с низкой поддержкой BI, но высокой ML поддержкой (0.52/96).

На дереве, построенном на основании анализа последовательностей межгенного транскрибуируемого спейсера 2 (ITS2) рДНК, выявленная при анализе консервативных генов топология повторялась, но уже с другими величинами статистических поддержек. Так, общая клада *C. lundii* имела максимальные поддержки. Ветвь штамма VNG 2086 была родственной *C. platyuris*, но уже с высокими значениями BI и ML (1/98). Подклада штаммов VNG 2079 и VNG 2083 также была родственной подкладе *C. vietnamica*, однако из-за длины ветвей – без статистически значимых поддержек (рис. 4).

² <http://its2-old.bioapps.biozentrum.uni-wuerzburg.de/cgi-bin/index.pl?annotator>

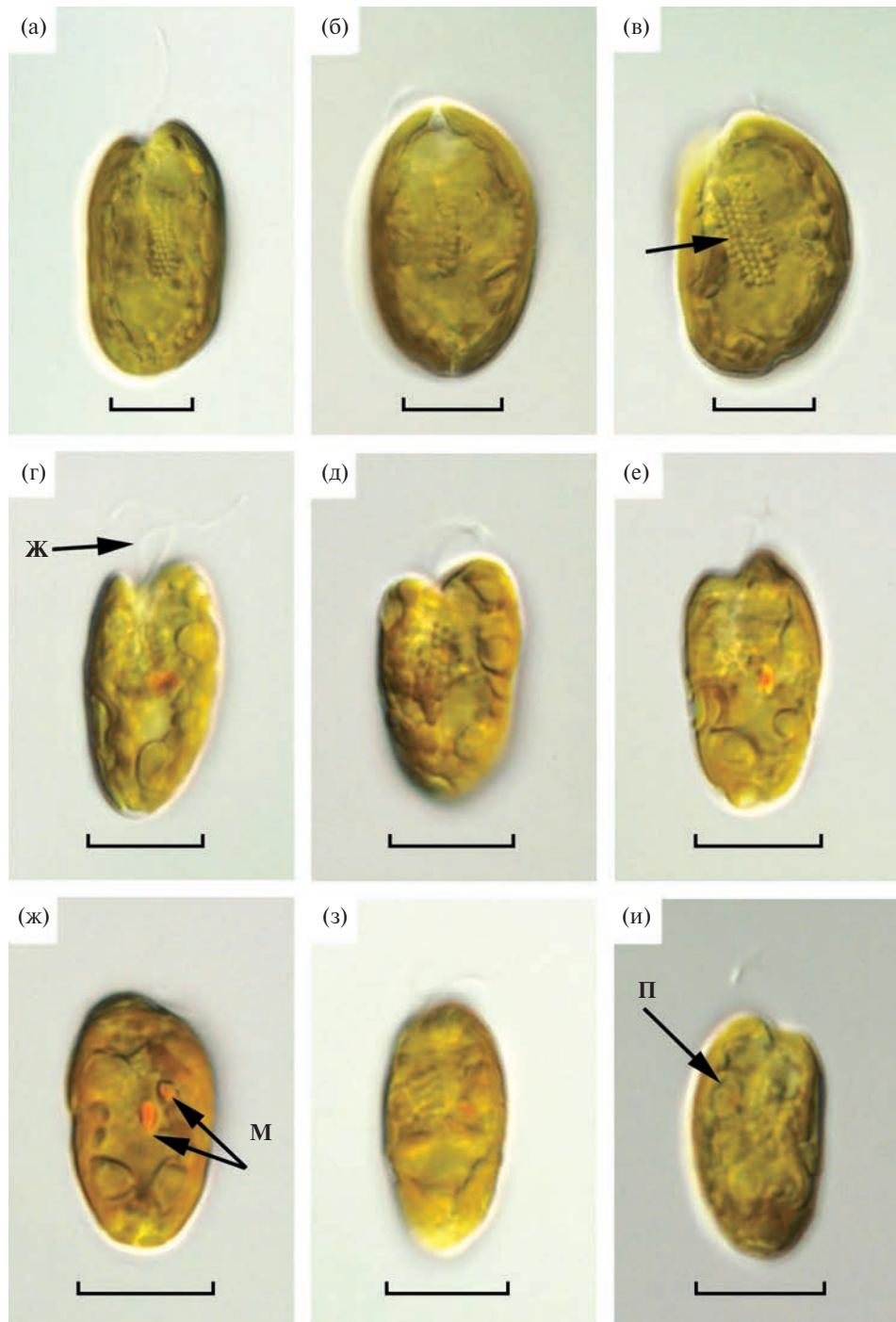


Рис. 2. Новые для науки виды рода *Cryptomonas* из Вьетнама: а–в – *Cryptomonas pascheri* sp. nov. (а – вид с брюшной стороны, б – вид с дорсальной стороны, в – вид сбоку (левая сторона)); г–и – *Cryptomonas playfairii* sp. nov. (г–е – вид с брюшной стороны (е – клетка частично повернута налево), ж – вид с дорсальной стороны, з – вид сбоку (левая сторона), и – вид сбоку (правая сторона)). Стрелками обозначены: г – глотка, выстланный эжектосомами, ж – жгутики, м – тельца Мопа, п – пиреноид. Шкала – 10 мкм.

Ниже приведены морфологические описания новых видов рода *Cryptomonas* и данные об их распространении.

Cryptomonas pascheri Martynenko et Gusev sp. nov.
(рис. 2а–2в).

Cells flattened in dorso-ventral plane, more or less symmetrical. In broad view, cells are wide elliptical.

Apex in ventral view with a shallow notch, antapex is rounded. In lateral view, cell with rounded apex and rounded antapex, and has a convex dorsal part. One plastid without visible pyrenoids. The furrow-gullet system extends to one half of the cell and lined with ejectosomes. Cells (absolute minimum and maximum values of strain VNG 2086) 26–32 µm long, 16–21 µm

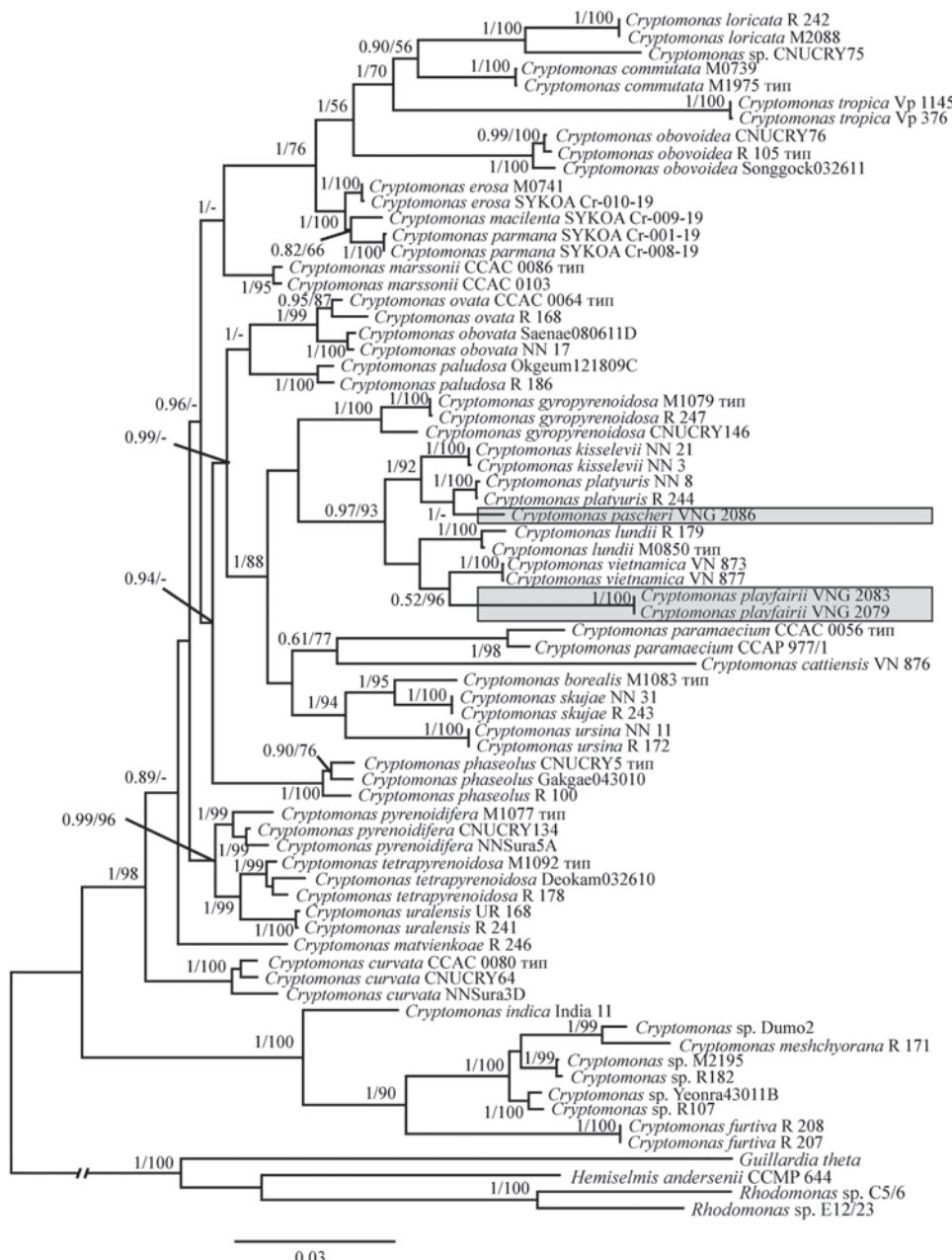


Рис. 3. Дерево, отображающее филогенетические связи 69 представителей рода *Cryptomonas*. Роды *Rhodomonas*, *Hemiselmis* и *Guillardia* выбраны в качестве внешней группы. Новые виды *C. pascheri* и *C. playfairii* выделены прямоугольниками. Дерево построено на основании сравнения нуклеотидных последовательностей консервативных маркеров: фрагментов генов малой и большой рибосомальных субъединиц ядерной ДНК (18S и 28S рДНК) и фрагмента гена *psbA* хлоропластической ДНК с помощью Байесовского подхода (BI) и методом максимального правдоподобия (ML). В узлах — Байесовская апостериорная вероятность (слева) и величина бутстрепа ML (справа).

wide, 16–19 μm thick. Species differs from others of the genus by nuclear ITS2, LSU and SSU rDNA, and chloroplast *psbA* gene nucleotide sequences. Diagnostic molecular characters are presented below.

CrpaschLSU01_1 stands in the helix C1/e1, including the terminal loop: [GCGCAGCGGAUC CUAAGGCUGGAGCUUGCUCCAACCUGCAU CAUGCCGUUGCAC] [(((((((.((....(((.(((....))))).))))....)).))))))),],

CrpaschLSU01_2 is in the terminal part of the helix C1/e3, including the apical loop: [AGACAAG GCUCGGAGGGCGGAAGGGUAACACCGACU GGCUCGGCGCAUGA] [...((..((((((..(((..((...))..))))))))....)).],

CrpaschITS201_1 encompasses the 5'-part of ITS2-molecule's helix III, including IIIa and IIIb conservative regions:

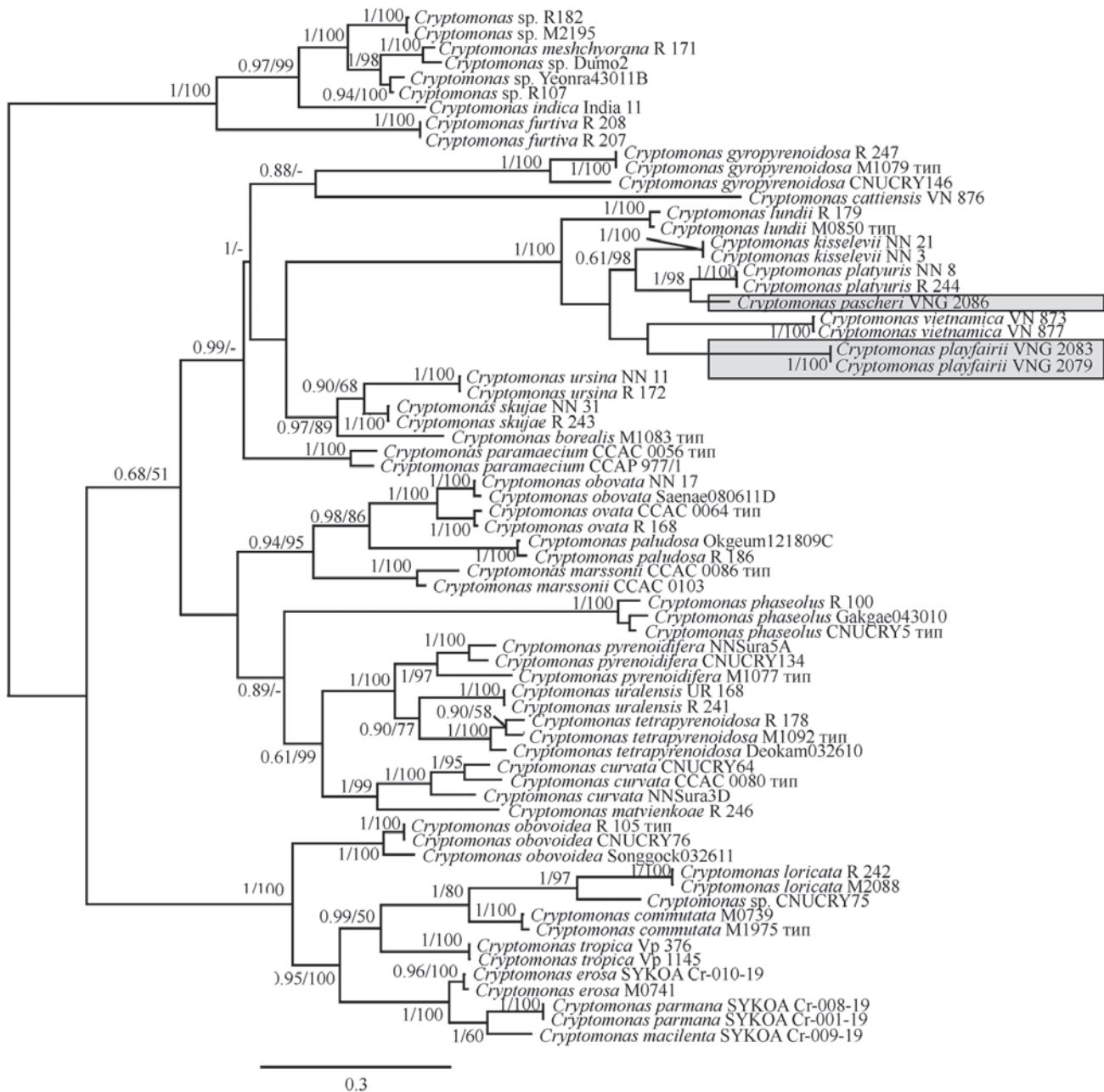


Рис. 4. Дерево, отображающее филогенетические связи 69 представителей рода *Cryptomonas*, построенное на основании анализа межгенных транскрибуируемого спейсера ITS2 рДНК с помощью Байесовского подхода (БИ) и методом максимального правдоподобия (МЛ). В узлах Байесовская апостериорная вероятность (слева) и величина бутстрепа МЛ (справа). Новые виды *C. pascheri* и *C. playfairii* выделены прямоугольниками.

[CAGAGCUUCAGCUGUGAUACGC
CAAGACGGUGUGCCAGCCUCUCU]
[|||||.....((...((((((...(((.((|).

H o l o t y p e. A large drop of unfixed dried cells of the strain VNG 2086 on watercolour paper (hic designatus), deposited at MHA (Herbarium, Main Botanical Garden, Botanicheskaya Str. 4, Moscow, 127276, Russia) under the designation *Cryptomonas pascheri* Vietnam Gusev 23-1 MHA, strain VNG 2086.

R e f e r e n c e s t r a i n . Representative living strain VNG 2086 and DNA sample maintained

at the Laboratory for Soil Zoology and General Entomology, IEE RAS. The strain is also conserved as a formaldehyde-fixed sample. The strain VNG 2086 was isolated by N. Martynenko.

R e p r e s e n t a t i v e D N A s e q u e n c e s . OR947705 (nuclear SSU rDNA), OR947703 (nuclear ITS2 and partial nuclear LSU rDNA), OR947645 (*psbA* cpDNA).

T y p e l o c a l i t y . Periphyton in Đồng Nai River, Cat Tien National Park, Dong Nai Province,

Vietnam. N 11°27'2" E 107°26'34", collected by N. Martynenko and D. Kapustin on February 2020.

E t y m o l o g y : The epithet is named in honor of A.A. Pascher (1881–1945), a famous researcher, for his contribution to the study of systematics of cryptomonads.

D i s t r i b u t i o n . To date, *C. pascheri* has only been observed in the type locality. At the time of collection, the pH was 6.8, specific conductance 61 $\mu\text{S cm}^{-1}$, and temperature 28.1°C.

П р и м е ч а н и е . Клетки *C. pascheri* уплощенные, широкоэллиптические, с небольшой выемкой в передней части клетки при виде с брюшной стороны. При виде сбоку клетка с закругленными передней и задней частями и с выпуклым спинным краем. Клетки с массивным хлоропластом без видимых пиреноидов. Размеры клеток штамма VNG 2086 26–32 мкм длиной, 16–21 мкм шириной, 16–19 мкм толщиной. Вид отличается от других видов рода *Cryptomonas* нуклеотидными последовательностями 18S, 28S, ITS2 рДНК и *psbA* хпДНК. Найден только в типовом местообитании в перифитоне р. Донгнай в пределах национального парка Каттьен (провинция Донгнай, Вьетнам).

***Cryptomonas playfairii* Martynenko et Gusev sp. nov.** (рис. 2г–2и).

Cells flattened in dorso-ventral plane, elongated and narrowed towards the antapical end, in broad view elliptical to slightly asymmetrical. Apex in ventral view with a notch, antapex is rounded. In lateral view cells are narrow elliptical with rounded apical and antapical ends. The furrow-gullet system extends to one half of the cell and lined with ejectosomes. Single plastid with up to four pyrenoids, located in different planes. Cells (absolute minimum and maximum values of strain VNG 2079) 18–26 μm long, 10–12 μm wide, 9–10 μm thick. Species differs from others of the genus by the order of nucleotides in nuclear ITS2, LSU and SSU rDNA, and chloroplast *psbA* gene sequences. Diagnostic molecular characters are presented below.

CrplayLSU01_1 located in the transcript of LSU rRNA in the helix C1/e1:

[GCGUGGCAGGAUCCUGAGGCUGGGAC
UUGCUCCAACCUUUACCAUGCCGUCGCGC]
[(((((((((...(((((....))))))))....))))))],

CrplayLSU01_2 situated in the terminal part of helix C1/e3:

[GAUAAGGCUUGGAGGGCAGAAGGG
UAACACCGACUGGCUCUAAGCGCAUU]
[(((...((((((..((.....))))))))....))]],

CrplayITS201_1 locates in the 5'-part of ITS2-molecule's helix III, including IIIa and IIIb conservative regions:

[ACGUAUCAAGCUCCAGCUGAU
ACACCAGGACAGUGGCCAGCCUCU]
[((.((((((.(((.....((((.(((..(((((.

H o l o t y p e . A large drop of unfixed dried cells of the strain VNG 2079 on watercolour paper (hic designatus), deposited at MHA (Herbarium, Main Botanical Garden, Botanicheskaya Str. 4, Moscow, 127276, Russia) under the designation *Cryptomonas playfairii* Vietnam Gusev 23-2 MHA, strain VNG 2079.

R e f e r e n c e s t r a i n . representative living strain VNG 2079 and DNA sample maintained at the Laboratory for Soil Zoology and General Entomology, IEE RAS. The strain is also conserved as a formaldehyde-fixed sample. The strain VNG 2079 was isolated by N. Martynenko.

R e p r e s e n t a t i v e D N A s e q u e n c e s f o r t h e s t r a i n V N G 2 0 7 9 . OR947706 (nuclear SSU rDNA), OR947702 (nuclear ITS2 and partial nuclear LSU rDNA), OR947647 (*psbA* cpDNA).

S e q u e n c e s o f a n o t h e r s t r a i n o f t h e s p e c i e s , r e g i s t e r e d i n G e n B a n k . VNG 2083 (OR947707, OR947701, OR947646, respectively).

T y p e l o c a l i t y . Lake Bàu Sáu, Cat Tien National Park, Dong Nai Province, Vietnam. N 11°27'34" E 107°20'41", collected by N. Martynenko and D. Kapustin on February 2020.

E t y m o l o g y . The epithet is named in honor of G.I. Playfair (1871–1922), for his contribution to the study of cryptomonads.

D i s t r i b u t i o n : To date, *C. playfairii* has only been observed in the type locality. At the time of collection, the pH was 5.7, specific conductance 63 $\mu\text{S cm}^{-1}$, and temperature 29.3°C.

П р и м е ч а н и е . Клетки *Cryptomonas playfairii* уплощенные, удлиненные, эллиптические и часто немного асимметричные, суженные к заднему концу, с заметной выемкой в передней части клетки при виде с брюшной стороны. При виде сбоку клетки удлиненно-эллиптические, с закругленными передней и задней частями. Клетки с одним хлоропластом, имеющим до четырех пиреноидов, расположенных в различных плоскостях. Размеры клеток штамма VNG 2079 18–26 мкм длиной, 10–12 мкм шириной, 9–10 мкм толщиной. Вид отличается от других видов рода *Cryptomonas* нуклеотидными последовательностями 18S, 28S, ITS2 рДНК и *psbA* хпДНК. Найден только в типовом местообитании в планктоне оз. Bay Cay в пределах Национального парка Каттьен (провинция Донгнай, Вьетнам).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Оба обнаруженных и описанных нами вида входили в кладу, изначально сформированную

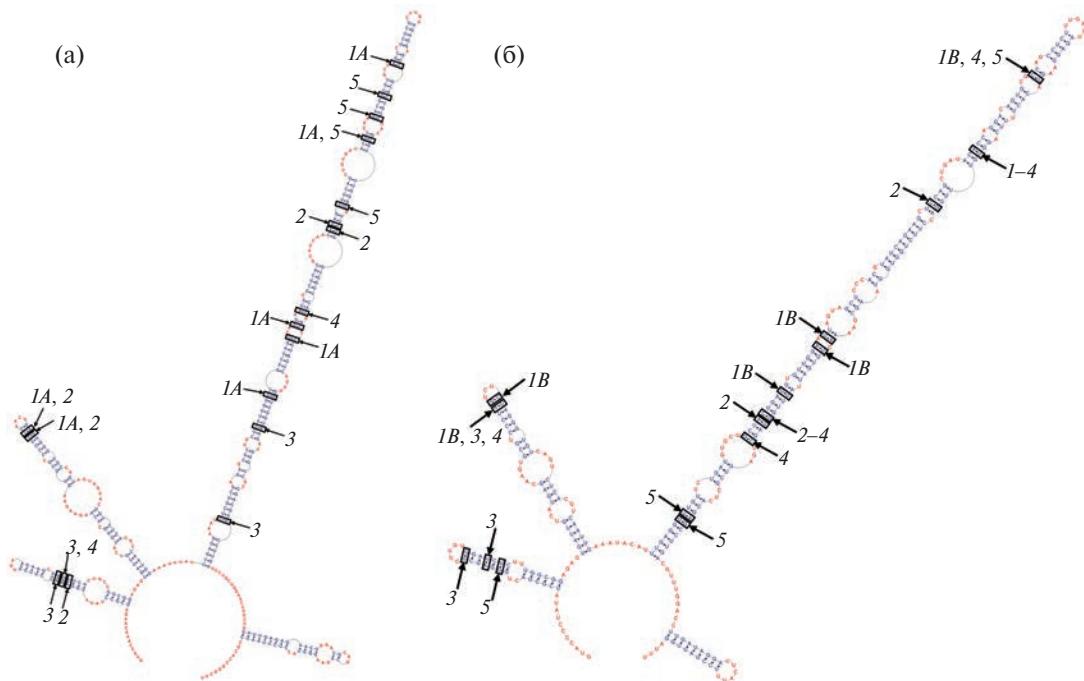


Рис. 5. Модели вторичной структуры ядерного внутреннего транскрибуируемого спейсера 2 у исследуемых видов. Черные прямоугольники обозначают позиции компенсаторных замен оснований (CBCs) между *C. pascheri* (а), *C. playfairii* (б) и обозначенными на рисунке видами, где 1A – *C. playfairii* VNG 2079, 1B – *C. pascheri* VNG 2086, 2 – *C. kisselevii* NN 21, 3 – *C. lundii* CCAC 0107, 4 – *C. platyuris* R 244, 5 – *C. vietnamica* VN 873.

штаммами вида *C. lundii*. Вид *C. lundii* описан из пруда в Германии (Hoef-Emden, Melkonian, 2003). За основу морфотипа вида взят рисунок, приведенный J.W.G. Lund (1942), в честь которого впоследствии и был назван вид. Отдельная ветвь, образованная единственным на тот момент штаммом *C. lundii* CCAC 0107 (=CCAP 979/69 = M0850), входила в кладу “LB” (“long branch”) вместе с видами *C. gyropyrenoidosa* Hoef-Emden & Melkonian, *C. borealis* Skuja emend. Hoef-Emden & Melkonian и *Cryptomonas paramaecium* (Ehrenberg) Hoef-Emden & Melkonian (Hoef-Emden, Melkonian, 2003). Клада названа так из-за наличия у ее представителей ускоренных темпов изменения пластидного генома, выявленного в анализах хлоропластных генов (Hoef-Emden, 2005; Hoef-Emden et al., 2005), что приводит к образованию длинных ветвей на филогенетическом дереве. Однако, добавление новых штаммов из различных природных зон дифференцировало эту кладу на комплексы близкородственных видов. Так, из водоемов Вьетнама был описан первый вид, родственный *C. lundii* – *C. vietnamica* (Gusev et al., 2020). Затем из водоемов России описали еще виды из комплекса *C. lundii*: *C. kisselevii* и *C. platyuris* (Gusev et al., 2022). Вид *C. kisselevii* морфологически схож с *C. lundii*, хотя имеет более округлые клетки. В то же время *C. platyuris*, известный из России и Европы, морфологически почти не отличим от *C. vietnamica* из Вьетнама и основной

характеристикой, разграничитывающей эти виды, остаются молекулярно-генетические признаки.

Морфологически *C. pascheri* похож на *C. kisselevii*, но в каждом из филогенетических анализов входит в отдельную подкладу, образованную совместно с *C. platyuris*. Для разграничения этих видов использовали метод анализа компенсаторных замен оснований (CBCs) во вторичной структуре ITS2 рPHK. Концепцию CBC успешно применяли для разграничения видов рода *Cryptomonas* (например, Hoef-Emden, 2007; Gusev et al., 2022; Martynenko et al., 2022a). По мнению Coleman (2000) и Müller et al. (2007), наличие компенсаторных замен во вторичной структуре ITS2 рPHK можно использовать для разграничения видов. Согласно данной концепции, два организма/штамма, чьи последовательности ITS2 отличаются хотя бы на одну CBC в консервативных областях шпилек Helix II и Helix III, представляют собой два разных биологических вида (Coleman, 2000). По данным (Müller et al., 2007; Wolf et al., 2013) наличие хотя бы одной CBC во всей молекуле ITS2 достаточно для разделения видов. Описанный нами вид *C. pascheri* отличается необычно длинным спейсером ITS2 (427 пн) при вариации длины 338–368 пн у других представителей клады, что выражается в удлинении каждой из шпилек. Также *C. pascheri* имеет пять компенсаторных замен со схожим с ним морфологически *C. kisselevii* и две – с близким филогенетически

видом *C. platyuris*. Различия с другими близкими видами показаны на рис. 5а.

Клетки *C. playfairii*, имеющие меньшие размеры и до четырех пиреноидов, отличаются от других представителей клады *C. lundii*. Из филогенетически близких к кладе *C. lundii* видов пиреноиды присутствуют только у *C. gyropyrenoidosa*, имеющего четыре пиреноида в разной плоскости, и *C. cattiensis* Martynenko, Gusev, Kapustin & Guseva (Martynenko et al., 2020b), клетки которого больше и снабжены только двумя пиреноидами. Морфологически *C. playfairii* сравним с представителями клады PyrX (Hoef-Emden, 2007), имеющими мелкие клетки и отличающиеся между собой только по молекулярно-генетическим признакам. В этой кладе четыре пиреноида присутствуют лишь у *C. indica* Gusev et al. (Gusev et al., 2021). Наличие четырех пиреноидов указано также для *C. tetrapyrenoidosa* Skuja emend. Hoef-Emden & Melkonian и *C. uralensis* Martynenko, Gusev, Kulizin & Guseva (Martynenko et al., 2020a). Возможно, морфотип вида *C. playfairii* представлен так называемой “криптоморфой”, в то время как остальные представители клады представлены “кампиломорфой”, что и обуславливает такие различия. Для точного установления морфологических форм (крипто- и кампиломорф), возможно, соответствующих гаплоидной и диплоидной стадиям (Altenburger et al., 2020), требуется более подробное изучение жизненного цикла и исследования с помощью трансмиссионной электронной микроскопии, что не было задачей данного исследования.

На филогенетических деревьях, построенных на основании набора данных 18S+28S рДНК+*psbA* хпДНК и отдельно массиве ITS2 рДНК, выявлено отдельное положение подклады *C. playfairii*. Во всех анализах наиболее близким к *C. playfairii* видом был *C. vietnamica*. Анализ компенсаторных замен во вторичной структуре ITS2 рРНК выявил наличие компенсаторных замен между *C. playfairii* и близкими ему видами. Данный вид отличается от *C. vietnamica* четырьмя заменами пар оснований (рис. 5б).

Несмотря на активное изучение криптофитовых водорослей за последние 20 лет, разнообразие этой группы еще сильно недооценено (Gusev et al., 2022; Hornberger et al., 2023). Новые нуклеотидные последовательности штаммов криптофитовых водорослей и данные метабаркодингового анализа расширяют уже известное разнообразие в кладах и образуют новые клады на филогенетическом древе (Hoef-Emden, Archibald, 2017; Hornberger et al., 2023). Также данные, полученные в результате высокопроизводительного секвенирования природных проб, позволяют изучить биогеографию группы. Например, исследование малого эфемерного водоема площадью 20 м² выявило 16 ASV

(amplicon sequences variants) уже известных видов рода *Cryptomonas* и дополнительно еще 13 клад, не отнесенных ни к одному из описанных видов (Hornberger et al., 2023). Также в работе Hornberger et al. (2023) были выявлены ASV, принадлежащие *Cryptomonas lundii* (ASV 109 и ASV 201). Однако при ближайшем рассмотрении, данные варианты также имеют компенсаторные замены по сравнению с типовым штаммом для *C. lundii* CCAC 0107. Таким образом, вид *C. lundii* был подтвержден молекулярно-генетическими данными только в Германии (Hoef-Emden, Melkonian, 2003) и России (Кулизин и др., 2022). Однако во вторичной структуре ITS2 у штаммов из водоемов России имеются восемь нуклеотидных замен, одна hemi-CBC и одна CBC по сравнению с типовым штаммом. Это свидетельствует, что организмы, отмеченные в России, могут представлять собой криптический таксон в составе клады *C. lundii*. Изучение трех штаммов криптофитовых водорослей, изолированных в тропическом регионе, позволило найти и описать два новых вида из клады *C. lundii*, но действительное разнообразие в группе еще предстоит выяснить. Считается, что криптомонады – это космополитные организмы (Hoef-Emden, 2007). При этом, данная группа организмов наиболее изучена в умеренной зоне Северного Полушария (Hoef-Emden, Melkonian, 2003; Hoef-Emden, 2007). В тропическом регионе представители пресноводных криптомонад почти не исследованы. В начале XX в. из субтропического региона Австралии описано четыре вида рода *Cryptomonas*: *C. ampulla* Playfair, *C. maxima* Playfair, *C. gemma* Playfair, *C. oblonga* Playfair (Playfair, 1921). Все эти таксоны требуют ревизии, причем, на основании цвета хлоропластов, последние два из них отнесены к роду *Chroomonas* (Pascher, 1925). Также к настоящему времени из тропического региона уже описаны четыре новых вида криптофитовых водорослей из различных местообитаний на основе молекулярно-генетических методов. Виды *C. vietnamica* и *C. cattiensis* описаны из водоемов Вьетнама (Gusev et al., 2020; Martynenko et al., 2020b), *Cryptomonas tropica* Martynenko, Kezly & Gusev – из почв тропического леса (Martynenko et al., 2022a). Из горного водохранилища Индии описан *C. indica* (Gusev et al., 2021). Все четыре описанных таксона пока не отмечены за пределами тропического региона. Таким образом, наша находка двух новых для науки видов расширяют данные о разнообразии рода *Cryptomonas* в целом и дополняют данные об уникальности флоры тропического региона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на долгую историю изучения, криптофитовые водоросли до сих пор остаются слабо изученными организмами и в пресных,

в морских экосистемах. Новые молекулярно-генетические данные позволяют описывать новые для науки таксоны из различных регионов планеты. Активно исследуется биоразнообразие тропического региона, в частности, Вьетнама, где на основании изучения трех новых штаммов описаны два новых вида рода *Cryptomonas* – *C. pascheri* sp. nov. и *C. playfairii* sp. nov. Выявленные виды по данным анализа нескольких генетических регионов относятся к одной кладе, но имеют разные морфологические характеристики. К настоящему времени молекулярно-генетические характеристики являются единственными надежными признаками для разграничения видов рода *Cryptomonas*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны вьетнамским и российским коллегам, администрации и персоналу Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в организации и выполнении экспедиционных работ, Д.А. Капустину за помощь в сборе материала в национальном парке Каттьен, П.В. Кулизину за помощь в подготовке изображений криптомонад.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Изучение проб, выделение водорослей в культуру, молекулярно-генетические и морфологические исследования и анализ данных выполнены при поддержке гранта Российской научного фонда (проект № 20–14–00211). Экспедиция во Вьетнам проведена при финансовой поддержке Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (Тема Э-3.2, задача 3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дещеревская О.А., Авилов В.К., Ба Зуй Динь и др.* 2013. Современный климат национального парка Кат Тьен (южный Вьетнам): использование климатических данных для экологических исследований // Геофизические процессы и биосфера. Т. 12. № 2. С. 5.
- Киселев И.А.* 1954. Пирофитовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6. С. 222.
- Кулизин П.В., Мартыненко Н.А., Гусев Е.С. и др.* 2022. Новые для флоры России виды рода *Cryptomonas* (Cryptophyceae) // Биология внутр. вод. № 3. С. 222.
<https://doi.org/10.31857/S032096522203010X>
- Матвієнко О.М., Литвиненко Р.М.* 1977. Пирофітові водорості – Ругофити // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Т. 3. Ч. 2. Київ: Наук. думка.
- Хохлова О.С., Мякишина Т.Н., Кузнецов А.Н., Губин С.В.* 2017. Морфогенетические особенности почв Национального парка Кат Тьен, Южный Вьетнам // Почвоведение. № 2. С. 176.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X1612008X>
- Akaike H.* 1974. A new look at the statistical model identification // IEEE Trans. Autom. Control. V. 19(6). P. 716.
<https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Altenburger A., Blossom H.E., Garcia-Cuetos L. et al.* 2020. Dimorphism in cryptophytes – The case of *Teleaulax amphioxieia/Plagioselmis prolonga* and its ecological implications // Sci. Adv. V. 6(37). eabb1611.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.abb161>
- Andersen R.A.* 2005. Algal Culturing Techniques. Oxford: Elsevier Acad. Press.
- Blanc L., Maury-Lechon G., Pascal J.P.* 2000. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: an analysis of the successional trends // J. Biogeogr. V. 27(2). P. 141.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00347.x>
- Byun Y., Han K.* 2006. PseudoViewer: web application and web service for visualizing RNA pseudoknots and secondary structures // Nucleic Acids Res. V. 34 (Suppl. 2). P. 416.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkl210>
- Caisová L., Marin B., Melkonian M.* 2013. A consensus secondary structure of ITS2 in the Chlorophyta identified by phylogenetic reconstruction // Protist. V. 164(4). P. 482.
<https://doi.org/10.1016/j.protis.2013.04.005>
- Choi B., Son M., Kim J.I., Shin W.* 2013. Taxonomy and phylogeny of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae, Cryptophyta) from Korea // Algae. V. 28(4). P. 307.
<https://doi.org/10.4490/algae.2013.28.4.307>
- Clay B.L., Kugrens P., Lee R.E.* 1999. A revised classification of the Cryptophyta // Bot. J. Linn. Soc. 131(2). P. 131.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1999.tb01845.x>
- Coleman A.W.* 2000. The significance of a coincidence between evolutionary landmarks found in mating affinity and a DNA sequence // Protist. V. 151(1). P. 1.
<https://doi.org/10.1078/1434-4610-00002>
- Coleman A.W.* 2009. Is there a molecular key to the level of “biological species” in eukaryotes? A DNA guide // Mol. Phylogen. Evol. V. 50(1). P. 197.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.10.008>
- Douglas S.E., Murphy C.A., Spencer D.F., Gray M.W.* 1991. Cryptomonad algae are evolutionary chimaeras of two phylogenetically distinct unicellular eukaryotes // Nature. № 350(6314). P. 148.
<https://doi.org/10.1038/350148a0>
- George E.E., Barcyte D., Lax G. et al.* 2023. A single cryptomonad cell harbors a complex community of organelles, bacteria, a phage, and selfish elements // Curr. Biol. V. 33(10). P. 1982.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.04.010>
- Gillespie J.J., Johnston J.S., Cannone J.J., Gutell R.R.* 2006. Characteristics of the nuclear (18S, 5.8 S, 28S and 5S) and mitochondrial (12S and 16S) rRNA genes

- of *Apis mellifera* (Insecta: Hymenoptera): structure, organization, and retrotransposable elements // Insect Mol. Biol. V. 15(5). P. 657.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2006.00689.x>
- Guiry M.D., Guiry G.M.* 2023. AlgaeBase. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland.
<https://www.algaebase.org>; data обращения 27 ноября 2023 г.
- Gusev E.S., Doan N.H., Nguyen N.L.* 2017. Silica-scaled chrysophytes from Cat Tien National Park (Dong Nai Province, Vietnam) // Nova Hedwigia. V. 105(3). P. 347.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2017/0416
- Gusev E., Podunay Y., Martynenko N. et al.* 2020. Taxonomic studies of *Cryptomonas lundii* clade (Cryptophyta: Cryptophyceae) with description of a new species from Vietnam // Fottea, Olomouc. V. 20(2). P. 137.
<https://doi.org/10.5507/fot.2020.004>
- Gusev E., Karthick B., Martynenko N. et al.* 2021. *Cryptomonas indica* sp. nov. (Cryptophyceae: Cryptomonadales), a new species described from the Western Ghats, India // Phytotaxa. V. 518. P. 261.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.518.4.3>
- Gusev E., Martynenko N., Kulizin P., Kulikovskiy M.* 2022. Molecular diversity of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae) in Russia // Eur. J. Phycol. V. 57(4). P. 526.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2022.2031304>
- Gusev E., Martynenko N., Shkurina N. et al.* 2023. An Annotated Checklist of Algae from the Order Synurales (Chrysophyceae) of Viet Nam // Diversity. V. 15(2). P. 183.
<https://doi.org/10.3390/d15020183>
- Hill D.R.A.* 1991a. Chroomonas and other blue-green cryptomonads // J. Phycol. V. 27. P. 133.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00133.x>
- Hill D.R.A.* 1991b. A revised circumscription of *Cryptomonas* (Cryptophyceae) based on examination of Australian strain // Phycologia. V. 30. P. 170.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-30-2-170.1>
- Hill D.R.A., Rowan K.S.* 1989. The biliproteins of the Cryptophyceae // Phycologia. V. 28. P. 455.
<https://doi.org/10.2216/10031-8884-28-4-455.1>
- Hill D.R.A., Wetherbee R.* 1989. A reappraisal of the genus *Rhodomonas* (Cryptophyceae) // Phycologia. V. 28. P. 143.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-28-2-143.1>
- Hoef-Emden K., Melkonian M.* 2003. Revision of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae): a combination of molecular phylogeny and morphology provides insights into a long-hidden dimorphism // Protist. V. 154(3–4). P. 371.
<https://doi.org/10.1078/143446103322454130>
- Hoef-Emden K.* 2005. Multiple independent losses of photosynthesis and differing evolutionary rates in the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae): combined phylogenetic analyses of DNA sequences of the nuclear and the nucleomorph ribosomal operons // J. Mol. Evol. V. 60. P. 183.
<https://doi.org/10.1007/s00239-004-0089-5>
- Hoef-Emden K., Tran H.D., Melkonian M.* 2005. Lineage-specific variations of congruent evolution among DNA sequences from three genomes, and relaxed selective constraints on rbc L in *Cryptomonas* (Cryptophyceae) // BMC Evol. Biol. V. 5. P. 1.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-5-56>
- Hoef-Emden K.* 2007. Revision of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae) II: Incongruences between classical morphospecies concept and molecular phylogeny in smaller pyrenoid-less cells // Phycologia. V. 46(4). P. 402.
<https://doi.org/10.2216/06-83.1>
- Hoef-Emden K., Archibald J.M.* 2017. Cryptophyta (Cryptomonads) // Handbook of the Protists. Cham: Springer International Publishing. P. 851.
- Hornberger L.O., Maggard I.J., Matthews R.A., Cahoon A.B.* 2023. *Cryptomonas pyrenoidifera* organellar genomes and estimation of its ITS2 sequence diversity using lineage directed barcode primers // Phycologia. V. 62(3). P. 280.
<https://doi.org/10.1080/00318884.2023.2202069>
- Javornicky P., Hindák F.* 1970. *Cryptomonas frigoris* spec. nova (Cryptophyceae), the new cyst-forming flagellate from the snow of the High Tatras // Biologia. V. 25(4). P. 241.
- Katoh K., Toh H.* 2010. Parallelization of the MAFFT multiple sequence alignment program // Bioinformatics. V. 26(15). P. 1899.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq224>
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al.* 2018. MEGAX: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. V. 35(6). P. 1547.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lund J.W.G.* 1942. Contributions to our knowledge of British algae. VIII // J. Bot. V. 80. P. 57.
- Martynenko N.A., Gusev E.S., Kulizin P.V. et al.* 2020a. A new species of *Cryptomonas* (Cryptophyceae) from the Western Urals (Russia) // Europ. J. Taxon. V. 649. P. 1.
<https://doi.org/10.5852/ejt.2020.649>
- Martynenko N.A., Gusev E.S., Kapustin D.A. et al.* 2020b. *Cryptomonas cattiensis* sp. nov. (Cryptophyceae: Cryptomonadales), a new species described from Vietnam // Phytotaxa. V. 454(2). P. 127.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.454.2.4>
- Martynenko N., Kezlya E., Gusev E.* 2022a. Description of a new species of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae: Cryptomonadales), isolated from soils in a tropical forest // Diversity. V. 14(11). P. 1001.
<https://doi.org/10.3390/d1411001>
- Martynenko N.A., Gusev E.S., Sterlyagova I.N., Kulikovskiy M.S.* 2022b. Revealing hidden diversity in the *Cryptomonas erosa* clade (Cryptophyceae), with the description of two new species from acidic habitats // Phycologia. V. 61(2). P. 184.
<https://doi.org/10.1080/00318884.2022.2025727>
- Mittermeier R.A., Turner W.R., Larsen F.W. et al.* 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots // Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas. Berlin: Springer. P. 3.

- Müller T., Philipp N., Dandekar T. et al. 2007. Distinguishing species // RNA. V. 13(9). P. 1469.
<https://doi.org/10.1261/rna.617107>
- Pascher A. 1925. Neue oder wenig bekannte Protisten. XV. Neue oder wenig bekannte Flagellaten. XIII // Archiv für Protistenkunde. V. 50. P. 486.
- Playfair G.I. 1921. Australian freshwater flagellates // Proceedings of the Linnaean Society of New South Wales. V. 46.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. V. 19(12). P. 1572.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Schultz J., Maisel S., Gerlach D. et al. 2005. A common core of secondary structure of the internal transcribed spacer 2 (ITS2) throughout the Eukaryota // RNA. V. 11(4). P. 361.
<https://doi.org/10.1261/rna.7204505>
- Schwarz G. 1978. Estimating the dimension of a model // The annals of statistics. V. 6(2). P. 61.
<https://doi.org/10.1214/aos/1176344136>
- Tanifuji G., Kamikawa R., Moore C.E. et al. 2020. Comparative plastid genomics of *Cryptomonas* species reveals fine-scale genomic responses to loss of photosynthesis // Genome Biol. Evol. V. 12(2). P. 3926.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evaa001>
- Wolf M., Chen S., Song J. et al. 2013. Compensatory base changes in ITS2 secondary structures correlate with the biological species concept despite intragenomic variability in ITS2 sequences – A proof of concept // PLoS ONE. V. 8(6). e66726.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066726>
- Wuyts J., Van de Peer Y., De Wachter R. 2001. Distribution of substitution rates and location of insertion sites in the tertiary structure of ribosomal RNA // Nucleic Acids Res. V. 29(24). P. 5017.
<https://doi.org/10.1093/nar/29.24.5017>
- Zuker M. 2003. Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction // Nucleic Acids Res. V. 31(13). P. 3406.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkg595>

Two New Species of the Genus *Cryptomonas* (Cryptophyta: Cryptophyceae) from Cat Tien National Park (Vietnam)

N. A. Martynenko^{1, 2, *}, E. S. Gusev^{1, 2}, Phan Trong Huan²

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Coastal Branch of the Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam
 Trang, Vietnam

*e-mail: nikita-martynenko@yandex.ru

In this paper, we describe two new species of the genus *Cryptomonas* from Cat Tien National Park (Vietnam): *Cryptomonas pascheri* and *Cryptomonas playfairii*, based on morphological characteristics and molecular analysis of the 18S, 28S, ITS2 rDNA and psbA cpDNA regions. The concept of compensatory base substitutions (CBCs) was also used for delimiting taxa. Both species are included in the same clade with *C. lundii*. If *C. pascheri* is morphologically similar to other species of the clade, then *C. playfairii* has obvious morphological differences. Each of the described species has clear molecular differences from related species in the *C. lundii* clade.

Keywords: cryptophytes, *Cryptomonas lundii* clade, *Cryptomonas pascheri* sp. nov., *Cryptomonas playfairii* sp. nov., biodiversity, tropics, Vietnam

УДК 581.524.12:561.232

ВЗАЙМОВОЕ ВЛИЯНИЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПРИ СОВМЕСТНОМ КУЛЬТИВИРОВАНИИ НА ПРИМЕРЕ *Dolichospermum spiroides*, *Planktothrix agardhii* И *Chlorella vulgaris*

© 2024 г. Л. А. Гайсина^{a, b}, Е. О. Новикова^a, Н. Б. Гибадуллина^a, А. А. Падалка^c,
Т. Е. Павлюк^{c, *}

^aБашкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы, Уфа, Россия

^bВсероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии,
Московская обл., Одинцовский р-н, пос. Большие Вяземы, Россия

^cРоссийский научно-исследовательский институт комплексного использования и охраны водных ресурсов,
Екатеринбург, Россия

*e-mail: T.Pavluk@mail.ru

Поступила в редакцию 05.09.2023 г.

После доработки 15.01.2024 г.

Принята к публикации 05.04.2024 г.

Избыточное поступление биогенных элементов в водные объекты приводит к активному развитию планктонных водорослей, возбудителей “цветения” воды, к которым чаще всего относятся цианобактерии. Исследования по схеме *in vitro* позволили проверить рабочую гипотезу об отсутствии ингибирующего воздействия штамма *Chlorella vulgaris* Beijerinck BIN на культуры цианобактерий CALU 799 *Dolichospermum spiroides* (Klebhan) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek в концентрациях 1:1, 10:1, 100:1, 1000:1 (цианобактерия: хлорелла). В серии опытов не установлено влияние культуры *Chlorella vulgaris* BIN на жизнеспособность клеток исследованных цианобактерий. При высоких показателях плотности цианобактерий в концентрациях 10:1, 100:1, 1000:1 число мертвых клеток хлореллы увеличивалось. Токсическое действие было более выражено у штамма CALU 799 *D. spiroides* по сравнению со штаммом CALU 1749 *Planktothrix agardhii*.

Ключевые слова: цианобактерии, “цветение” воды, *Chlorella vulgaris*, аллелопатия, сокультивирование водорослей

DOI: 10.31857/S0320965224060048, **EDN:** WYQNUU

ВВЕДЕНИЕ

Глобальные климатические изменения и повышение эвтрофикации водоемов во всем мире приводят к массовому сезонному развитию планктонных водорослей в водных объектах, называемое “цветением” воды. Явление “цветения” обычно определяется как резкое увеличение биомассы водорослей в течение короткого периода времени, сопровождаемое снижением видового разнообразия фитопланктона. Снижение качества воды, нежелательная трансформация трофических связей и общая деградация водных экосистем – это неполный перечень последствий такого явления. Деструктивные процессы в экосистеме проявляются в виде летних заморов рыб, массовой гибели бентосных, планктонных инейстонных животных, а также водоплавающих птиц и млекопитающих (Никаноров и др., 2010; Rollwagen-Bollens et al., 2018).

Вследствие “цветения” воды изменяется ее окраска, появляются специфический вкус и запах, снижается прозрачность. Пиковое “цветение” воды в июле–августе приводит к дефициту растворенного в воде кислорода (<5 мг/л), особенно в жаркие маловодные годы. При этом, локально в штилевых условиях наблюдается противоположный процесс – перенасыщение кислородом тонкого поверхностного слоя воды (1–3 см), в котором концентрация растворенного кислорода достигает 150–200% (Селезнева и др., 2022). В целом “цветение” воды создает существенные помехи в питьевом и техническом водоснабжении, нормальной работе тепловых и гидроэлектростанций, снижает рекреационную привлекательность водоемов.

Цианобактериальное “цветение” может привести к серьезным последствиям для человека, диких и домашних животных, водоплавающих птиц и для биоты в целом (Harmful..., 2006; Белых

и др., 2013; Merel et al., 2013), в связи с их способностью продуцировать широкий спектр токсичных метаболитов: гепатотоксинов (микроцистинов, нодуларина, а также цилиндроцернопсина), нейротоксинов (анатоксинов и сакситоксинов), дерматотоксинов и эндотоксинов (липополисахаридов и др.) (Волошко, Пиневич, 2014).

Контролировать массовое развитие цианобактерий можно несколькими способами. В последнее время наряду с физическими и химическими методами борьбы с “цветением” все шире используются и биологические. Многие водные организмы изучали на предмет потенциальной возможности ограничивать рост цианобактерий. В качестве таких объектов биологического контроля в разных исследованиях были проанализированы вирусы, бактерии, грибы, простейшие, моллюски, рыбы (Jeppesen et al., 1990; Колмаков, 2006; Middelboe et al., 2008; Dai et al., 2018). Механизм работы потенциальных агентов биоконтроля варьирует от высокоспецифичного паразитизма и хищничества до неспецифических форм действия – высвобождения метаболитов, подавляющих цианобактериальный рост, фильтрации, конкуренции за ресурсы.

Проблема “цветения” воды цианобактериями уже много десятилетий актуальна для разнотипных водоемов России. Например, в течение последних 10–15 лет цианобактерии составляли до 100% общей биомассы фитопланктона Цимлянского водохранилища (Никаноров и др., 2010; Глущенко, 2019), при этом в фитопланктоне нижнего течения р. Дона и в Таганрогском заливе в 2017 г. было выявлено два летних пика, сформированных исключительно цианобактериями, а не диатомовыми и зелеными водорослями, как отмечали ранее (Корнева, Глущенко, 2020).

В связи с этим в ряде водохранилищ России была проведена апробация биологического метода борьбы с массовым развитием цианобактерий путем вселения в водоем разных штаммов зеленої микроводоросли *Chlorella vulgaris* Beijerinck (Калайда, Галеева, 2011). Данный метод получил название “альголизация водоема” (Бутакова и др., 2013).

Результаты, полученные в ходе экспериментов по “альголизации” отдельных заливов Цимлянского, Белоярского, Ижевского, Матырского и других водохранилищ, неоднозначны и не позволяют сделать достоверный вывод об эффективности такого метода коррекции альгоценоза (Отчет..., 2009; Биологические..., 2013; Беспалова, 2017).

Цель настоящей работы – установить факт аллелопатического взаимодействия цианобактерий и зеленої водоросли *Chlorella vulgaris* BIN, как наиболее вероятного механизма межвидового взаимодействия у растений, а также подтвердить

или опровергнуть ингибирующее действие хлореллы на штаммы цианобактерий CALU 799 *Dolichospermum spiroides* (Klebhan) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek в разных соотношениях концентраций клеток.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В экспериментах использовали три штамма. Штамм № 1 – CALU 799 *Dolichospermum spiroides* (Klebhan) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek получен из Ресурсного центра “Культивирование микроорганизмов” Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета, где он хранится под коллекционным номером CALU 799 *Anabaena spiroides*. Поскольку вид *A. spiroides* Klebahn был переименован в *Dolichospermum spiroides* (Klebhan) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek, в нашем исследовании он указан как CALU 799 *D. spiroides*. Штамм № 2 – CALU 1749 *Planktothrix agardhii* получен из Ресурсного центра “Культивирование микроорганизмов” Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета, штамм № 3 – *Chlorella vulgaris* BIN – из ООО “Альготек” (г. Тверь).

Оба рода цианобактерий принадлежат к группе риска, вызывающей “цветение” воды и производящей токсины. *Dolichospermum spiroides* продуцирует гепатотоксин, микроцистин и анатоксин (Komárek, 2013; Li et al., 2016), *Planktothrix agardhii* – микроцистин (Tonk et al., 2005).

Dolichospermum spiroides характеризовался свободно плавающими трихомами, в той или иной степени скрученными в спирали с 2–13 спиральами, явно перетянутыми у поперечных стенок, не утончающимися к концу. Клетки сферические, темно-сине-зеленые, с многочисленными аэротопами, (3.5) 4–8 × 6–8 (9) мкм или (5.8) 6–9 (9.5) мкм в диаметре. Гетероцисты более или менее сферические, одиночные, (5.6) 6.5–10 мкм в диаметре. Акинеты интеркалярные, расположены на расстоянии от гетероцист, одиночные (Komárek, 2013). В лабораторных условиях в культурах постоянно наблюдаются спиралевидно скрученные трихомы (рис. 1а). Вид *D. spiroides* относится к водорослям, доминирующем в цветущих водоемах (Jalili et al., 2021).

Planktothrix agardhii был представлен большей частью одиночными, свободно плавающими, прямыми или слегка изогнутыми трихомами до 300 мкм длиной. Трихомы шириной (2.3) 4–6 (9.8) мкм, неподвижные, не перетянутые или очень слабо перетянутые у гранулированных поперечных стенок, в большинстве случаев постепенно сужающиеся к концам. Длина клеток меньше ширины, часто клетки изодиаметрические, длиной в 2 раза больше ширины (перед

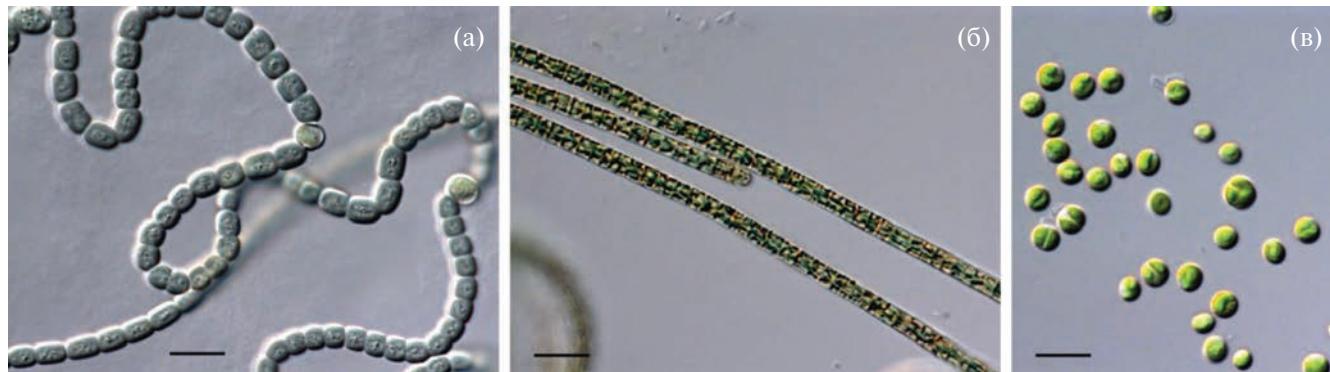


Рис. 1. Морфология исследованных штаммов: *а* – штамм CALU 799 *Dolichospermum spiroides*; *б* – штамм CALU 1749 *Planktothrix agardhii*; *в* – штамм *Chlorella vulgaris* BIN. Шкала – 10 мкм.

делением) (Komárek, Anagnostidis, 2005) (рис. 1б). Пресноводные цианобактерии рода *Planktothrix* относятся к основным продуцентам цианотоксинов (Kurtmayer et al., 2016; Entfellner et al., 2022).

Штамм *Chlorella vulgaris* BIN имел следующие признаки: молодые клетки шаровидные или слабо эллипсоидные, размером 2–4 мкм. Взрослые клетки шаровидные, диаметром 5–8 мкм (Богданов, 2007) (рис. 1в).

Для выращивания водорослей и цианобактерий использовали среду Z-8, которая применяется для культивирования водорослей и цианобактерий (Bischoff, Bold, 1963). Водородный показатель среды pH 6.5–7.7.

Перед проведением экспериментов культуры цианобактерии CALU 799 *Dolichospermum spiroides*, CALU 1749 *Planktothrix agardhii* и *Chlorella vulgaris* BIN выращивали в течение 7 сут на осветительной установке в при температуре 25°C и режиме освещения 16:8 ч (день:ночь). Эксперименты проводили в колбах объемом 100 мл, которые закрывали ватно-марлевыми пробками и обворачивали парафильмом для предотвращения контаминации.

В культуру цианобактерии вносили *C. vulgaris* BIN в разном разведении, чтобы пропорция цианобактерия: хлорелла по числу клеток была близка к 1 : 1, 10 : 1, 100 : 1, 1000 : 1. В контролльном варианте эксперимента отмечали изменения в культуре цианобактерии без добавления хлореллы. Эксперимент проводили в трех повторностях. Процесс взаимодействия культур наблюдали в течение 14 сут (до его затухания). Число живых и мертвых клеток считали каждые 2–3 сут, начиная с интервала 2 сут и завершая интервалом 3 сут.

Достоверность результатов исследований определяли с помощью критерия Стьюдента (Лакин, 1990). Для статистической обработки результатов использовали программы StatSoft Statistica v. 10.0. Морфологию видов изучали с помощью микроскопа Axio Imager A2 с реализацией дифференциально-интерференционного контраста

(ДИК) и камерой Axio Cam MRC, при увеличении ×1000 с использованием масляной иммерсии. При микрофотографировании применяли программу AxioVision v. 4.9.

Следует отметить, что CALU 799 *Dolichospermum spiroides*, CALU 1749 *Planktothrix agardhii* и *Chlorella vulgaris* BIN отличались по характеру роста культуры. Если *C. vulgaris* росла рассредоточено в толще воды, то цианобактерии образовывали пленки (скопления трихомов). Это обстоятельство затрудняло подсчет клеток в камере Горяева, поскольку не позволяло оценить точное число клеток цианобактерий при малом увеличении, и, соответственно, определить влияние *C. vulgaris* на рост цианобактерий.

Аллелопатическое влияние *C. vulgaris* BIN на рост цианобактерий CALU 799 *D. spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* оценивали по соотношению числа живых и мертвых клеток (учитывали только вегетативные клетки).

Живые клетки водорослей и цианобактерий имели такую же морфологию, как и в монокультуре и соответствовали описанию, приведенному в диагнозе вида. Живые клетки *Dolichospermum spiroides* характеризовались сохранностью клеточной стенки (рис. 2а) и сине-зеленой окраской. Мертвые клетки отличались нарушенностью клеточной оболочки и неравномерной окраской с полупрозрачным содержимым.

Живые клетки *Planktothrix agardhii* имели целую клеточную стенку, сине-зеленую или слегка оливковую окраску (рис. 2б). Мертвые клетки идентифицировали по разрушенной клеточной стенке, полностью разрушенному и бесцветному клеточному содержимому.

У *Chlorella vulgaris* BIN живые клетки характеризовались ярко-зеленой окраской и сохранностью клеточной стенки, а мертвые клетки были бесцветными, с разрушенной клеточной стенкой (рис. 2в).

Для каждой градации получали ≥10 микрофотографий, по которым анализировали ≥100

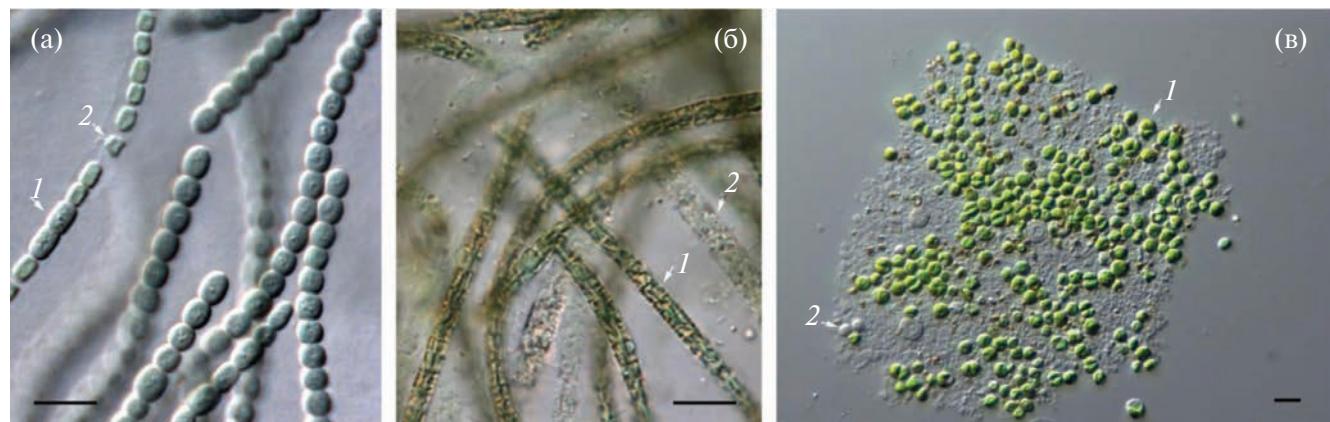


Рис. 2. Живые (1) и мертвые (2) клетки штамма CALU 799 *Dolichospermum spiroides* (а), штамма CALU 1749 *Planktothrix agardhii* (б), штамма *Chlorella vulgaris* BIN (в). Шкала – 10 мкм.

клеток и вычисляли процентное соотношение живых и мертвых клеток водорослей и цианобактерий.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности морфологии клеток исследованных штаммов CALU 799 *Dolichospermum spiroides*, CALU 1749 *Planktothrix agardhii* и *Chlorella vulgaris* BIN при совместном культивировании представлены на рис. 2а–2в. На них наглядно продемонстрировано, что часть клеток водорослей и цианобактерий имели очевидные признаки разрушения (нарушение внутренней структуры и целостности клеточной стенки). Процентное соотношение живых и мертвых клеток в различных вариантах опыта различалось.

При совместном культивировании с *Chlorella vulgaris* для CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* во всех вариантах опыта (при соотношении числа клеток цианобактерий к числу клеток хлореллы 1 : 1, 10 : 1, 100 : 1, 1000 : 1) процентное соотношение числа живых клеток изменялось в границах статистической погрешности в течении всего времени культивирования (табл. 1) и было недостоверным по критерию Стьюдента. Таким образом, ингибирующее влияние культуры *Chlorella vulgaris* BIN на штаммы цианобактерий CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* не выявлено. Следует отметить, что при всех сроках культивирования и во всех градациях эксперимента со штаммом CALU 799 *Dolichospermum spiroides* в культуре наблюдали спиралевидно закрученные трихомы (рис. 3). Такой же тип роста трихомов *D. spiroides* зарегистрирован и в контрольном варианте. Это наблюдение может свидетельствовать об отсутствии влияния *Chlorella vulgaris* BIN на данный штамм цианобактерий.

В то же время, при высоких показателях плотности цианобактерий отмечали увеличение числа



Рис. 3. Спиралевидно закрученный трихом штамма CALU 799 *Dolichospermum spiroides*. Шкала – 10 мкм.

мертвых клеток хлореллы (табл. 1). Установлено влияние *Dolichospermum spiroides* на увеличение числа мертвых клеток *Chlorella vulgaris* при концентрациях “цианобактерия : хлорелла” 10 : 1, 100 : 1, 1000 : 1 (значения $t_{\text{факт}} = 3.05; 3.17$ и 7.73 соответственно). Как видно из значений критерия Стьюдента, с ростом концентрации цианобактерии от 10 : 1 к 1000 : 1 число мертвых клеток *Chlorella vulgaris* BIN увеличивалось. Очевидный рост числа мертвых клеток *C. vulgaris* при концентрации 100 : 1 отмечали с 6-х сут эксперимента, при концентрации 1000 : 1 – со 2-х сут эксперимента (табл. 1).

В экспериментах с *Planktothrix agardhii* увеличение мертвых клеток *Chlorella vulgaris* BIN также было значимым при концентрациях цианобактерия: хлорелла 10:1, 100:1, 1000:1 (значения $t_{\text{факт}} = 2.73; 2.77$ и 8.60 соответственно). Как и в экспериментах с *Dolichospermum spiroides*, число мертвых клеток *Chlorella vulgaris* BIN значительно увеличивалось, начиная с концентрации

Таблица 1. Выживаемость (%) клеток штаммов CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* при совместном культивировании с штаммом *Chlorella vulgaris* BIN и штаммом *Chlorella vulgaris* BIN при совместном культивировании с CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii*

Сутки	Контроль	1 : 1	Штаммы CALU 799 <i>Dolichospermum spiroides</i> и <i>Chlorella vulgaris</i> BIN			Штаммы CALU 1749 <i>Planktothrix agardhii</i> и <i>Chlorella vulgaris</i> BIN		
			100 : 1	1000 : 1	Контроль	1 : 1	10 : 1	1000 : 1
Штаммы CALU 799 <i>Dolichospermum spiroides</i> и <i>Chlorella vulgaris</i> BIN								
0	97.5 ± 2.0	94.6 ± 2.0	91.8 ± 3.0	99.3 ± 1.0	96.1 ± 2.0	95.3 ± 2.0	96.6 ± 2.0	93.5 ± 2.0
2	98.4 ± 2.0	98.2 ± 1.0	98.3 ± 2.0	97.6 ± 2.0	94.6 ± 2.0	97.1 ± 1.0	94.2 ± 2.0	94.7 ± 2.0
4	99.3 ± 1.0	96.4 ± 2.0	97.6 ± 2.0	98.5 ± 2.0	98.2 ± 1.0	94.7 ± 2.0	92.7 ± 2.0	96.1 ± 2.0
6	99.1 ± 1.0	93.3 ± 3.0	99.3 ± 1.0	98.6 ± 1.0	97.4 ± 2.0	95.2 ± 2.0	93.4 ± 2.0	98.5 ± 1.0
8	99.3 ± 1.0	96.8 ± 2.0	96.0 ± 2.0	97.1 ± 2.0	95.0 ± 3.0	92.9 ± 2.0	95.1 ± 2.0	99.2 ± 1.0
11	98.7 ± 2.0	99.0 ± 1.0	95.8 ± 1.0	97.4 ± 2.0	92.1 ± 3.0	94.5 ± 2.0	94.5 ± 2.0	96.3 ± 2.0
14	1000	97.6 ± 2.0	95.9 ± 2.0	97.8 ± 2.0	96.0 ± 2.0	93.9 ± 2.0	97.4 ± 1.0	98.6 ± 1.0
Штаммы <i>Chlorella vulgaris</i> BIN и CALU 1749 <i>Planktothrix agardhii</i>								
0	96.9 ± 2.0	96.9 ± 2.0	95.1 ± 2.0	97.9 ± 1.0	87.3 ± 2.0	98.7 ± 1.0	99.2 ± 1.0	97.7 ± 1.0
2	97.3 ± 2.0	98.6 ± 1.0	97.2 ± 2.0	96.4 ± 2.0	85.6 ± 3.0	99.1 ± 1.0	96.7 ± 2.0	95.4 ± 2.0
4	98.7 ± 1.0	97.2 ± 2.0	96.3 ± 2.0	95.7 ± 2.0	73.4 ± 3.0	97.6 ± 2.0	95.4 ± 2.0	95.1 ± 2.0
6	99.3 ± 1.0	94.9 ± 2.0	98.2 ± 1.0	81.5 ± 3.0	70.2 ± 2.0	94.8 ± 2.0	98.1 ± 1.0	93.6 ± 2.0
8	97.7 ± 2.0	97.1 ± 2.0	95.1 ± 2.0	82.3 ± 2.0	73.7 ± 2.0	98.3 ± 1.0	97.3 ± 1.0	95.4 ± 2.0
11	98.5 ± 1.0	95.3 ± 2.0	94.1 ± 1.0	79.4 ± 2.0	69.9 ± 3.0	95.7 ± 2.0	95.9 ± 2.0	93.1 ± 2.0
14	97.1 ± 2.0	96.8 ± 2.0	92.7 ± 2.0	79.8 ± 3.0	69.6 ± 3.0	96.6 ± 2.0	96.4 ± 2.0	94.6 ± 2.0

10 : 1, и достигало максимума при концентрации 1000 : 1 (табл. 1). Очевидное увеличение числа мертвых клеток *C. vulgaris* BIN наблюдали со 2-х сут при концентрации 10 : 1. Исходя из сравнения значений критерия Стьюдента на итоговые 14-е сут опыта, ингибирующее воздействие на *C. vulgaris* BIN было более выражено у CALU 799 *Dolichospermum spiroides* (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основной целью исследования было подтвердить или опровергнуть ингибирующее действие хлореллы на культуры штаммов цианобактерий CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* в разных соотношениях концентраций клеток.

Поиском фактов ингибирующего действия хлореллы также занимались сотрудники Волгоградского отделения ГосНИИ озерного и речного рыбного хозяйства (Вехов и др., 2014). В 2006–2012 гг. с целью борьбы с цианобактериями и уменьшением “цветения” воды проводили вселение в Чимлянское водохранилище *Chlorella vulgaris* штаммов BIN, ИФР С-111 на основе метода Н.И. Богданова (Богданов, 2007; Кравцова, Калинина, 2013). Результаты этих мероприятий неоднозначны и не позволяют охарактеризовать их воздействие как положительно-отрицательное или нейтральное из-за множества неучтенных экологических факторов, характерных для экспериментов по схеме *in vivo* (Бульон и др., 2008; Калинина и др., 2013).

В ряде предыдущих исследований, проводимых по схеме *in vivo* в естественных природных водоемах, получены свидетельства отсутствия эффекта от “альголизации водоемов”. Так, в Ижевском водохранилище после его “альголизации” в 2009 г. отмечали пятикратное увеличение числа цианобактерий (Бутакова и др., 2013). При изучении взаимного влияния *Chlorella vulgaris* ИФР № С-111 и 11 культур цианобактерий по схеме *in vitro* только четыре вида погибали под влиянием водоросли. Другие виды цианобактерий приспособливались к росту в присутствии *C. vulgaris* ИФР № С-111 и размывались, а на штамме *Synechococcus* sp. № 535 водоросль оказала стимулирующее действие (Бутакова и др., 2013).

Наши исследования показали отсутствие угнетения исследованных штаммов цианобактерий CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* штаммом *Chlorella vulgaris* BIN в процессе сокульттивирования с ними, что согласуется с результатами ранее опубликованных работ.

Выявлено угнетение штамма *C. vulgaris* BIN штаммами цианобактерий CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii*.

Токсическое воздействие штаммов начиналось с концентрации цианобактерия : хлорелла 10 : 1. Такие условия можно наблюдать в природной среде при “цветении” водоемов в случае бурного развития *Dolichospermum spiroides* и *Planktothrix agardhii*. Следует отметить, что негативное влияние цианобактерий проявлялось раньше при более высокой плотности культур цианобактерий, что, по-видимому, связано с более ранним достижением высоких концентраций токсичных субстанций в среде. С учетом имеющихся в литературе сведений о токсичности *Dolichospermum spiroides* и *Planktothrix agardhii* (Tonk et al., 2005; Komárek, 2013; Li et al., 2016), их ингибирующее действие на *Chlorella vulgaris*, выявленное нами в ходе эксперимента, вполне закономерно.

Угнетающее влияние *Planktothrix agardhii* на другие виды водорослей и цианобактерий отмечено в других работах. Так, известны данные о взаимном подавлении роста при совместном культивировании *P. agardhii* и *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wołoszyńska) Seenayya & Subba Raju (Ammar et al., 2014).

Кроме того, имеются сведения об угнетении развития представителей рода *Chlorella* при совместном культивировании с другими цианобактериями и водорослями. Установлено ингибирующее воздействие цианобактерии *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing на *Chlorella vulgaris* за счет синтеза линолевой кислоты (Song et al., 2017). Кроме того, обнаружено использование *Microcystis aeruginosa* преимущества клеточного сигнального соединения оксида азота, продуцируемого *Chlorella vulgaris*. Это соединение стимулирует механизм положительной обратной связи по высвобождению линолевой кислоты *Microcystis aeruginosa* (Song et al., 2017). Причем, ингибирующее действие *M. aeruginosa* на *Chlorella vulgaris* сохранялось даже в опытах при исходном преобладающем соотношении числа клеток хлореллы к микроцистису от 6:1 до 12:1 (Song et al., 2017). Угнетение хлореллы наблюдали и при совместном культивировании *Chlorella sorokiniana* Shihira & R.W.Krauss и *Coelastrella* (Corcoran et al., 2019), а также *Chlorella vulgaris* и цианобактерии *Microcystis aeruginosa* (Żak, Kosakowska, 2014). Обнаружено, что постоянная стимуляция образования колоний *M. aeruginosa* в природных условиях приводит к ингибированию роста *Chlorella vulgaris* (Dong et al., 2019). Выявлено выраженное ингибирующее влияние экссудата штамма OSC AP 1 *Oscillatoria* sp. на *Chlorella vulgaris* (Leão et al., 2009).

Имеются сведения об отсутствии выраженного взаимного влияния *C. vulgaris* и *Planktothrix isothrix* (Skuja) Komárek & Komárková при сокульттивировании (Silva-Benavides, Torzillo, 2012). Установлено, что при выращивании на городских сточных водах скорость роста цианобактерий *Aphanizomenon*

ovalisporum Forti и *Anabaena plantonica* Brunnthaler сопоставима с таковой у *Chlorella vulgaris* (Mendez et al., 2016).

В то же время, некоторые данные подтверждают аллелопатическое воздействие хлореллы на другие водоросли через хлореллин — вещество из группы жирных кислот (C18), обладающее антибиотической активностью (Dela Greca et al., 2010). Так, в эксперименте *in vitro* при сокультивировании *C. vulgaris* и *Raphidocelis subcapitata* (Korshikov) Nygaard, Komárek, J. Kristiansen et O.M. Skulberg (= *Pseudokirchneriella subcapitata* (Korshikov) F. Hindák) отмечено стимулирующее влияние низких концентраций хлореллина на рост обоих видов водорослей. Повышение концентрации хлореллина в среде до 6.5 мг/л за счет внесения синтетического аналога приводило к ингибированию роста *R. subcapitata*, что подтверждает возможность вытеснения одной водоросли другой при аллелопатическом взаимодействии (Fergola et al., 2007). Вероятно, *Chlorella vulgaris* способна оказывать воздействие на ряд водорослей и цианобактерий, причем направленность этого влияния (стимулирование или угнетение) зависит от концентрации хлореллина и других биологически-активных веществ, и, следовательно, плотности культуры водоросли в среде.

Увеличение числа мертвых клеток штамма *C. vulgaris* BIN с увеличением плотности культур штаммов CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* свидетельствует о способности этих видов цианобактерий вырабатывать вещества, разрушающие плотную клеточную стенку *Chlorella vulgaris*. По данным (Safi et al., 2014; Mendez et al., 2015), регидность клеточной стенки *C. vulgaris* предохраняет водоросль от экстремальных условий окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях эксперимента не выявлено ингибирующее влияние штамма водоросли *Chlorella vulgaris* BIN на выживание цианобактерий CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* при совместном культивировании. Отмечено увеличение числа мертвых клеток хлореллы при высоких показателях плотности цианобактерий как результат их токсического воздействия. Значимое влияние CALU 799 *Dolichospermum spiroides* и CALU 1749 *Planktothrix agardhii* на увеличение числа мертвых клеток хлореллы зарегистрировано при концентрациях цианобактерий: хлорелла 10 : 1, 100 : 1, 1000 : 1.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проводили при финансовой поддержке Государственного задания

Министерства просвещения РФ в рамках проекта BWUZ 2023-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белых О.И., Гладких А.С., Сороковикова Е.Г. и др. 2013. Микроцистин-продуцирующие цианобактерии в водоемах России, Беларуси и Украины // Химия в интересах устойчивого развития. № 21. С. 363.
- Беспалова Е.В. 2017. Оценка состояния водных экосистем Центрального Черноземья на основе анализа структурных перестроек комплексов микроводорослей и цианобактерий // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т. 28. № 3. С. 84.
- Биологические и химические эффекты антропогенного эвтрофирования Ижевского водохранилища. 2013. Ижевск: Удмуртский ун-т.
- Богданов Н.И. 2007. Биологические основы предотвращения “цветения” Пензенского водохранилища синезелеными водорослями. Пенза: РИО ПГСХА.
- Бульон В.В., Воякина Е.Ю., Королев А.Е. и др. 2008. О книге Н.И. Богданова “Биологические основы предотвращения “цветения” Пензенского водохранилища синезелеными водорослями”. СПб.: ООО “Изд-во “ЛЕМА”.
- Бутакова Е.А., Павлюк Т.Е., Ушакова О.С. и др. 2013. К вопросу об альголизации водоемов // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. № 5. С. 75.
- Бехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П. и др. 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. СПб.: ГосНИОРХ. С. 116.
- Волошко Л.Н., Пиневич А.В. 2014. Разнообразие токсинов цианобактерий // Астрахан. вестн. экол. образования. № 1(27). С. 68.
- Глушенко Г.Ю. 2019. Цианопрокариоты Нижнего Дона в 2017–2018 годах: Матер. докл. II Междунар. науч. шк.-конф. “Цианопрокариоты/цианобактерии: систематика, экология, распространение”. 16–21 сентября 2019 г. Сыктывкар, Россия. С. 104.
- Калайда М.Л., Галеева М.Э. 2011. Эксперименты по альголизации водоемов одноклеточной водорослью *Chlorella vulgaris* // Вестн. Казан. энергетического ун-та. № 3(10). С. 45.
- Калинина С.Г., Кравцова Г.В., Винхло Е.В. 2013. Фитопланктон и “цветение” воды в Цимлянском водохранилище в связи с проведением его альголизации // Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов. Сб. статей III Междунар. науч.-практ. конф. (7–10 октября 2013 г.). М.: Планета. С. 430.
- Колмаков В.И. 2006. Методы предотвращения массового развития цианобактерии *Microcystis aeruginosa*

- Kütz. emend. Elenk. в водных системах // Микробиология. Т. 75. № 2. С. 149.
- Корнева Л.Г., Глушенко Г.Ю. 2020. Состав и сезонная сукцессия фитопланктона Таганрогского залива Азовского моря и нижнего течения р. Дон в условиях изменяющегося климата // Биология внутр. вод. № 1. С. 18.
<https://doi.org/10.31857/S032096522001009X>
- Кравцова Г.В., Калинина С.Г. 2013. Результаты эксперимента по воздействию штамма *Chlorella vulgaris* BIN на альгопланктоценоз Цимлянского водохранилища в условиях интенсивного "цветения" воды // Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов. Сб. статей III Междунар. науч.-практ. конф. (7–10 октября 2013 г.). М.: Планета. С. 459.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк.
- Никаноров А.М., Хоружая Т.А., Минина Л.И., Мартышева Н.А. 2010. Опасность "цветения" Цимлянского водохранилища // Электронный научный журнал "Исследовано в России". [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2010/012.pdf>
- Отчет о проведенных работах по послепаводковому вселению микроводоросли хлорелла и проведение мониторинга воды Ижевского водохранилища. 2009. Воронеж: НПО "Альгобиотехнология".
- Селезнева К.В., Селезнева А.В., Селезнев В.А. 2022. Дефицит растворенного кислорода в условиях масштабного развития синезеленых водорослей на Куйбышевском водохранилище // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. № 4. С. 38.
- Ammar M., Comte K., Tran T.D.C. et al. 2014. Initial growth phases of two bloom-forming cyanobacteria (*Cylindrospermopsis raciborskii* and *Planktothrix agardhii*) in monocultures and mixed cultures depending on light and nutrient conditions // Annales de Limnologie – International J. Limnol. V. 50. № 3. P. 231.
- Bischoff H.W., Bold H.C. 1963. Phycological studies. IV. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. Austin: University of Texas Publications 6318.
- Corcoran A.A., Seger M., Niu R. et al. 2019. Evidence for induced allelopathy in an isolate of *Coelastrella* following co-culture with *Chlorella sorokiniana* // Algal Res. V. 41. P. 101535.
<https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101535>
- Dai W., Chen X., Wang X. et al. 2018. The Algicidal fungus *trametes versicolor* F21a eliminating blue algae via genes encoding degradation enzymes and metabolic pathways revealed by transcriptomic analysis // Frontiers in Microbiol. V. 9. P. 826.
- Della Greca M., Zarrelli A., Fergola P. et al. 2010. Fatty Acids Released by *Chlorella vulgaris* and Their Role in Interference with *Pseudokirchneriella subcapitata*: Experiments and Modelling // J. Chem. Ecol. V. 36. P. 339.
- Entfellner E., Li R., Jiang Y. et al. 2022. Toxic/bioactive peptide synthesis genes rearranged by insertion sequence elements among the bloom-forming cyanobacteria *Planktothrix* // Frontiers in Microbiol. V. 13. P. 901762.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.901762>
- Fergola P., Cerasuolo M., Pollio A. et al. 2007. Allelopathy and competition between *Chlorella vulgaris* and *Pseudokirchneriella subcapitata*: Experiments and mathematical model // Ecol. Model. V. 208. P. 205.
- Dong J., Li C., Chang M. et al. 2019. Effects of toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on the morphology of green alga *Chlorella vulgaris* // Ann. Limnol. – International J. Limnol. V. 55. P.7.
- Harmful cyanobacteria. 2006. Dordrecht: Springer.
- Jalili F., Trigui H., Guerra Maldonado J.F. 2021. Can cyanobacterial diversity in the source predict the diversity in sludge and the risk of toxin release in a drinking water treatment plant? // Toxins. V. 13. № 1. P. 25.
<https://doi.org/10.3390/toxins13010025>
- Jeppesen E., Jensen J.P., Kristensen P. et al. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions // Biomanipulation tool for water management. Dordrecht: Springer. P. 219.
- Komárek J. 2013. Cyanoprokaryota 3. Teil/3rd Part: Heterocytous genera // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/3. Munich: Elsevier GmbH.
- Komárek J., Anagnostidis K. 2005. Cyanoprokaryota. 2. Teil: Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/2. Jena; Stuttgart; Lübek. Ulm.
- Kurmayer R., Deng L., Entfellner E. 2016. Role of toxic and bioactive secondary metabolites in colonization and bloom formation by filamentous cyanobacteria *Planktothrix* // Harmful Algae. V. 54. P. 69.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.01.004>
- Leão P.N., Vasconcelos M.T.S., Vasconcelos V.M. 2009. Allelopathic activity of cyanobacteria on green microalgae at low cell densities // Eur. J. Phycol. V. 44. № 3. P. 347.
<https://doi.org/10.1080/09670260802652156>
- Li X., Dreher T.W., Li R. 2016. An overview of diversity, occurrence, genetics and toxin production of bloom-forming *Dolichospermum* (*Anabaena*) species // Harmful Algae. V. 54. P. 54.
- Mendez L., Sialve B., Tomás Pejó E. et al. 2016. Comparison of *Chlorella vulgaris* and cyanobacterial biomass: cultivation in urban wastewater and methane production // Biopr. and Biosyst. Engin. V. 39. P. 703.
- Mendez L., Mahdy A., Ballesteros M. et al. 2015. *Chlorella vulgaris* vs cyanobacterial biomasses: comparison in terms of biomass productivity and biogas yield // Energy Conv. Manag. V. 92. P. 137e142.
- Merel S., Walker D., Chicana R. et al. 2013. State of knowledge and concerns on cyanobacterial blooms and cyanotoxins // Environ. Int. № 59. P. 303.
- Middelboe M., Jacquet S., Weinbauer M. 2008. Viruses in freshwater ecosystems: an introduction to the exploration of viruses in new aquatic habitats // Freshwater Biol. № 53. P. 1069.

- Safi C., Zebib B., Merah O. et al. 2014. Morphology, composition, production, processing and applications of *Chlorella vulgaris*: A review // Renew. Sustain. Energy Rev. V. 35. P. 265.
<https://doi.org/10.1016/j.rser.2014.04.007>
- Silva-Benavides A., Torzillo G. 2012. Nitrogen and phosphorus removal through laboratory batch cultures of microalga *Chlorella vulgaris* and cyanobacterium *Planktothrix isothrix* grown as monoalgal and as co-cultures // J. Appl. Phycol. V. 24. P. 267.
- Song H., Lavoie M., Fan X. et al. 2017. Allelopathic interactions of linoleic acid and nitric oxide increase the competitive ability of *Microcystis aeruginosa* // ISME J. V. 1. № 8. P. 1865.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2017.45>
- Tonk L., Visser P.M., Christiansen G. et al. 2005. The microcystin composition of the cyanobacterium *Planktothrix agardhii* changes toward a more toxic variant with increasing light intensity// Appl. Environ. Microbiol. V. 71. P. 5177.
- Rollwagen-Bollens G., Lee T., Rose V., Bollens S.M. 2018. Beyond eutrophication: vancouver lake, wa, usa as a model system for assessing multiple, interacting biotic and abiotic drivers of harmful cyanobacterial blooms // Water. V. 10. № 757.
- Żak A., Kosakowska A. 2014. Allelopathic influence of cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* on green algae *Chlorella vulgaris* // Geoplanet Earth Planet Sci. V. 14. P. 141.

Mutual Influence of Cyanobacteria and Green Algae in Cocultures Using the Example of *Dolichospermum spiroides*, *Planktothrix agardhii*, and *Chlorella vulgaris*

L. A. Gaysina^{1, 2}, N. Y. Novikova¹, N. B. Gibadullina¹, A. A. Padalka³, T. E. Pavlyuk^{3, *}

¹*M. Akmullah Bashkir State Pedagogical University, Ufa, Russia*

²*All-Russian Research Institute of Phytopathology, Bolshye Vyazemy, Russia*

³*Russian Research Institute of Integrated Water Management and Protection, Yekaterinburg, Russia*

*e-mail: T.Pavluk@mail.ru

The excessive intake of biogenic elements into water bodies leads to the active development of planktonic algae, water bloom pathogens, which mostly include cyanobacteria. In vitro studies have allowed us to test a working hypothesis on the absence of any inhibitory effect of metabolites of the *Chlorella vulgaris* BIN strain on the CALU 799 *Dolichospermum spiroides* (Klebhan) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek and CALU 1749 *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek cyanobacterial cultures in working concentrations of 1 : 1, 10 : 1, 100 : 1, and 1000 : 1 (cyanobacteria : chlorella). In a series of experiments, no effect of chlorella culture on the viability of cells of the studied cyanobacteria has been detected. However, high cyanobacteria densities (concentrations of 1 : 1, 10 : 1, 100 : 1, and 1000 : 1) are associated with an increase in the number of dead chlorella cells. The toxic effect of the CALU 799 *D. spiroides* strain is more pronounced in comparison with that of CALU 1749 *Planktothrix agardhii*.

Keywords: cyanobacteria, water “blooming”, *Chlorella vulgaris*, allelopathy, algae co-cultivation

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.52

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 2017 г.

© 2024 г. Л. Ю. Халиуллина^{a,*}, И. И. Халиуллин^a

^aКазанский (Приволжский) федеральный университет,
Институт фундаментальной медицины и биологии, Казань, Россия

*e-mail: liliya-kh@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.02.2024 г.

После доработки 08.06.2024 г.

Принята к публикации 03.07.2024 г.

Исследована сезонная динамика фитопланктона Волжского плеса Куйбышевского водохранилища (Средняя Волга) в 2017 г. Проанализированы сезонные изменения основных абиотических факторов среды, оказывающих влияние на динамику фитопланктона (уровненного режима, интенсивности падающей солнечной радиации, ряда основных гидрохимических и гидрофизических показателей и др.). Доминирующий комплекс фитопланктона представлен цианобактериями, зелеными вольвоксовыми, центрическими диатомовыми и динофитовыми водорослями. Исследованный участок подвержен чрезвычайно интенсивным процессам “цветения” воды вследствие массового размножения видов цианобактерий из родов *Microcystis*, *Aphanizomenon* и *Anabaena*. Воды Волжского плеса в течение большей части вегетационного сезона соответствовали мезосапротному типу и умеренно-загрязненной зоне.

Ключевые слова: фитопланктон, структура, биомасса, численность, водоросли, сезонные и межгодовые изменения, р. Волга, Куйбышевское водохранилище, Волжский плес, уровень воды

DOI: 10.31857/S0320965224060051, EDN: WYLPDI

ВВЕДЕНИЕ

Куйбышевское водохранилище, крупнейшее по площади в Европе и шестая ступень Волжско-Камского каскада водохранилищ, в настоящее время имеет множество гидрологических и экологических проблем. Поскольку волжские водохранилища – искусственно регулируемые системы, это дает возможность влиять на их состояние. Самыми значимыми факторами, которыми можно управлять и которые определяют внутриводоемные процессы, являются режимы водного притока и регулирования стока гидроузлом. Чтобы управлять этими факторами, необходимы прогностические многовариантные расчеты при разных сценариях регулирования речного стока. Для этого нужны данные ряда параметров, которые можно получить лишь в ходе мониторинга в течение нескольких лет (Даценко, 2007; Рахуба, 2023).

Важнейшим биологическим агентом в экосистеме водохранилищ является фитопланктон.

Сокращения: БС – Балтийская система высот; ITS – индекс трофности; S_B – индекс сапробности по биомассе фитопланктона; W – критерий Шапиро–Уилка (при проверке данных на нормальное распределение).

Массовое размножение некоторых его видов вызывает крайне негативные последствия в виде “цветения” воды. При организации мониторинга планктонных водорослей необходимо ориентироваться на среднюю периодичность смены синоптических циклов погоды. В климатических условиях Средней Волги она составляет примерно одну неделю, поскольку показатели фитопланктона и биогенов водохранилищ очень лабильны. Их качественные и количественные показатели в зависимости от множества факторов, учитывать которые затруднительно технически, могут даже в течение нескольких часов сильно колебаться и быть нерепрезентативны. Исходя из этого, минимальная рекомендуемая частота наблюдений за состоянием экосистем водохранилищ в вегетационный период должна быть не реже одного раза в неделю (Даценко, 2007; Даценко и др., 2017).

Одним из наиболее значимых участков водохранилища является расположенный в верхней части водоема Волжский плес, который сохранил режим р. Волги в большей степени, чем нижние участки водохранилища: это большие скорости течения, песчаные грунты, особенности кислородного режима и биогенных веществ (Водные...,

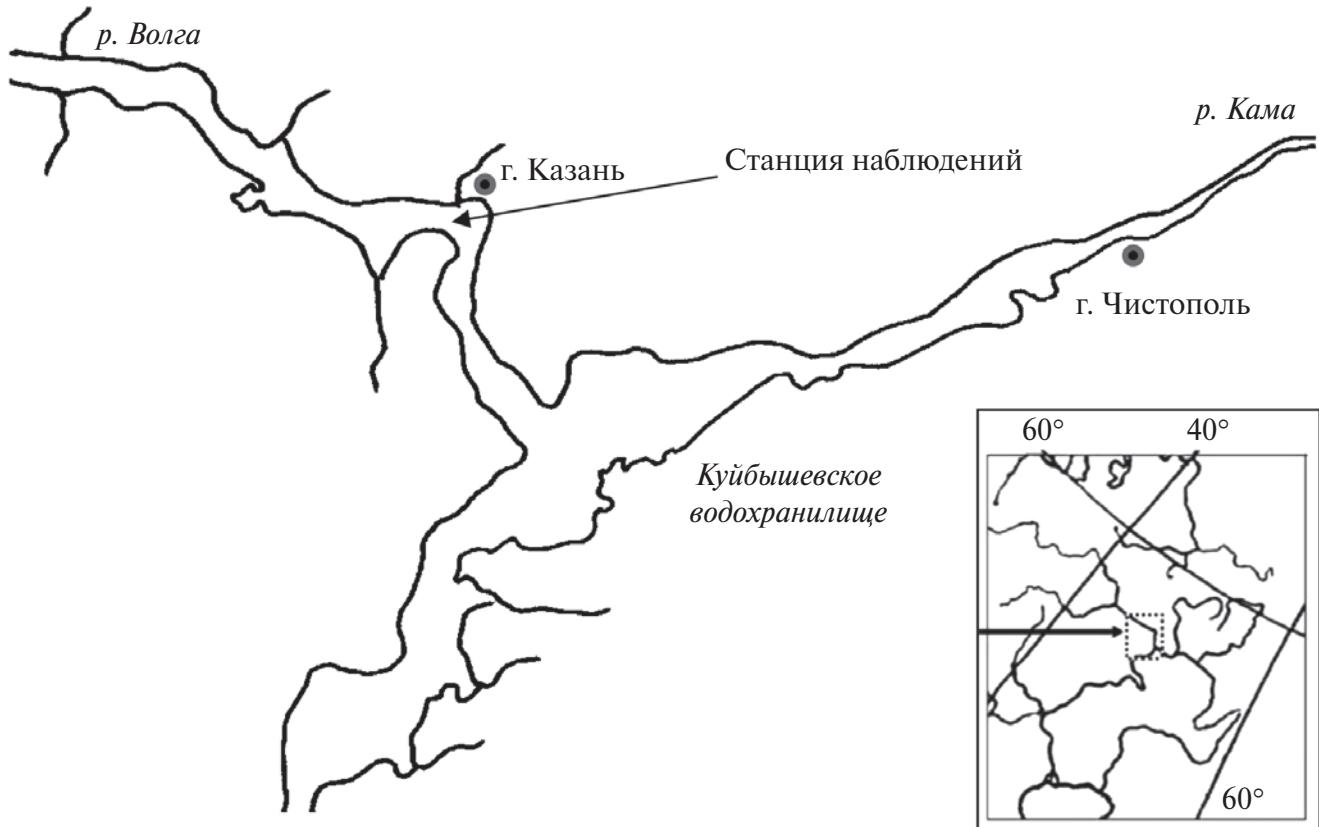


Рис. 1. Карта-схема Волжского плеса Куйбышевского водохранилища, где в 2017 г. находился район исследований (указано стрелкой).

2006; Куйбышевское..., 2008; Хамитова, Калайда, 2017). Имеется довольно много сведений по планктонным водорослям данного участка водохранилища (Экология..., 1989; Паутова, Номоконова, 1994; Фитопланктон..., 2003; Корнева, 2015; Кузьмина, Медянкина, 2019; Минеева и др., 2022 и др.). Чаще всего данные получены в результате крупных экспедиций, исследовавших пространственное распределение гидробионтов и в течение непродолжительного времени в разные годы.

Цель работы — выявить наиболее значимые факторы, которые влияют на процессы эвтрофикации и массовое развитие фитопланктона, приводящие к “цветению” воды цианобактериями в водохранилище.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования планктонных водорослей проводили с мая по октябрь 2017 г. в средней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища. Станция постоянных наблюдений располагалась на русле р. Волге (фарватер) в районе речного порта г. Казани (рис. 1). Основное питание исследованного участка водохранилища осуществляется снеговыми (60% годового стока),

грунтовыми (30) и дождевыми (10) водами. Воды гидрокарбонатные кальциевые, минерализация 120–130 мг/л. Уровень воды в Куйбышевском водохранилище варьирует за счет годового, сезонного и суточного регулирования плотиной ГЭС, колебания уровня воды составляют до 5–6 м (Водные..., 2006; Куйбышевское..., 2008).

Пробы отбирали с интервалом один раз в неделю с борта маломерного судна с помощью батометра Молчанова ГР-18 (с объемом 4 л) на глубине 15–20 м. Исследовали пробы с поверхности и интегрированные — смешивали пробы с поверхности и до 0.5 м, с глубины устроенной прозрачности, измеренной по диску Секки (нижняя граница зоны фотосинтеза), и 0.5 м от дна.

Отбор и обработку проб проводили в соответствии с общепринятыми гидробиологическими методиками (Голлербах и др., 1953; Методика..., 1975; Водоросли..., 1989; Садчиков, 2003).¹ Для количественного и качественного учета монадных и амебоидных форм, разрушающихся или деформирующихся при фиксации, пробы в день отбора фильтровали через мембранный фильтр и

¹ AlgaeBase is a database of information on algae that includes terrestrial, marine and freshwater organisms. 2000. Режим доступа: <http://algaebase.org>. Дата доступа: 16.07.2021.

просматривали в живом состоянии. Для сгущения фитопланктона применяли прибор вакуумного фильтрования ПВФ-35/НБ. Для концентрирования фитопланктона использовали мембранные фильтры Владипор типа МФАС–ОС-2 и МФАС–ОС-3 с размером пор 0.45 и 0.8 мкм соответственно. Также параллельно отбирали пробы объемом 0.5 л, которые фиксировали 4%-ным формалином. Фиксированные пробы концентрировали осадочным методом до 7–10 мл для качественного и количественного учета фитопланктона. Для изучения водорослей применяли микроскоп Axio imager 2 (Carl Zeiss). Диатомовые водоросли идентифицировали в постоянных препаратах, используя автоэмиссионный микроскоп СЭМ MERLIN (Carl Zeiss). Подсчет организмов проводили в камере Горяева. Для определения биомассы использовали счетно-объемный метод. К доминантам относили виды с численностью или биомассой $\geq 10\%$ общих показателей.

Для каждой пробы вычисляли индекс трофности (ITS) по блоку Милиуса по формуле (Исащенко и др., 1993):

$$Ib = 44.87 + 23.22 \log B$$

Для определения степени сапробности рассчитывали индекс сапробности (S_B) Пантле и Букка в модификации Сладечека (Sladecek, 1973).

За весь период исследований ежедневно регистрировали метеоусловия и гидрологические особенности района отбора проб. Также в ходе еженедельных наблюдений фиксировали и анализировали химический состав воды (анализы выполнены сотрудниками гидрохимической лаборатории “Средволгаводхоз”), измеряли уровень освещенности и солнечной радиации (даные получены в метеорологической обсерватории Казанского федерального университета), температуру и прозрачность воды.

В ходе работы проводили статистический анализ первичных данных. Для проверки нормальности полученных данных использовали критерий Шапиро–Уилка (W). Выявлено, что и в поверхностных, и в интегрированных пробах показатели сапробности ($W = 0.96, p = 0.56$) и трофности ($W = 0.96, p = 0.59$), полученные по биомассе фитопланктона, имеют нормальное распределение. Также нормальное распределение было у следующих химических и физических показателей воды: уровень воды ($W = 0.91, p = 0.07$), температура воды ($W = 0.95, p = 0.40$), водородный показатель ($W = 0.96, p = 0.52$), растворенный кислород ($W = 0.98, p = 0.88$), азот аммонийный ($W = 0.96, p = 0.60$), азот нитратный ($W = 0.92, p = 0.05$), гидрокарбонаты ($W = 0.94, p = 0.22$), фосфор общий ($W = 0.96, p = 0.49$), ХПК ($W = 0.97, p = 0.83$) и общая жесткость ($W = 0.97, p = 0.72$).

Поскольку остальные количественные признаки не имели нормального распределения, при исследовании взаимосвязи исследуемых признаков в большинстве случаев использовали непараметрические методы и критерии для статистической обработки результатов. Расчеты проводили с помощью пакета анализа в Microsoft Excel и STATISTICA v. 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности водного режима водохранилища в сочетании с погодными условиями оказывают существенное влияние на развитие фитопланктона. Гидродинамический фактор лимитирует увеличение биомассы водорослей в том случае, если скорость удвоения биомассы оказывается меньше скорости водообмена в водоеме (Даценко, 2007; Рахуба, 2020). В 2017 г., который оказался холодным и многоводным, условия для развития фитопланктона в Куйбышевском водохранилище в летние месяцы из-за высокого пропуска воды на Жигулевском гидроузле были не очень благоприятными (Обзор..., 2018). Подъем уровня воды при весеннем наполнении начался в марте с отметки 48.92 м БС и с небольшими колебаниями находился на отметке 53.5 м до конца июля. В дальнейшем, постепенно снижаясь, к концу сентября достиг 52.1 м. С начала октября уровень воды стал подниматься, и все зимние месяцы оставался высоким. Такой гидрологический режим в течение большей части лета был обусловлен фактическим боковым притоком, причиной которого стали обильные осадки в бассейне Верхней Волги и р. Камы. В результате, в 2017 г. средний расход воды за летнюю межень увеличился и превысил многолетнюю норму на $>50\%$. Холостой сброс воды осуществляли в течение 4 мес. – с 21 апреля по 24 августа, в результате чего расходы воды в летнюю межень значительно выросли (Обзор..., 2018; Халиуллина, Халиуллин, 2022).

Средние значения абиотических параметров и результатов гидрохимического анализа за сезон приведены в табл. 1.

В составе фитопланктона р. Волги за период исследований выявлено 237 видов, разновидностей и форм водорослей: Cyanophyta – 31, Chrysophyta – 8, Bacillariophyta – 67, Xanthophyta – 5, Cryptophyta – 5, Dinophyta – 7, Euglenophyta – 13, Chlorophyta – 100. Больше всего видов было в отделах зеленые (42% общего списка) и диатомовые (28) водоросли. Удельное видовое богатство фитопланктона варьировало от 13 до 37 видовых и внутривидовых таксонов в пробе (рис. 2). Максимальные значения флористического богатства наблюдали в конце июля.

Возрастание видового разнообразия произошло при значительных колебаниях уровня воды,

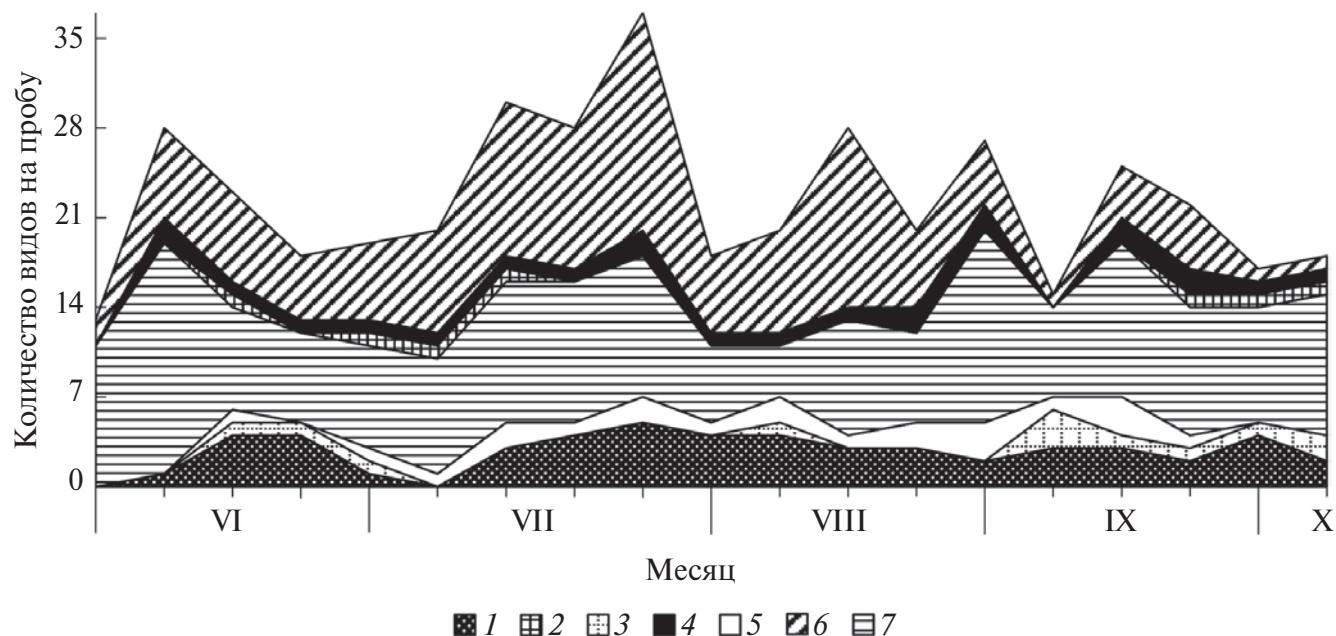


Рис. 2. Сезонная динамика количества таксонов фитопланктона Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г. 1 – Cyanophyta, 2 – Cryptophyta, 3 – Euglenophyta, 4 – Chrysophyta, 5 – Dinophyta, 6 – Chlorophyta, 7 – Bacillariophyta.

а также после обильных ливней и гроз. В эти периоды в воде появлялись не свойственные для русловой части реки бентосные диатомовые водоросли, а также жгутиковые водоросли из отдельов эвгленовых, динофитовых, золотистых и зеленых, которые обычно обитают в мелководных и заросших макрофитами заливах водохранилища (Халиуллина, Яковлев, 2015; Khaliullina, Demina, 2015).

В периоды, когда уровень воды был более–менее стабилен, в воде, в основном, содержались планктонные виды центрических диатомовых цианобактерий, вольвоксовых и сфероплеевых зеленых водорослей. Многие виды встречались единично и были выявлены лишь в качественных пробах.

Хотя для исследований фитопланктона более информативны интегрированные пробы, одновременно были собраны и проанализированы также и поверхностные пробы воды. При скоплении цианобактерий на поверхности воды, в интегрированных пробах их количественные показатели могут оказаться мало информативными (табл. 2) и можно упустить из виду периоды “цветения” воды ими.

Средняя общая численность фитопланктона за период исследований достигала 4.60 ± 1.54 млн кл./л и варьировала в пределах 0.14–24.01 млн кл./л. Средняя общая биомасса была 1.81 ± 0.44 мг/л, минимальные и максимальные значения колебались в пределах 0.39–7.38 мг/л (рис. 3). В количественном отношении доминировали

цианобактерии, диатомовые, зеленые и динофитовые водоросли.

Цианобактерии в пробах появились с начала июня и доминировали по численности все лето и осень, периодически повсеместно вызывая “цветение” воды из-за массового размножения *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. Периодически субдоминантами становились в разных соотношениях виды *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *A. affinis* Lemm., *A. plantonica* Brunnth. Эпизодически обнаруживали виды *Oscillatoria plantonica* Wołosz., *Gomphosphaeria lacustris* Chodat., *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerbach, *G. limnetica* (Lemm.) Hollerbach, однако содержание этих видов было незначительно.

По биомассе чаще всего преобладали центрические диатомовые и вольвоксовые зеленые водоросли, уступая цианобактериям лишь в периоды интенсивного “цветения” воды. Лидировали типичные для Куйбышевского водохранилища центрические диатомеи *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.) Haworth, *A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim., *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *C. atomus* Hust., *Stephanodiscus astraea* (Kütz.) Grun., *S. hantzschii* Grun., *Asterionella formosa* Hass. Часто на колониях цианобактерий *Microcystis aeruginosa* были видны скопления *Achnanthes* sp. Из пеннатных диатомовых в состав субдоминантов вошли *Diatoma tenuis* C. Agardh., *Synedra acus* Kütz., *S. ulna* (Nitzsch.) Ehrenb., *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Smith, *N. palea* (Kütz.) W. Smith. Также в фитопланктоне

Таблица 1. Физико-химические параметры воды Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г.

Показатель	$M \pm SE$	min–max	m
Компонентный состав главных ионов			
Гидрокарбонаты, мг/л	147.71 ± 6.45	103.73–195.30	28.10
Общая жесткость, мг-экв/л	2.94 ± 0.11	2.00–3.80	0.50
Физические показатели			
Цветность, градус	54.49 ± 4.79	8.30–88.35	20.88
Взвешенные вещества, мг/л	4.72 ± 0.61	5.00–14.00	2.67
Прозрачность, см	208.68 ± 12.86	150.00–370.00	56.07
Температура воздуха, °С	18.05 ± 2.31	1.00–31.00	10.07
Температура воды, °С	18.68 ± 0.93	10.60–24.10	4.03
Водородный показатель	7.89 ± 0.09	7.10–8.51	0.38
Газовый режим			
Растворенный кислород, мг/л	8.38 ± 0.34	5.56–12.67	1.46
Биогенные и органические вещества			
Азот аммонийный, мг/л	0.65 ± 0.03	0.42–0.88	0.14
БПК 5, мг О ₂ /л	1.72 ± 0.33	1.00–6.65	143
ХПК, мг О ₂ /л	42.93 ± 2.40	21.00–61.40	10.48
Марганец, мг/л	0.05 ± 0.02	0.00–0.31	0.09
Азот нитратный, мг/л	1.76 ± 0.15	0.27–2.60	0.67
Азот нитритный, мг/л	0.05 ± 0.01	0.02–0.13	0.03
Фосфор общий, мг/л	0.07 ± 0.01	0.02–0.12	0.03

Примечание. M – среднее значение за период отбора проб, SE – стандартная ошибка среднего; m – среднеквадратическое отклонение показателей.

встречались виды обрастаний *Melosira varians* C. Agardh., *Diatoma vulgaris* Bory, *Fragilaria constricta* (Ehrenb.) Grun.

Из зеленых водорослей доминировали вольвоксовые *Chlamydomonas* spp., *Phacus lenticularis* (Ehrenb.) Diesing, *Pandorina morum* (Müll.) Bory, довольно часто присутствовали виды *Carteria* spp., *Pteromonas aculeata* Lemm., *Tetraselmis cordiformis* (Cart.) Stein. Периодически возрастила численность сфероплеевых *Coelastrum microporum* Nág., *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chodat., *S. denticulatus* Lagerh., *S. disciformis* (Chodat.) Fott et Komarek, *S. quadricauda* (Turp.) Breb., *S. brasiliensis* Bohl., *Crucigeniella rectangularis* (Nág.) Komarek, *C. tetrapedia* (Kirch.) Kuntze, *Pediastrum duplex* Meyen, *Oocystis natans* Smith, *Kirchneriella lunaris* (Kirhn.) Moeb.

Из других групп преобладали криптофитовые *Cryptomonas ovata* Ehrenb., *Cryptomonas* spp., динофитовые водоросли родов *Peridinium*, *Gymnodinium*, *Glenodinium*, вид *Ceratium hirundinella* (Müll.) Dujard. и эвгленовые *Euglena viridis* Ehrenb., *Trachelomonas* spp.

Сезонная динамика численности и биомассы фитопланктона в период исследований представлена на рис. 3 и 4. В течение июня и первой

половине июля их содержание в воде было невысоким и состояло в основном из центрических диатомовых и вольвоксовых зеленых водорослей. В самом начале июня были многочисленны трудно идентифицируемые мелкие бесцветные разножгутиковые желто-зеленые и криптофитовые водоросли, количество которых к концу июня резко снизилось. Погода большей частью была дождливая, уровень воды оставался высоким и стабильным, близким к отметке 53.5 м, что не способствовало интенсивному размножению фитопланктона. К концу первой декады июня установился период чистой воды, обусловленный вспышкой размножения зоопланктонных организмов, которых можно было увидеть в пробах воды в большом количестве. Фитопланктон состоял из диатомовых и единичных колоний *Microcystis aeruginosa*.

Самые высокие показатели численности и биомассы фитопланктона наблюдали со второй половины июля до сентября. С середины июля началось интенсивное размножение цианобактерий *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, которые образовывали пятна “цветения” воды.

С середины второй декады июля в водохранилище довольно резко начал снижаться уровень воды и за несколько суток с 53.5 м упал до

Таблица 2. Средние показатели численности и биомассы фитопланктона Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г.

Показатель	$M \pm SE$	min–max	m
Интегрированные пробы			
$N_{\text{общ}}$, млн кл./л:	4.60 ± 1.54	0.14–24.01	6.69
Cyanophyta	3.53 ± 1.43	0.00–21.99	6.22
Euglenophyta	0.01 ± 0.00	0.00–0.06	0.01
Dinophyta	0.03 ± 0.01	0.00–0.11	0.04
Bacillariophyta	0.54 ± 0.11	0.08–1.68	0.47
Cryptophyta	0.01 ± 0.00	0.00–0.05	0.02
Chrysophyta	0.04 ± 0.01	0.00–0.11	0.03
Chlorophyta	0.45 ± 0.15	0.00–2.01	0.63
$B_{\text{общ}}$, мг/л:	1.81 ± 0.44	0.39–7.38	1.93
Cyanophyta	0.28 ± 0.11	0.00–1.71	0.49
Euglenophyta	0.02 ± 0.02	0.00–0.28	0.07
Dinophyta	0.32 ± 0.10	0.00–1.42	0.45
Bacillariophyta	0.69 ± 0.14	0.13–2.39	0.60
Cryptophyta	0.01 ± 0.00	0.00–0.05	0.02
Chrysophyta	0.02 ± 0.00	0.00–0.06	0.02
Chlorophyta	0.46 ± 0.20	0.00–2.88	0.87
S_B	1.74 ± 0.07	1.07–2.16	0.29
ITS	46.44 ± 2.16	35.31–65.02	9.41
Поверхностные пробы			
$N_{\text{общ}}$, млн кл./л:	7.16 ± 2.61	0.17–36.30	11.40
Cyanophyta	5.51 ± 2.41	0.00–35.10	10.49
Euglenophyta	0.00 ± 0.00	0.00–0.02	0.01
Dinophyta	0.04 ± 0.01	0.00–0.16	0.05
Bacillariophyta	0.60 ± 0.24	0.00–3.55	1.03
Cryptophyta	0.00 ± 0.00	0.00–0.03	0.01
Chrysophyta	0.04 ± 0.01	0.00–0.15	0.04
Chlorophyta	0.96 ± 0.62	0.00–11.79	2.70
$B_{\text{общ}}$, мг/л:	2.38 ± 0.67	0.16–12.10	2.93
Cyanophyta	0.45 ± 0.20	0.00–2.75	0.86
Euglenophyta	0.01 ± 0.01	0.00–0.08	0.02
Dinophyta	0.49 ± 0.15	0.00–2.06	0.66
Bacillariophyta	0.98 ± 0.38	0.00–6.23	1.65
Cryptophyta	0.00 ± 0.00	0.00–0.03	0.01
Chrysophyta	0.02 ± 0.01	0.00–0.08	0.02
Chlorophyta	0.42 ± 0.18	0.00–2.89	0.78
S_B	1.79 ± 0.07	1.17–2.28	0.32
ITS	46.63 ± 2.96	26.24–70.02	12.89

Примечание. S_B – индекс сапробности по биомассе фитопланктона; ITS – индекс трофности по биомассе фитопланктона; $N_{\text{общ}}$ – общая численность; $B_{\text{общ}}$ – общая биомасса; M – среднее значение за период отбора проб, SE – стандартная ошибка среднего; m – среднеквадратическое отклонение показателей.

52.8 м БС, при этом на реке наблюдали сильное течение. При сложившихся обстоятельствах усилились процессы “цветения” воды за счет развития *Aphanizomenon flos-aquae*, из-за скоплений колоний которого в мелководных заливах вода

превратилась в кашицу зеленого цвета. В эти дни у берегов можно было увидеть большое количество всплывшей мертвой рыбы. Также в воде русловой части наряду с цианобактериями резко возросло содержание жгутиковых вольвоксовых

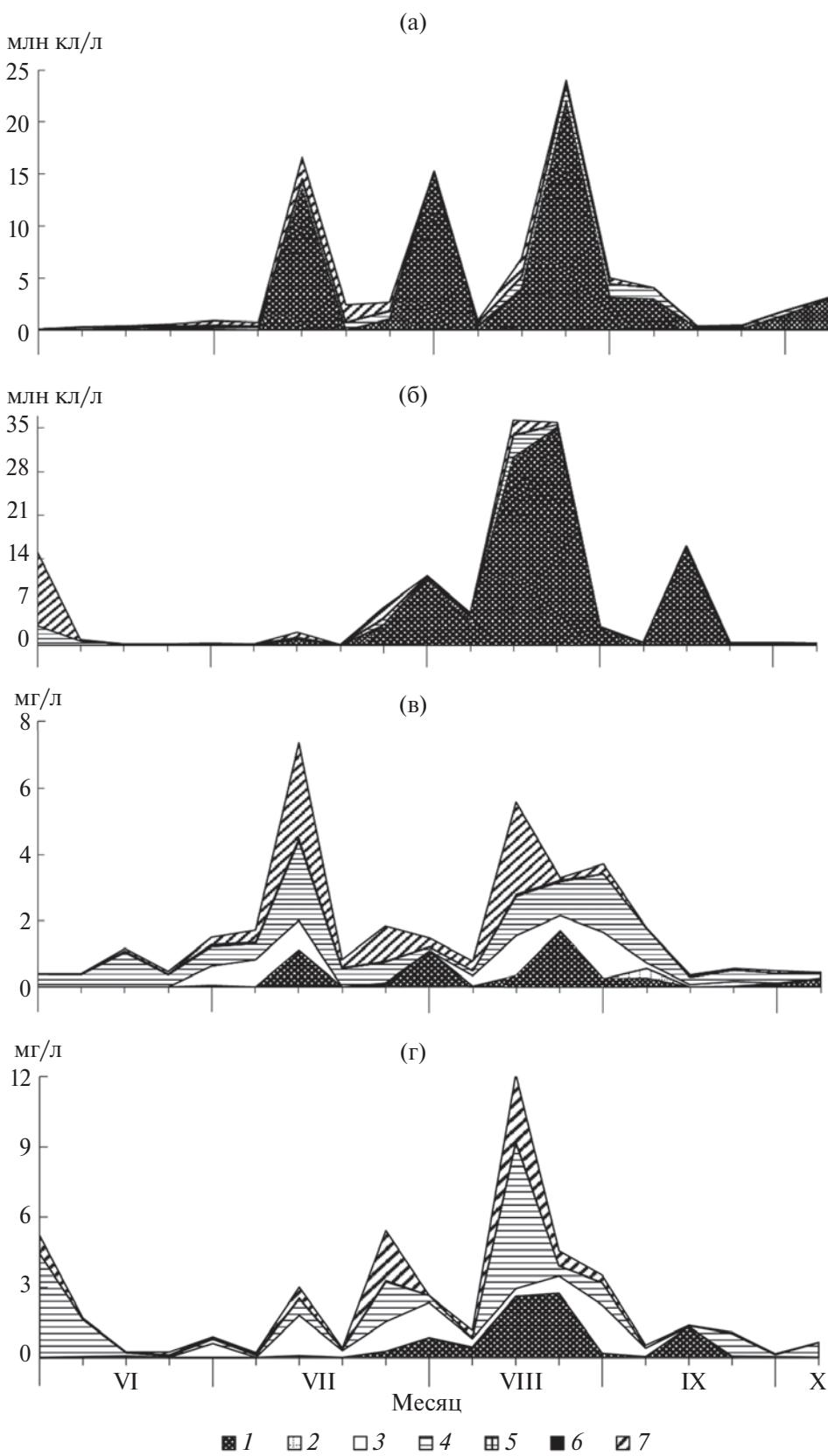


Рис. 3. Сезонная динамика численности (а, б) и биомассы (в, г) фитопланктона Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г.: а, в – интегрированные пробы, б, г – пробы с поверхности. 1 – цианобактерии, 2 – эвгленовые, 3 – динофильные, 4 – диатомовые, 5 – криптофитовые, 6 – золотистые, 7 – зеленые водоросли.

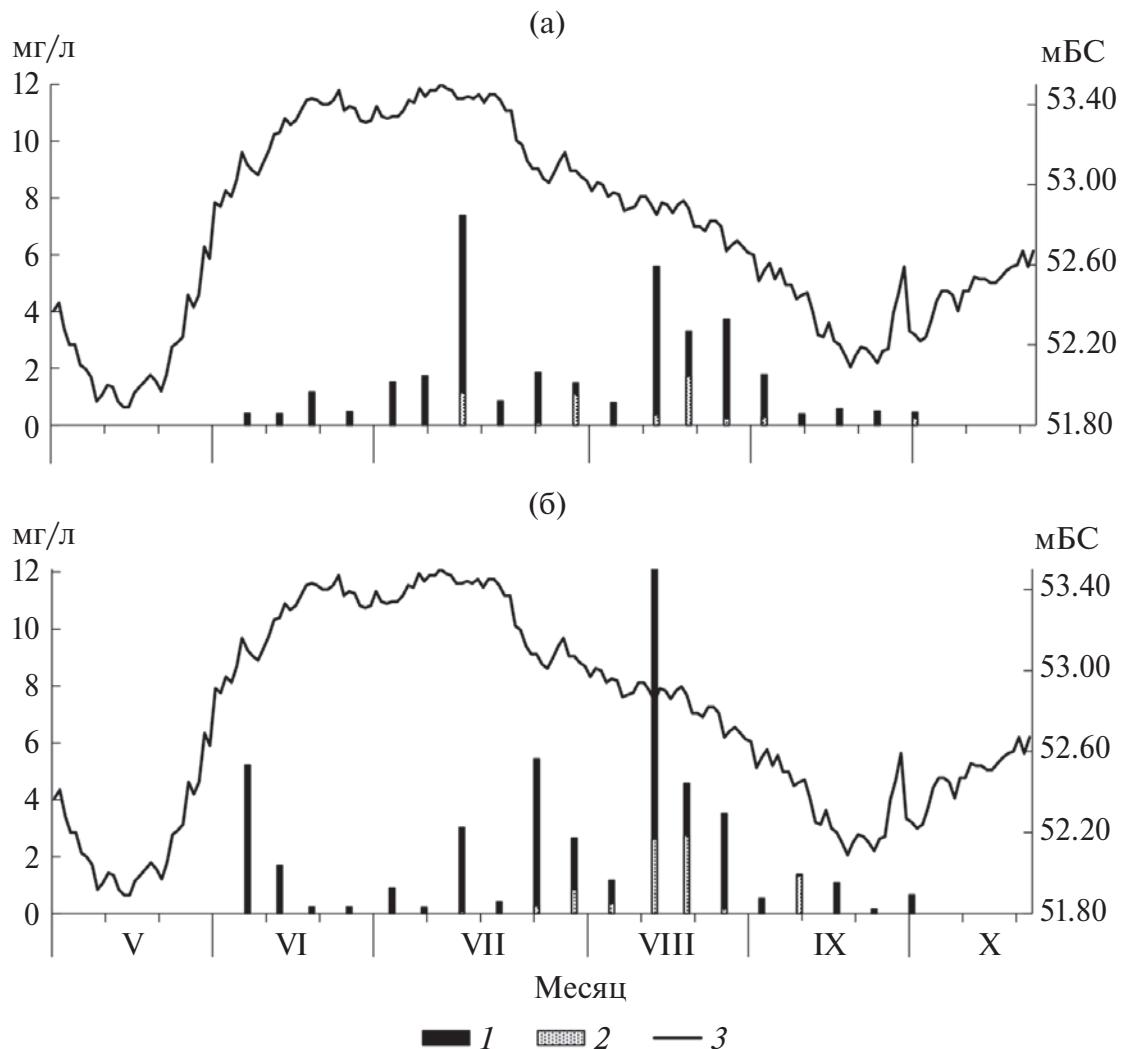


Рис. 4. Динамика биомассы (мг/л) фитопланктона в зависимости от уровня воды (м) Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г.: а – интегрированные пробы, б – пробы с поверхности воды. 1 – общая биомасса, мг/л, 2 – биомасса цианобактерий, мг/л, 3 – уровень воды, мБС.

зеленых водорослей. За неделю их численность и биомасса увеличились с 0.33 млн кл./л и 0.36 мг/л до 2.01 млн кл./л и 2.88 мг/л соответственно.

На поверхности воды также было много экземпляров многокоренника обыкновенного *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. и фрагментов других высших растений, что совсем не характерно для открытой акватории водохранилища. Случившиеся 31 июля мощная гроза с ливнем способствовали очищению воды от цианобактерий в русловой части реки на непродолжительное время, что, однако не повлияло на характер “цветения” в заливах.

Установившаяся к началу августа жаркая погода и штиль на воде, а также неуклонное снижение уровня воды снова привели к чрезвычайному “цветению” воды, доминировал *Microcystis aeruginosa*.

К середине августа произошел кратковременный спад численности и биомассы всех групп

фитопланктона, хотя погодные и гидрологические условия не менялись и все сложившиеся обстоятельства продолжали способствовать “цветению” воды. Скопления колоний *Microcystis aeruginosa* образовывали небольшие пятна на поверхности, большей частью находясь в толще воды и у дна. Содержание кислорода в воде снизилось в несколько раз по сравнению с предыдущей неделей, а показатели БПК₅ в толще воды, напротив, в четыре раза повысились. В эти дни отмечали массовую гибель рыбы.

Через несколько суток процессы “цветения” возобновились с еще большей интенсивностью и к началу третьей декады августа численность и биомасса цианобактерий достигли своего максимума за сезон. К этому моменту доминирующим видом стал и *Aphanizomenon flos-aquae*. Также появилось очень много зеленых жгутиковых водорослей *Chlamydomonas* spp., *Phacotus*

lenticularis, *Pandorina morum* и *Carteria* spp., в больших количествах динофитовых родов *Peridinium*, *Gymnodinium*, *Glenodinium*, *Ceratium*, эвгленовых родов *Euglena* и *Trachelomonas* и диатомовых водорослей.

Прошедший сильный ливень 29 августа и ветреная погода привели к снижению “цветения” воды цианобактериями, представленными в этот период *Aphanizomenon flos-aquae*. В воде резко возросло содержание диатомовых и динофитовых водорослей (рис. 3). Однако, в дальнейшем, с установлением безветренной погоды и при неуклонном быстром снижении уровня воды к концу первой декады сентября процессы “цветения”, обусловленные массовым размножением *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, возобновились. Также в воде наблюдали значительное количество эвгленовых и зеленых жгутиковых водорослей.

К концу сентября уровень воды начал резко подниматься, процессы размножения всех видов планктона водорослей пошли на убыль, вода стала очищаться, увеличилась прозрачность, “цветение” воды на какое-то время прекратилось. Спустя несколько суток уровень воды резко упал почти на полметра и установился штиль, что сразу же привело к интенсивному размножению *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, также было много эвгленовых и вольвоксовых водорослей.

С начала октября уровень воды в водохранилище начал подниматься, содержание водорослей в воде снизилось, однако умеренное количество цианобактерий в воде наблюдали вплоть до конца октября.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В 2017 г. сезонная динамика фитопланктона исследуемого участка Волжского плеса характеризовалась двумя пиками численности и биомассы – в летний и летне-осенний периоды. По численности доминировали цианобактерии, периодически вызывая “цветение” воды, которое было обусловлено массовым развитием родов *Microcystis*, *Aphanizomenon* и *Anabaena*, причем представители этих трех родов редко встречаются одновременно. По биомассе доминировали центрические диатомовые, зеленые вольвоксовые и динофитовые водоросли. Также для вод исследуемого участка р. Волги характерно наличие высоких концентраций жгутиковых гетеротрофных видов планктона водорослей.

Волжский плес на участке исследований чрезвычайно подвержен “цветению” воды видами цианобактерий. Хотя климатические условия определяют интенсивность процессов “цветения” воды, эти явления не в последнюю очередь

зависят от изменений гидродинамических процессов, происходящих на акватории водохранилища. В ходе работы были проанализированы основные гидрохимические и гидрофизические показатели вод плеса (рис. 5–7), а также проведены расчеты коэффициента корреляции Спирмена между показателями фитопланктона, гидрохимическими и гидрофизическими показателями воды.

Одним из важнейших факторов, влияющих на структуру фитопланктона и качество воды является уровенный режим водохранилища (Доценко и др., 2017). Это подтверждают полученные коэффициенты корреляций Спирмена. В частности, с уровнем воды отрицательно связаны прозрачность воды ($r = -0.7$), водородный показатель ($r = -0.8$), общая жесткость ($r = -0.8$), азот нитратный ($r = -0.7$), фосфор общий ($r = -0.7$) и положительно – со взвешенными веществами ($r = 0.7$) и гидрокарбонатами ($r = 0.7$). Также с уровнем воды отрицательно коррелируют численность и биомасса цианобактерий, особенно в пробах из поверхностного слоя ($r = -0.5$), и эвгленовых водорослей в интегрированных пробах ($r = -0.6$). Повышение уровня воды не благоприятствует интенсивному размножению этих представителей фитопланктона, предпочитающих мало проточными с высоким содержанием биогенных водоемы.

Численность криптофитовых водорослей, напротив, увеличивалась с повышением уровня воды ($r = 0.6$), при котором снижается прозрачность. По нашим наблюдениям, криптофитовые водоросли предпочитали более низкие температуры ($r = -0.5$) и повышенное содержание в воде гидрокарбонатов ($r = 0.6$), концентрация которых возрастала с повышением уровня воды. Эти организмы предпочитают воды с более высокой цветностью и низкой прозрачностью (Корнева, 2009). По сравнению с другими водорослями, криптофиты также чрезвычайно чувствительны к избыточному освещению и температурам $\sim 20^{\circ}\text{C}$ (Белякова и др., 2006; Wirth et al., 2019).

К основным экологическим факторам, определяющим рост и развитие водорослей, также относятся солнечная радиация, температура воды и концентрация биогенных элементов (Водоросли, 1989; Минеева и др., 2022). По нашим данным, прогревание воздуха и воды особенно положительно влияли на развитие цианобактерий ($r = 0.5$), динофитовых ($r = 0.8$) и зеленых водорослей ($r = 0.8$). Количественные показатели водорослей всех отделов положительно коррелировали с нитритным азотом ($r = 0.5$) и содержанием общего фосфора ($r = 0.5$). При увеличении биомассы цианобактерий в воде растет химическое потребление кислорода ($r = 0.6$) и повышается водородный показатель ($r = 0.5$).

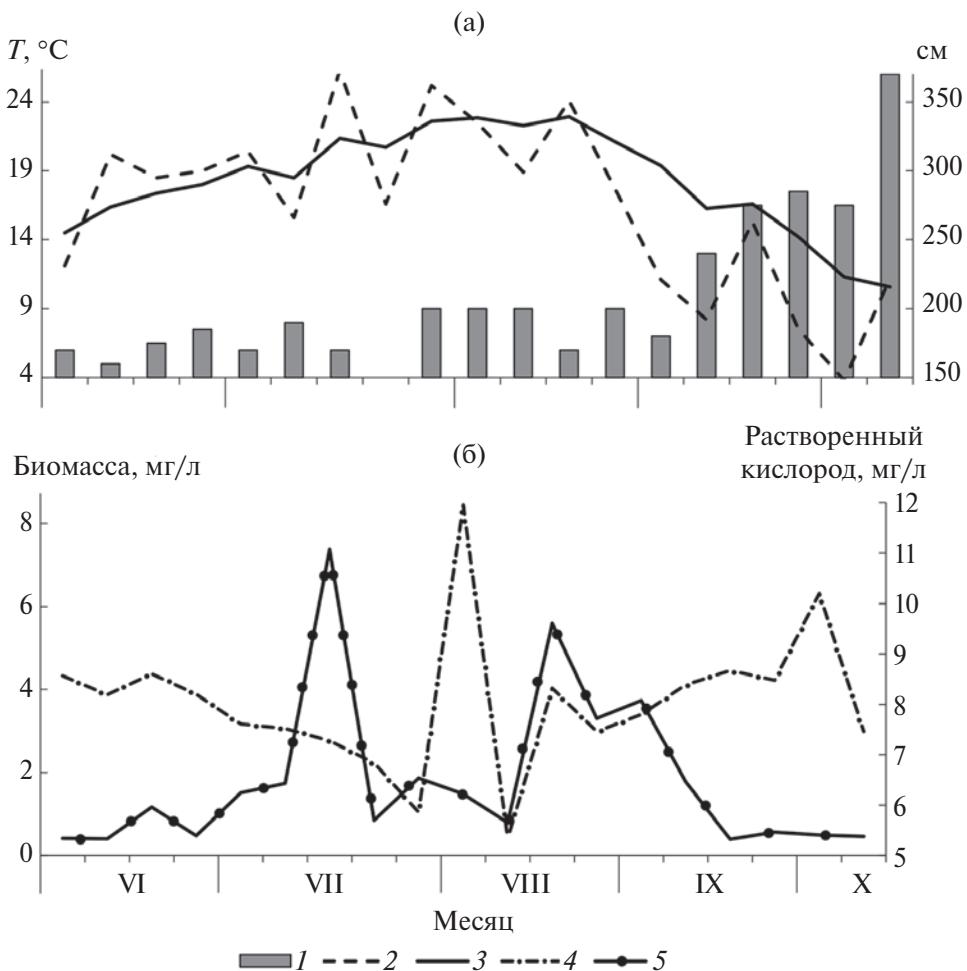


Рис. 5. Динамика основных гидрохимических и гидрофизических показателей Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г.: а – прозрачность (1), температура воздуха (2) и воды (3); б – растворенный кислород в воде (4) и биомасса фитопланктона (5) в интегрированных пробах.

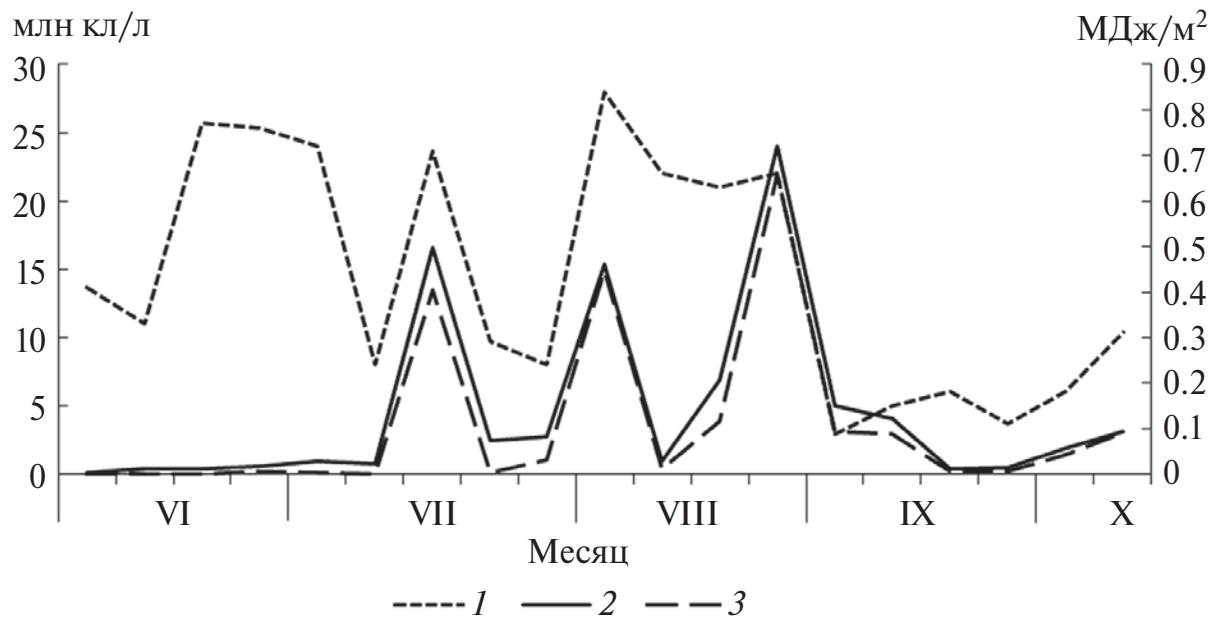


Рис. 6. Динамика суммарной солнечной радиации ($M\text{Дж}/m^2$) (1), общей численности фитопланктона (2) и численности цианобактерий (3) (млн кл./л) в интегрированных пробах Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г.

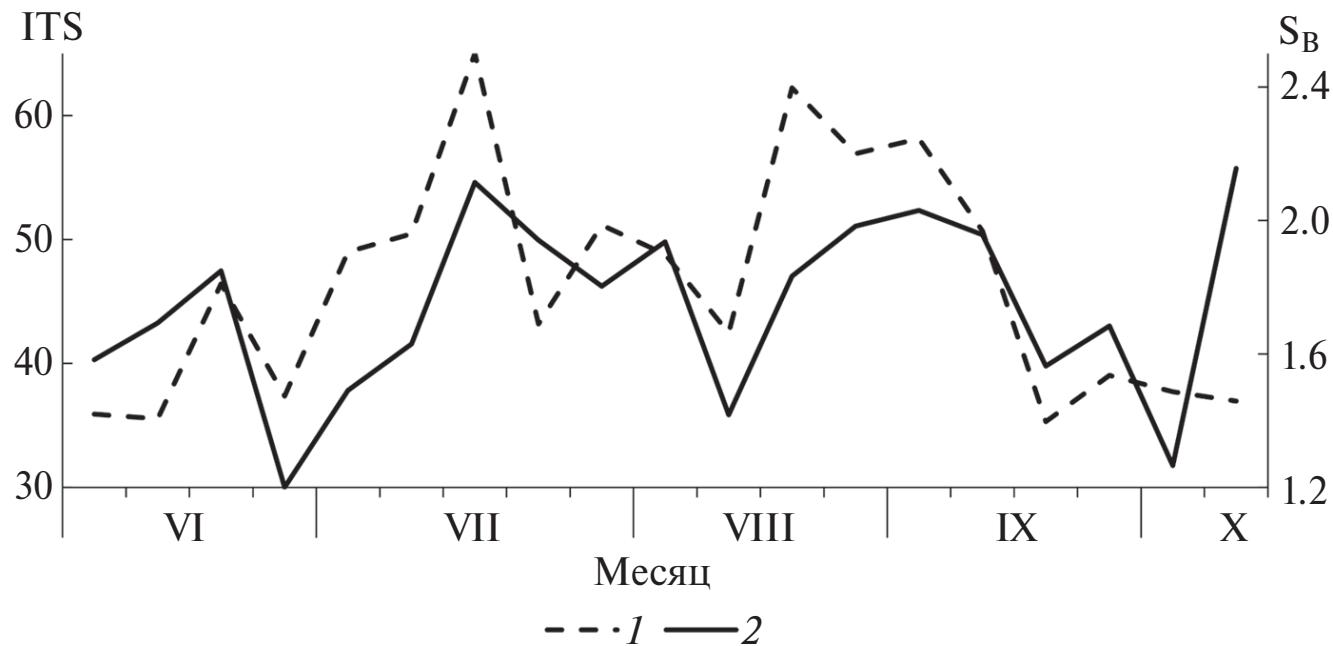


Рис. 7. Динамика индекса трофности (ITS) (1) и индекса сапробности (SB) (2) по биомассе фитопланктона в интегрированных пробах Волжского плеса Куйбышевского водохранилища.

Проанализирована динамика посutoчных измерений суммарной солнечной радиации (рис. 6). График, описывающий динамику численности фитопланктона, в целом повторяет таковую солнечной радиации, однако статистически значимой связи (при $p < 0.05$) между исследуемыми параметрами не выявлено. В природе причинно-следственные связи такого рода бывает трудно отследить на таких малых выборках с широкой вариабельностью как наблюдения одного сезона (Выручалкина и др., 2016). Реакция фитопланктона, как и других гидробионтов, на изменяющиеся условия среды проявляется не сразу, а по прошествии довольно продолжительного периода времени (Корсак и др., 2009), и бывает сложно установить статистически достоверные зависимости между изучаемыми параметрами такого рода.

По результатам исследований, воды исследуемого участка Волжского плеса в течение большей части вегетационного сезона соответствовали мезосапробному типу и умеренно-загрязненной зоне (рис. 7). Трофический статус вод, определенный по биомассе фитопланктона, прозрачности воды и содержанию общего фосфора, большей частью соответствовал мезотрофному типу, в периоды максимального развития планктонных водорослей — часто эвтрофному.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованный период структурные и количественные показатели фитопланктона, в целом, соответствуют показателям, полученными

другими исследователями в разные годы для фитопланктона исследуемого участка. Доминирующий комплекс фитопланктона Волжского плеса Куйбышевского водохранилища на современном этапе состоит из цианобактерий, зеленых вольвоксовых, центрических диатомовых и динофитовых водорослей. Исследованный участок подвержен чрезвычайно интенсивным процессам “цветения” воды вследствие массового размножения видов цианобактерий *Microcystis*, *Aphanizomenon* и *Anabaena*. Воды исследуемого участка в течение большей части вегетационного сезона соответствуют мезосапробному типу и умеренно-загрязненной зоне.

Подробные исследования сезонной динамики фитопланктона с небольшими интервалами (не более недели) между отборами проб, позволили с большой достоверностью определить, что основное влияние на развитие планктонных альгоценозов оказывают, в первую очередь, изменения уровенного режима, погодные условия и характер осадков. Также к факторам, определяющим темпы развития ряда групп водорослей, относятся температура воздуха, температура воды, содержание растворенных веществ в воде, причем количество и распределение растворенных веществ в значительной степени зависят, в свою очередь, от динамики уровенного режима.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам гидрохимической лаборатории

“Средволгаводхоз” (г. Казань) за помощь в обработке гидрохимических проб, а также сотрудникам метеорологической обсерватории Казанского федерального университета за представленные данные.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена частично за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л.* 2006. Ботаника. Т. 2. М.: Издат. центр “Академия”.
- Водоросли. 1989. Справочник. Киев: Наук. думка.
- Водные объекты Республики Татарстан // Гидро-графический справочник. 2006. Казань: Изд-во “Идел-пресс”. С. 35.
- Выручалкина Т.Ю., Филатов Н.Н., Дианский Н.А., Гусев А.В.* 2016. О прогнозе многолетних изменений уровня воды крупных озер // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 9. С. 3.
- Голлербах М.М., Коссинская Е.К., Полянский В.И.* 1953. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. М.: Сов. наука.
- Даценко Ю.С.* 2007. Эвтрофирование водохранилищ: гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС.
- Даценко Ю.С., Пуклаков В.В., Эдельштейн К.К.* 2017. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Тр. Карельск. науч. центра РАН. Вып. 10. С. 73.
- Исаченко А.Г., Бовыкин И.В., Румянцев В.А. и др.* 1993. Теоретические вопросы классификации озер. СПб.: Наука.
- Корнева Л.Г.* 2009. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис... на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. СПб. 47 с.
- Корнева Л.Г.* 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костром. печатный дом.
- Корсак М.Н., Мошаров С.А., Скоробогатов А.М. и др.* 2009. Влияние суммарной солнечной радиации на весенне “цветение” фитопланктона в Учинском водохранилище // Вестн. Москов. ун-та. Сер. 16. Биология. № 1. С. 41.
- Куйбышевское водохранилище (Научно-информационный справочник). 2008. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Кузьмина К.А., Медянкина М.В.* 2019. О фитопланктоне Волжского плеса Куйбышевского водохранилища // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 28. № 1. С. 18.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Минеева Н.М., Поддубный С.А., Степанова И.Э., Цветков А.И.* 2022. Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Средней Волги // Биология внутр. вод. № 6. С. 640. (*Mineeva N.M., Poddubny S.A., Stepanova I.E., Tsvetkov A.I.* 2022. Abiotic factors and their role in the development of phytoplankton in reservoirs of the Middle Volga // Inland Water biol. № 6. P. 640.). <https://doi.org/10.31857/S0320965222060158>
- Обзор погодных условий в г. Казани по данным метеостанции Казань-университет/Метеорологическая обсерватория КФУ. 2018. Режим доступа: <https://kpfu.ru/ecology/struktura/otdelenie-ecology-i-turizma/kafedra-meteorologii-klimatologii-i-ekologii/meteorologicheskaya-observatoriya/obzor-pogody>. Дата доступа: 08.03.2018.
- Паутова В.Н., Номоконова В.И.* 1994. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Изд-во Самарский НЦ РАН.
- Рахуба А.В.* 2020. Оценка влияния гидродинамического режима на развитие фитопланктона и качество воды Куйбышевского водохранилища // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. естественные науки. Т. 162. Кн. 3. С. 430.
- Рахуба А.В.* 2023. Моделирование цветения воды в Куйбышевском водохранилище в годы с различным режимом регулирования стока // Географ. вестн. № 2(65). С. 92.
- Садчиков А.П.* 2003. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Университет и школа.
- Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовые реки. 2003. СПб.: Наука.
- Халиуллина Л.Ю., Яковлев В.А.* 2015. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Изд-во АН РТ.
- Халиуллина Л.Ю., Халиуллин И.И.* 2022. Особенности сезонной динамики фитопланктона р. Кама (Куйбышевское водохранилище) // Биология внутр. вод. № 6. С. 664. <https://doi.org/10.31857/S0320965222060092>
- Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. 1989. Л.: Наука.
- Хамитова М.Ф., Калаида М.Л.* 2017. Исследование изменений гидробиологических характеристик в условиях локальных загрязнений в регионе Средней Волги. LAP LAMBERT Academic Publishing.
- Khaliullina L.Y., Demina G.V.* 2015. Seasonal dynamics of phytoplankton communities residing in different types of shallow waters in the Kuibyshev Reservoir (Russia) // Int. Aquat. Res. (IAQR). V. 7. № 4. P. 315.
- Sladecek V.* 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol., Beiheft., Ergebnisse der Limnol. Bd 7.
- Wirth C., Limberger R.* 2019. Temperature light interaction and tolerance of high water temperature in the planktonic freshwater flagellates Cryptomonas (Cryptophyceae) and Dinobryon (Chrysophyceae) // J. Phycol. № 55(2). P. 404.

Seasonal Dynamics of Planktonic Algae in the Volzhsky Reach of the Kuibyshev Reservoir in 2017

L. Y. Khaliullina^{1,*}, I. I. Khaliullin¹

¹Kazan (Volga Region) Federal University, Institute of Fundamental Medicine and Biology, Kazan, Russia

*e-mail: liliya-kh@yandex.ru

Studies were carried out on the seasonal dynamics of phytoplankton in the Volga Reach of the Kuibyshev Reservoir in 2017. At the same time, the seasonal values of the main abiotic environmental factors influencing the dynamics of phytoplankton (level regime, intensity of incident solar radiation, a number of basic hydrochemical and hydrophysical indicators, etc.) were analyzed. The dominant phytoplankton complex consists of blue-green, green volvox, centric diatoms and dinophytes. The studied area is subject to extremely intense processes of “blooming” of water due to the mass reproduction of blue-green algae species *Microcystis*, *Aphanizomenon* and *Anabaena*, and the waters of the studied area during most of the growing season corresponded to the mesosaprobic type and a moderately polluted zone.

Keywords: phytoplankton, structure, biomass, abundance, algae, seasonal and interannual changes, Volga River, Kama River, Kuibyshev Reservoir, water level

УДК 556.555.6:581.132

ПИГМЕНТЫ В КЕРНАХ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ДИНАМИКИ ТРОФИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ БЕНТАЛИ КРУПНОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 г. Л. Е. Сигарева^{a,*}, Н. А. Тимофеева^a, В. В. Законнов^a

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: sigareva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 04.12.2023 г.

После доработки 26.01.2024 г.

Принята к публикации 29.01.2024 г.

Получены новые данные о динамике пигментных характеристик в разнотипных илах бентали котовинно-долинного Рыбинского водохранилища – крупнейшего источника пресной воды на Верхней Волге. Дополнены представления об эвтрофировании водохранилища при современном потеплении климата. Проведено сравнение содержания пигментов в кернах, отобранных через 10-летний период (в 2009 и 2019 гг.). Показано, что по данным последней съемки среднее по вертикали кернов содержание хлорофилла *a* с феопигментами на станциях характеризуется более высокими значениями, а отношение каротиноиды/хлорофилл (индекс E_{480}/E_{665}) – более низкими, чем в первой съемке. Связь E_{480}/E_{665} с концентрацией суммы хлорофилла *a* и феопигментов в кернах большинства станций отрицательная, как и в фитопланктоне. В общей выборке исследованных образцов донных отложений увеличился вклад концентраций пигментов (хлорофилл *a* + феопигменты), относящихся к гипертрофной категории. Среднее содержание осадочных пигментов в озеро-видных участках возросло по сравнению с речными. Динамика пигментов четко выражена в кернах серого глинистого ила и слажена в торфогенном иле. Средний вклад автохтонного органического углерода, оцененный по сумме хлорофилла с феопигментами, увеличился с 7.7% до 12.3% общего органического углерода в кернах за период с 2009 г. по 2019 г. Тренды концентраций пигментов в кернах свидетельствуют об увеличении трофии бентали к настоящему времени. Обсуждается значение пигментных характеристик донных отложений для мониторинга продуктивности бентали водохранилищ за период эксплуатации.

Ключевые слова: донные отложения, хлорофилл, феопигменты, каротиноиды, органическое вещество, Рыбинское водохранилище, эвтрофирование

DOI: 10.31857/S0320965224060061, **EDN:** WYIQFK

ВВЕДЕНИЕ

Эвтрофирование отражает экологическое состояние и влияет на эволюцию водных экосистем, поскольку связано с увеличением первичной продукции органического вещества (Россолимо, 1977; Даценко, 2007). При современном потеплении климата отмечают как увеличение, так и уменьшение продуктивности водоемов, но механизм этих изменений не всегда понятен (The impact..., 2010; Структура ..., 2018; Шашуловская и др., 2023). Обсуждается вопрос о влиянии на трофическое состояние климатических изменений, внешней и внутренней биогенных нагрузок,

водного режима, а также роль сукцессии продуцентов новообразованного органического вещества (Бикбулатов, Степанова, 2002; Трифонова и др., 2003; Пырина и др., 2006; Корнева, 2015; Yang et al., 2016, 2020). Определенный вклад в изучение эвтрофирования вносят исследования сообществ организмов, создающих вторичную продукцию (Wilhelm, Adrian, 2008; Алимов, Голубков, 2014; Лазарева и др., 2018; Структура..., 2018; Тимофеева и др., 2018; Сигарева и др., 2020a). Однако далеко не всегда отмечается количественная взаимозависимость между биотическими компонентами. Наряду с признаками эвтрофирования, выявляемыми по показателям развития планктона и бентоса, в некоторых водоемах происходит снижение рыбных запасов (Структура..., 2018).

Из-за трудностей изучения сезонной и многолетней динамики первичной продукции ОВ

Сокращения: ОВ – органическое вещество, с.о. – сухой осадок, Хл – хлорофилл *a*, Ф – феопигменты, ДО – донные отложения, E_{665} – оптическая плотность экстракта до подкисления на длине волны 665 нм, E_{665k} – то же после подкисления.

в экологическом мониторинге используют концентрации Хл – основного фотосинтетического пигмента, количественно связанного с интенсивностью фотосинтеза и биомассой водорослей (Пырина и др., 2006; Минеева, 2021). Один из подходов к изучению продуктивности – исследование пигментов в донных отложениях (Leavitt, 1993; Reuss et al., 2005; Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009; Сигарева и др., 2013; Белкина, 2014). Особый интерес в аспекте эвтрофирования представляют водохранилища как молодые экосистемы.

Цель работы – исследовать динамику концентраций растительных пигментов в кернах (колонках отложений) и оценить тренды продуктивности бентали за период эксплуатации с 2009 г. по 2019 г. котловинно-долинного Рыбинского водохранилища – крупного источника пресной воды на Верхней Волге, регулирующего водный сток для нижележащих водохранилищ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Карта-схема местонахождения станций отбора проб представлена на рис. 1. Подробное описание экологических условий приведено в работах (Структура..., 2018; Минеева, 2021). Материал отобран на станциях Волжского и Главного пле-сов 25 июля, Шекснинского – 10 октября 2019 г. Керны (колонки вторичных донных отложений от раздела вода–дно до первичного слоя) отбирали трубчатым стратометром длиной 100 см и диаметром 35 мм. Длина кернов в Волжском пле-се на речной ст. Коприно составляла 53 см, экто-тонной ст. Молога – 41, в Главном озеровидном пле-се на центральной ст. Наволок – 33, перифе-рической ст. Брейтово – 50, ст. Средний Двор – 40, в Шекснинском пле-се на ст. Череповец (р. Ко-шта) – 48. Колонки ДО делили на слои толщиной 1 см.

Пигменты извлекали из сырых проб и определяли в общем ацетоновом экстракте на спектро-фотометре Lambda 25 (Perkin Elmer), как в рабо-тах (Сигарева и др., 2013, 2020а). Концентрации Хл и Ф рассчитывали по модифицированным формулам Лоренцена (Lorenzen, 1967). Отношение каротиноиды/Хл оценивали по оптиче-ским плотностям экстрактов в максимумах по-глощения этих пигментов без учета Ф (E_{480}/E_{665}) и с учетом Ф ($E_{480}/1.7E_{665}$). Влажность образцов определяли после высушивания при 60°C, ОВ – по потере при прокаливании при 600°C. Со-держание органического углерода принимали за 50% от ОВ. Вклад автохтонного ОВ оценивали по содержанию Хл + Ф и коэффициенту пересчета пигментов в органический углерод, равному 100 (Гаретова, Фишер, 2020). Воздушно-сухую объ-емную массу образцов рассчитывали по урав-нениям для волжских водоемов. Трофическое

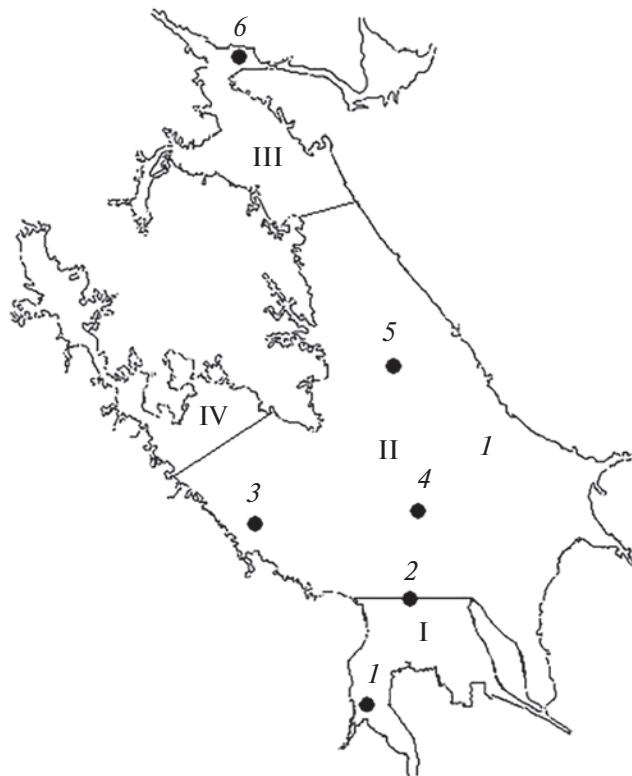


Рис. 1. Схема расположения станций на Рыбинском водохранилище: 1 – Коприно, 2 – Молога, 3 – Брейтово, 4 – Наволок, 5 – Средний Двор, 6 – Череповец (р. Кошта). I, II, III, IV – Волжский, Главный, Шекснинский, Моложский пле-сы водохранилища соответственно.

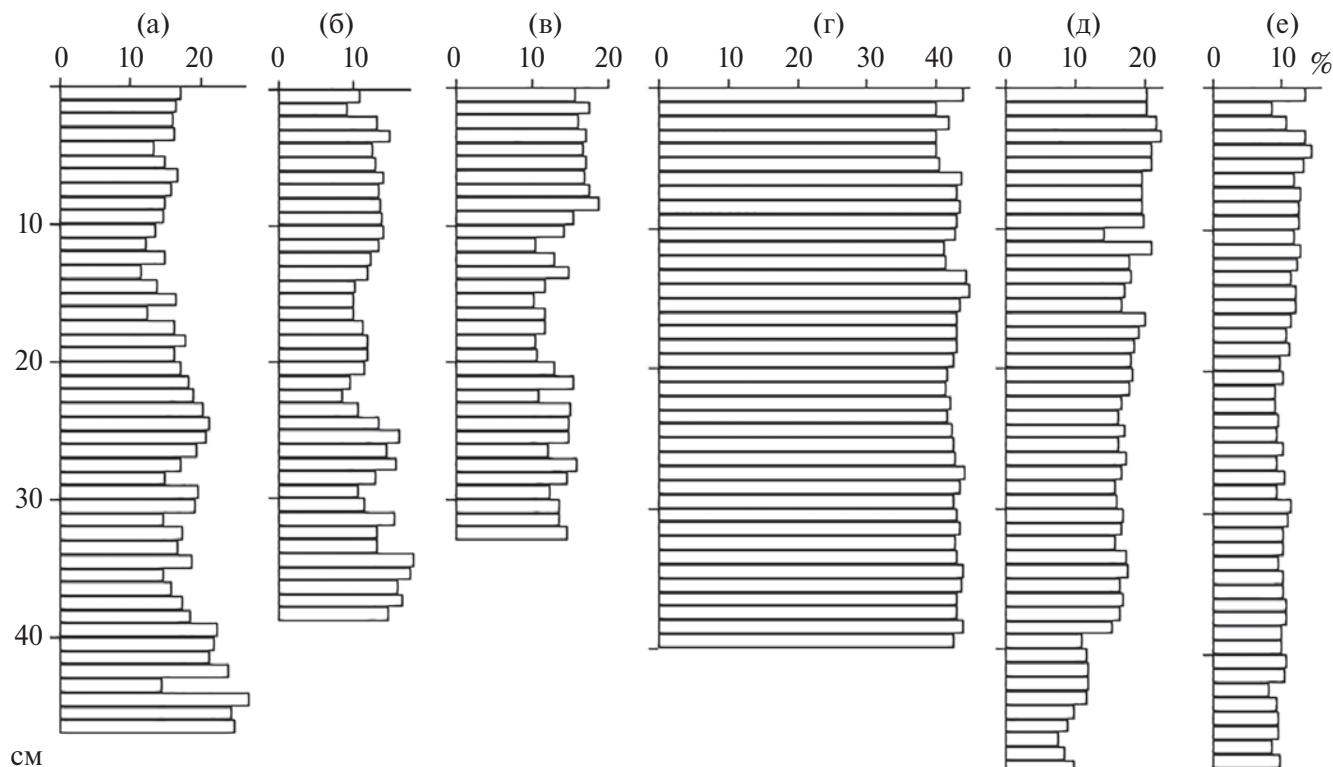
состояние донных отложений оценивали по шка-ле концентраций Хл + Ф в сухом осадке (Möller, Scharf, 1986). Вертикальные профили пигментов и ОВ в кернах 2019 г. сравнивали с полученными в 2009 г. (Сигарева и др., 2013). Расчеты выполняли с помощью программ MS Excel и Statistica v. 8.0. Достоверность различий средних значений опре-деляли по *t*-критерию Стьюдента ($p < 0.05$).

Рыбинское водохранилище ($58^{\circ}00'–59^{\circ}05'$ с.ш., $37^{\circ}28'–39^{\circ}00'$ в.д.) – крупный (площадь 4550 км²) мелководный (средняя глубина 5.6 м) водоем, рас-положенный на северо-западе Европейской части России (Структура..., 2018). Средняя за май–ок-тябрь 1976–2019 гг. температура воды Рыбинско-го водохранилища увеличивалась на $0.72^{\circ}\text{C}/10$ лет при возрастании среднегодовой температуры воз-духа на $0.47^{\circ}\text{C}/10$ лет (Законнова, 2021). В начале XXI в. содержание биогенных элементов в воде во-дохранилища соответствует эвтрофным значени-ям и фактически не отличается от такового в 1960-х и 1980-х годах (Степанова и др., 2013; Структура..., 2018). Повышение содержания общего фосфора, общего и органического азота характерно для ма-ловодных лет. Средняя скорость осадконакопле-ния – 2.9 мм/год, илонакопления – 6.7 мм/год.

Представления об эвтрофировании во-дохранилища, полученные на основе Хл

Таблица 1. Физико-химические характеристики грунтов в кернах Рыбинского водохранилища в 2019 г.

Станция	Глубина, м	Влажность, %	Объемная масса, г/см ³	ОВ, %	Тип грунта
Коприно	13	65.5 ± 0.7	0.45 ± 0.01	17.5 ± 0.5	Серый глинистый ил
Молога	14	61.0 ± 0.8	0.52 ± 0.01	13.0 ± 0.4	Тот же
Наволок	10	58.1 ± 1.3	0.58 ± 0.02	14.2 ± 0.4	Торфянистый ил с песком
Средний Двор	16	84.0 ± 0.6	0.18 ± 0.01	42.6 ± 0.2	Торфогенныи ил
Брейтovo	13	71.4 ± 1.2	0.36 ± 0.02	16.4 ± 0.5	Серый глинистый ил
Череповец	10	52.7 ± 1.5	0.70 ± 0.04	10.8 ± 0.2	Тот же

**Рис. 2.** Вертикальное распределение ОВ в кернах Рыбинского водохранилища в 2019 г. на станциях: а – Коприно, б – Молога, в – Наволок, г – Средний Двор, д – Брейтово, е – Череповец. По оси ординат – толщина керна, см; по оси абсцисс – ОВ, % сухой массы грунта.

фитопланктона, неоднозначные. Для периода эксплуатации водохранилища тренд динамики Хл не был четко выражен: в отдельные периоды наблюдений (1969–1995 гг.) отмечали увеличение содержания Хл, в другие (1990–2005 гг.) – уменьшение (Пырина и др., 2006; Структура..., 2018). Интенсивный гидродинамический режим приводит к сглаживанию пространственных различий продуктивности фитопланктона, а при повышенной солнечной радиации, возрастании температуры и низком уровне воды происходит увеличение продуктивности (Пырина и др., 2006; Минеева, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Донные отложения в кернах были представлены серым глинистым, торфянистым и торфогенным

грунтами. Водно-физические свойства грунтов соответствовали их типам (табл. 1). Среднее содержание ОВ в кернах достигало 43% на ст. Средний Двор, на остальных станциях – 11–18% (табл. 1, рис. 2). Средние для всех станций величины ОВ почти не различались по данным съемок 2019 (20%) и 2009 (21%) годов.

Содержание Хл + Ф в слоях отложений изменялось в широких пределах (рис. 3). В общей выборке ($n = 256$) на величины олиготрофной категории приходилось 2.3%, мезотрофной – 35.5%, эвтрофной – 30.1%, гипертрофной – 32% при средних концентрациях 7.7 ± 1.1 , 43.5 ± 1.3 , 86.9 ± 2.0 , 203 ± 6.3 мкг/г с.о. соответственно. Максимальные значения суммы Хл + Ф отмечены в керне с торфогенным илом, минимальные – в керне с торфянистым илом (табл. 2). Керны озеровидных участков

Таблица 2. Пигментные характеристики грунтов в кернах водохранилища в 2019 г.

Станция	$\text{Хл} + \Phi$, мкг/г с.о.	E_{480}/E_{665}	$E_{480}/1.7E_{665K}$	Φ , %
Коприно	58.0 ± 3.1	3.29 ± 0.05	2.05 ± 0.03	91.3 ± 0.4
Молога	109 ± 4.9	1.94 ± 0.04	1.28 ± 0.03	82.5 ± 1.6
Наволок	32.8 ± 4.3	1.76 ± 0.10	1.11 ± 0.06	89.6 ± 0.5
Средний Двор	252 ± 4.0	1.97 ± 0.04	1.28 ± 0.03	85.8 ± 0.6
Брейтovo	133 ± 6.8	2.18 ± 0.03	1.40 ± 0.02	86.5 ± 1.0
Череповец	55.7 ± 2.3	2.95 ± 0.04	1.85 ± 0.02	89.7 ± 1.0

Таблица 3. Пигментные характеристики и содержание ОВ в кернах водохранилища в 2009 г. (по: Сигарева и др., 2013)

Станция	$\text{Хл} + \Phi$, мкг/г с.о.	E_{480}/E_{665}	ОВ, %	R^2*
Коприно	44.1 ± 2.9	3.29 ± 0.14	15.3 ± 0.6	0.30
Молога	90.0 ± 4.2	2.73 ± 0.04	21.2 ± 0.6	0.56
Средний Двор	140 ± 5.4	2.04 ± 0.07	34.8 ± 1.1	0.71
Брейтово	76.7 ± 3.0	2.39 ± 0.04	23.9 ± 0.7	0.58
Череповец	48.7 ± 3.7	3.48 ± 0.06	9.8 ± 1.2	0.20

Примечание. *Коэффициент детерминации линейной связи между содержанием $\text{Хл} + \Phi$ и ОВ.

Таблица 4. Содержание пигментов в слоях кернов водохранилища в 2009 г. (над чертой) и 2019 г. (под чертой)

Станция	Хл + Φ , мкг/г с.о.			
	0–1 см	0–5 см	6–10 см	0–10 см
Коприно	<u>126.4</u>	<u>103.9</u>	<u>38.1</u>	<u>72.6</u>
	132.2	104.1	78.2	91.1
Молога	<u>204.8</u>	<u>169.5</u>	<u>118.1</u>	<u>143.8</u>
	128.8	157.7	127.1	142.4
Наволок	—	—	—	—
	91.8	73.6	58.1	65.9
Средний Двор	<u>229.1</u>	<u>201.6</u>	<u>171.3</u>	<u>186.4</u>
	331.1	265.9	248.6	257.2
Брейтово	<u>156.7</u>	<u>128.1</u>	<u>95.9</u>	<u>112.0</u>
	251.9	228.3	164.2	196.2
Череповец	<u>124.1</u>	<u>103.8</u>	<u>63.5</u>	<u>83.6</u>
	94.7	73.2	78.0	75.6

Примечание. “—” – данные отсутствуют.

(ст. Брейтово, Средний Двор) характеризовались более высокими концентрациями, чем типично речных участков и переходного (ст. Молога) между речным и озеровидным. Среднее по вертикали кернов содержание $\text{Хл} + \Phi$ увеличилось в 1.5 раза в 2019 г. по сравнению с 2009 г. (табл. 2 и 3). При этом среднее содержание пигментов в кернах озеровидного плеса возросло в 1.6 раза, в кернах речных участков – в 1.2 раза.

За период между двумя съемками в верхних слоях кернов содержание пигментов изменялось по-разному. На одних станциях (Коприно, Средний Двор, Брейтово) концентрации пигментов в кернах второй съемки увеличивались, на других (Молога, Череповец) – уменьшались. Изменения

концентраций пигментов в речных плесах (Волжском и Шекснинском) были незначительными по сравнению с озеровидным плесом (табл. 4).

Величины индекса E_{480}/E_{665} , используемого в продукционной гидробиологии в качестве показателя физиологического состояния растительных организмов, в кернах Рыбинского водохранилища были, как правило, выше, чем значения, известные для фитопланктона и макрофитов (Минеева, 2004; Сигарева, Тимофеева, 2023). В кернах средние величины индекса уменьшились с 2.04–3.48 (съемка 2009 г.) до 1.94–3.29 (съемка 2019 г.) при возрастании концентраций $\text{Хл} + \Phi$ (табл. 2 и 3). При низком содержании пигментов на ст. Наволок отмечено не высокое,

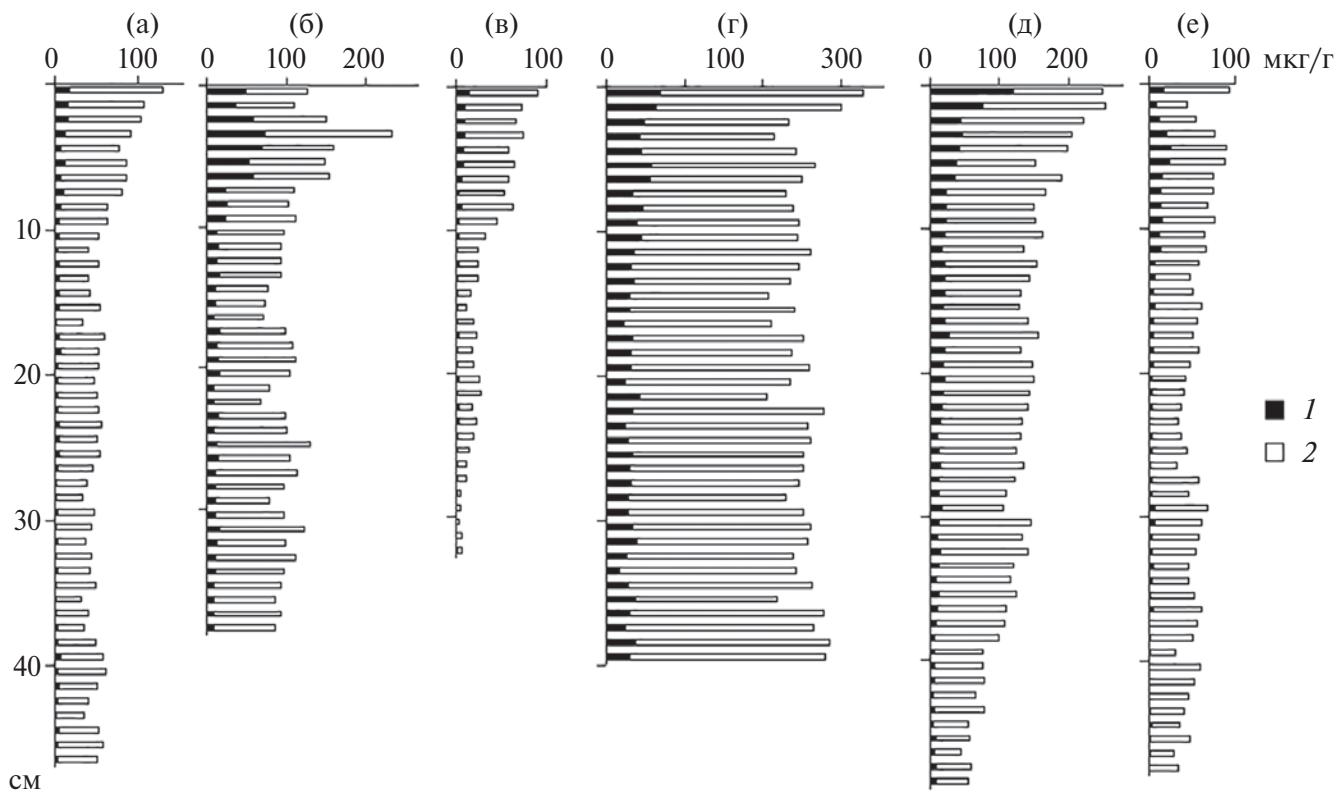


Рис. 3. Вертикальное распределение Хл (1) и Ф (2) в кернах Рыбинского водохранилища в 2019 г. на станциях: а – Коприно, б – Молога, в – Наволок, г – Средний Двор, д – Брейтово, е – Череповец. По оси ординат – толщина керна, см; по оси абсцисс – пигменты, мкг/г с.о.

как ожидалось, а минимальное значение индекса E_{480}/E_{665} , вероятно, из-за особенностей абиотических условий, включая повышенное содержание растворенного кислорода у дна. Максимальный индекс E_{480}/E_{665} зарегистрирован на речном участке Волжского плеса (ст. Коприно). На ст. Наволок отмечено наиболее сильное варьирование индекса ($C_v = 31\%$) по вертикали керна, как и других пигментных характеристик, особенно Хл + Ф в сухом осадке ($C_v = 73\%$). Повышение индекса в донных отложениях по сравнению с водными растениями можно объяснить возрастанием вклада Ф, удельное поглощение которых меньше, чем Хл (Lorenzen, 1967). Использование другого индекса – $E_{480}/1.7E_{665k}$, учитывающего наличие Ф, приводит к уменьшению исходного отношения E_{480}/E_{665} , но выравнивание этих пигментных показателей между донными отложениями и сообществами планктонных водорослей не достигается. Величины индекса $E_{480}/1.7E_{665k}$ в кернах остаются более высокими, чем у растительных организмов, что обусловлено повышенной скоростью деградации Хл до бесцветных продуктов по сравнению с каротиноидами в неблагоприятных для фотосинтеза условиях (Leavitt, 1993).

Значения индекса E_{480}/E_{665} в кернах неоднозначно зависят от уровня концентрации Хл + Ф. Связь E_{480}/E_{665} с концентрацией пигментов Хл + Ф

на пяти станциях (Коприно, Молога, Средний Двор, Брейтово, Череповец) отрицательная. При этом наиболее высоким коэффициентом детерминации ($R^2 = 0.62$) характеризуется полиномиальная связь (рис. 4а). Исключение отмечено на относительно неглубокой ст. Наволок с отложениями торфянистого ила, обогащенного труднominерализуемым ОВ. На этой станции связь между E_{480}/E_{665} и суммой пигментов (Хл + Ф) положительная (рис. 4б).

Характер связи между E_{480}/E_{665} и содержанием Хл + Ф в разных частях кернов зависит от типа грунта. В верхней половине кернов с серым глинистым илом коэффициент детерминации связи существенно больше, чем в нижней. В кернах с торфянистым и торфогенным илами теснота связи усиливается в нижней половине. Изменчивость исследуемой связи, вероятно, зависит от скоростей физических, химических и биологических процессов, влияющих на состав ОВ планктонного и терригенного происхождения (Reuss et al., 2005; Бреховских и др., 2006; Ветров и др., 2008; Лазарева и др., 2018).

Связь концентрации Хл + Ф с содержанием ОВ в слоях кернов на пяти станциях (без ст. Наволок) характеризовалась высоким коэффициентом детерминации ($R^2 = 0.73$) (рис. 5). Коэффициенты

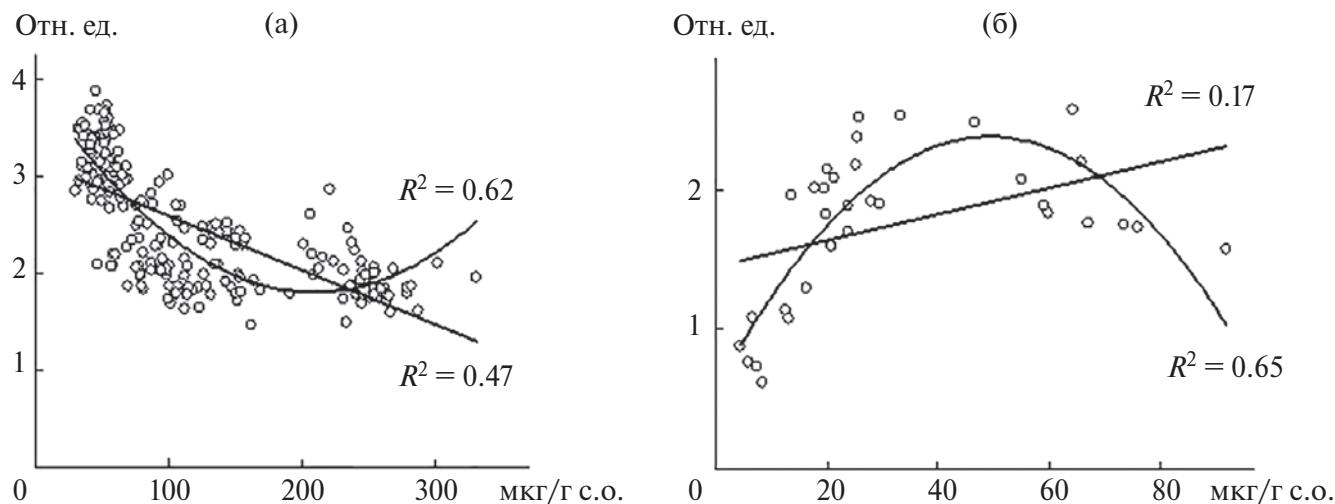


Рис. 4. Зависимости между индексом E_{480}/E_{665} и содержанием пигментов ($Xl + \Phi$): а – на станциях Коприно, Молога, Средний Двор, Брейтово, Череповец, б – на ст. Наволок. По оси ординат – индекс E_{480}/E_{665} ; по оси абсцисс – $Xl + \Phi$.

детерминации линейной связи между $Xl + \Phi$ и ОВ в разных кернах существенно варьировали, что обусловлено свойствами ОВ разного происхождения. Тесная связь между $Xl + \Phi$ и ОВ отмечена на станциях Брейтово и Череповец (р. Кошта), умеренная – на станции Молога и Наволок, слабая – на станции Коприно и Средний Двор. Характер связи $Xl + \Phi$ и ОВ с типом грунта не прослеживался. По данным съемки 2019 г., коэффициент детерминации линейной связи $Xl + \Phi$ с ОВ в кернах изменялся от 0.0002 до 0.75, что свидетельствует о расширении диапазона величин этого показателя по сравнению с 2009 г., когда R^2 варьировал от 0.20 до 0.71 (табл. 3).

Среднее для кернов содержание автохтонного органического углерода, оцененное по содержанию растительных пигментов ($Xl + \Phi$), в 2019 г. варьировало в пределах 4.6–16.8% общего органического углерода, рассчитанного по прокаливанию. Низкий вклад автохтонного органического углерода отмечен в небольшой колонке на ст. Наволок (4.6%) с интенсивной гидродинамикой, а также на речных участках (Коприно – 6.6%, Череповец – 10.3%). Более высокие значения этого показателя характерны для озеровидных мест (11.8% на ст. Средний Двор, 16.2% на ст. Брейтово) и экотона (16.8% на ст. Молога). Доля автохтонного органического углерода в 2009 г. изменялась в пределах 5.8–9.9%. Полученные величины соответствуют литературным данным для высокопроточного озера (до 18%) и не достигают значений в слабопроточном (41%) водоеме (Гаретова, Фишер, 2020).

Тесные положительные связи степенного типа выявлены для кернов между $Xl + \Phi$ и влажностью грунта (R^2 от 0.43 до 0.94), а тесные отрицательные – между $Xl + \Phi$ и воздушно-сухой объемной массой (R^2 от 0.60 до 0.95). Исключением была ст.

Средний Двор с преобладанием торфогенного ила, где зависимость пигментов от водно-физических свойств грунта отсутствовала. Ранее для верхнего слоя отложений показана степенная связь пигментов с влажностью и объемной массой грунта в пространственном аспекте для пресноводного и морского водоемов (Сигарева и др., 2020б). Сходство исследуемых связей в пространстве и времени отражает универсальные закономерности изменений пигментных и водно-физических свойств донных отложений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Под эвтрофированием понимают повышение трофического статуса экосистемы за счет новообразования ОВ в водоеме при увеличении концентрации биогенных элементов (Россолимо, 1977; Даценко, 2007). В эпоху глобального потепления скорость эвтрофирования водных экосистем увеличивается (The impact..., 2010). Однако существуют сложности дифференцирования факторов повышения трофии водохранилищ (Россолимо, 1977). В отдельных случаях показано уменьшение продуктивности фитопланктона (Шашуловская и др., 2023). Трофический статус конкретного водоема бывает неоднозначным, если используют показатели не только новообразования, но и трансформации ОВ в пищевой цепи (Винберг, 1960; Трифонова и др., 2003; Китаев, 2007; Gao et al., 2020). Особые трудности вызывает оценка трофии крупных водохранилищ с разнотипными по геоморфологии и гидрологии характеристиками отдельных плесов.

В начале XXI в. Рыбинское водохранилище по содержанию в воде Xl – мезотрофный водоем, по продукции водорослей, бактерий, зоопланктона и биомассе бентоса – эвтрофный (Структура...,

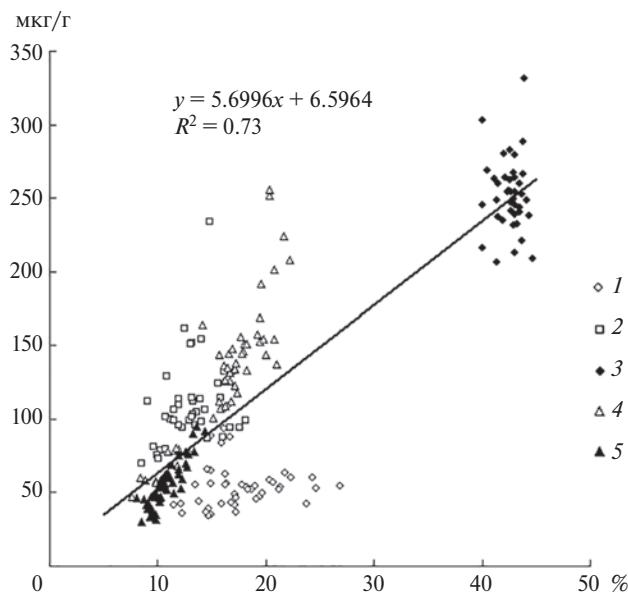


Рис. 5. Зависимость между концентрацией пигментов ($\text{Хл} + \Phi$) и содержанием ОВ в кернах Рыбинского водохранилища в 2019 г. По оси ординат – $\text{Хл} + \Phi$; по оси абсцисс – ОВ, % сухой массы грунта. 1–5 – станции Коприно, Молога, Средний Двор, Брейтово, Череповец соответственно.

2018). Наиболее широкий спектр трофических категорий (от олиго- до гипертрофии) отмечали для участков бентали в Главном плесе водохранилища по содержанию осадочных пигментов в верхнем слое отложений (Структура..., 2018). В кернах, относящихся к периоду эксплуатации водохранилища до 2009 г., выявлен тренд увеличения концентрации пигментов (Сигарева и др., 2013). Результаты настоящей работы показали признаки дальнейшего увеличения продуктивности бентали водохранилища до 2019 г., но при различной изменчивости содержания $\text{Хл} + \Phi$ по вертикали кернов (рис. 3), что указывает на необходимость изучения эвтрофирования водохранилищ в пространственном аспекте. Неоднозначные взаимосвязи между пигментными характеристиками и ОВ могут быть следствием существенной вариабельности абиотических условий на станциях (Структура..., 2018).

В изучении эвтрофирования с применением осадочных пигментов достигнуты определенные успехи (Brenner, Binford, 1988; Leavitt, 1993;

Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009). Пигменты в осадках используют в производственных работах, поскольку они количественно связаны с факторами продуктивности – содержанием биогенных веществ (Brenner, Binford, 1988; Тимофеева, Сигарева, 2004), концентрацией Хл в воде (Möller, Scharf, 1986; Сигарева и др., 2020б), обилием и биомассой макрообентоса (Cochrane et al., 2009; Тимофеева и др., 2018). Получена прямая положительная связь осадочных пигментов с ОВ (рис. 5). Можно предположить, что более значительный диапазон корреляций на станциях, отмеченный по данным съемки 2019 г., обусловлен усилением неоднородности и контрастности абиотических условий, влияющих на сохранение растительных пигментов и ОВ. Подтверждением могут быть данные об увеличении среднедекадной амплитуды температуры воды в Рыбинском водохранилище в 2001–2019 гг. (Законнова, 2021), а также материалы по солнечной активности, гидродинамике и кислородному режиму волжских и камских водохранилищ (Лазарева и др., 2018; Структура..., 2018; Минеева, 2021).

Индекс E_{480}/E_{665} (а также E_{480}/E_{664}) может рассматриваться как трофический критерий. Для планктона известно, что в эвфотической зоне E_{480}/E_{664} уменьшается при повышении трофии вод, свидетельствуя о том, что пигментный фонд водорослей пополняется Хл в большей мере, чем каротиноидами (Минеева, 2004). Величины индекса в придонной воде выше по сравнению с эвфотической зоной и ниже по сравнению с донными отложениями (Структура..., 2018). В настоящей работе на примере серого глинистого ила показано, что в слоях кернов с мезотрофными концентрациями $\text{Хл} + \Phi$ средние значения индекса E_{480}/E_{665} составляют 3.20 ± 0.05 , с эвтрофными – 2.34 ± 0.06 , гипертрофными – 2.11 ± 0.05 (табл. 5) при достоверных различиях по *t*-критерию Стьюдента ($p < 0.05$). Следовательно, зависимость отношения каротиноиды/Хл от концентрации $\text{Хл} + \Phi$, отражающей степень трофии, сохраняется и в донных биотопах водохранилища при неблагоприятных для фотосинтеза условиях.

Пространственная динамика бентали выражена сильнее, чем пелагиали. Так, на речных и озеровидных участках водохранилища многолетние средние концентрации $\text{Хл} + \Phi$

Таблица 5. Пигментные показатели, сгруппированные по трофическим категориям, в слоях всех кернов серого глинистого ила в 2019 г.

Показатель	Мезотрофная	Эвтрофная	Гипертрофная
$\text{Хл} + \Phi$, мкг/г с.о.	$29.8\text{--}59.7$ 48.0 ± 0.96	$60.1\text{--}118$ 88.1 ± 2.09	$122\text{--}256$ 156 ± 5.24
E_{480}/E_{665}	$2.07\text{--}3.88$ 3.20 ± 0.05	$1.63\text{--}3.48$ 2.34 ± 0.06	$1.46\text{--}2.52$ 2.11 ± 0.05
Число проб	70	71	42

Примечание. Над чертой – пределы показателя, под чертой – среднее значение со стандартной ошибкой.

в отложениях существенно различаются, тогда как содержание Хл в планктоне на станциях сходно (Структура..., 2018; Минеева, 2021). Неоднозначный тип связей между Хл, каротиноидами и ОВ на различных участках бентали водохранилища может быть обусловлен изменчивостью гидроэкологической обстановки.

Один из признаков эвтрофирования Рыбинского водохранилища – повсеместное увеличение вклада автохтонного ОВ растительного происхождения в донных отложениях. В целом, вклад автохтонного органического углерода увеличился в среднем в 1.6 раза – от 7.7% до 12.3% общего ОВ в кернах за период с 2009 г. по 2019 г. На наиболее проточных речных станциях увеличение показателя менее выражено, чем на озеровидных станциях, что согласуется с литературными данными об обратной зависимости накопления автохтонного углерода от активности водных масс (Гаретова, Фишер, 2020).

Изменение пигментных показателей в кернах по станциям (содержание ОВ, Хл + Ф, индекс E_{480}/E_{665} , вклад автохтонного углерода растительного происхождения) дает основание считать, что увеличение трофического состояния бентали Рыбинского водохранилища происходит в основном за счет самого большого по площади озеровидного плеса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Котловинно-долинное Рыбинское водохранилище характеризуется неравномерностью вертикального распределения осадочных пигментов в кернах донных отложений. Изменчивость динамики пигментных показателей возрастает от торфогенного ила к серому глинистому и торфянистому при убывании концентрации пигментов в представленном ряду. Многолетние тренды эвтрофирования более четко выражены в озеровидном Главном плесе. К признакам эвтрофирования можно отнести тесную связь осадочных пигментов с общим вкладом ОВ для всего массива данных, возрастание средней концентрации Хл + Ф и вклада автохтонного органического углерода через 10-летний период, уменьшение от съемки к съемке относительного содержания каротиноидов. Изучение динамики пигментов в кернах молодых экосистем водохранилищ можно рекомендовать для мониторинга продуктивности за весь период эксплуатации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 124032100076-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Голубков М.С. 2014. Эвтрофирование водоемов и структура сообщества гидробионтов // Биология внутр. вод. № 3. С. 5.
<https://doi.org/10.7868/S0320965214030036>
- Белкина Н.А. 2014. Ретроспективная оценка состояния донных отложений Выгозерского водохранилища // Водн. ресурсы. Т. 41. № 3. С. 258.
- Бикбулатов Э.С., Степанова И.Э. 2002. Оценка трофности Рыбинского водохранилища с помощью потенциала регенерации биогенных элементов // Водн. ресурсы. Т. 29. № 6. С. 721.
- Бреховских В.Ф., Вишневская Г.Н., Кременецкая Е.Р., Ломова Д.В. 2006. Об оценке потребления кислорода разными типами грунтов долинных водохранилищ в летний период // Метеорология и гидрология. № 10. С. 82.
- Ветров А.А., Семилетов И.П., Дударев О.В. и др. 2008. Исследование состава и генезиса органического вещества донных осадков Восточно-Сибирского моря // Геохимия. № 2. С. 183.
- Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР.
- Гаретова Л.А., Фишер Н.К. 2020. Условия и источники формирования углеводородного фона в донных отложениях малых эстуариев Татарского пролива // Геохимия. Т. 65. № 8. С. 768.
- Даценко Ю.С. 2007. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС.
- Законнова А.В. 2021. Климатические изменения термического режима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 94(97). С. 7.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный двор.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 81(84). С. 47.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука.
- Минеева Н.М. 2021. Многолетняя динамика хлорофилла в планктоне различных участков крупного равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. № 6. С. 574.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060127>
- Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А. и др. 2006. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы производственной гидробиологии. М: КМК. С. 36.

- Россолимо Л.Л.* 1977. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А.* 2023. Пигментные характеристики макрофитов Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 3. С. 420. <https://doi.org/10.31857/S0320965223030233>
- Сигарева Л.Е., Перова С.Н., Тимофеева Н.А.* 2020а. Многолетняя динамика макрозообентоса и растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 77. <https://doi.org/10.31857/S032096522004018X>
- Сигарева Л.Е., Законнов В.В., Тимофеева Н.А., Касьянова В.В.* 2013. Осадочные пигменты и скорость илонакопления как показатели трофического состояния Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. Т. 40. № 1. С. 62.
- Сигарева Л.Е., Коренева Т.Г., Минеева Н.М., Тимофеева Н.А.* 2020б. Сравнительный анализ содержания хлорофилла *a* в пресноводном и морском водоемах // Биология внутр. вод. № 5. С. 439.
- Степанова И.Э., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М.* 2013. Закономерности динамики содержания биогенных элементов в водах Рыбинского водохранилища за годы его существования // Вода: химия и экология. № 1. С. 15.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. М.: РАН.
- Тимофеева Н.А., Сигарева Л.Е.* 2004. Взаимосвязь концентраций растительных пигментов с азотом и фосфором в донных отложениях водохранилищ // Водн. ресурсы. Т. 31. № 3. С. 332
- Тимофеева Н.А., Перова С.Н., Сигарева Л.Е.* 2018. Распределение осадочных пигментов и макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища // Сиб. экол. журн. № 6. С. 766.
- Трифонова И.С., Воронцова Н.К., Макарцева Е.С. и др.* 2003. Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера. СПб.: НИИ химии СПбГУ.
- Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Далечина И.Н.* 2023. Эвтрофирование Волгоградского водохранилища: влияние климатической трансформации или сукцессионных процессов? // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 327. № 3. С. 390.
- Brenner M., Binford M.W.* 1988. Relationships between concentrations of sedimentary variables and trophic state in Florida lakes // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 45. № 2. P. 294. <https://doi.org/10.1139/f88-035>
- Cochrane S.K.J., Denisenko S.G., Renaud P.E. et al.* 2009. Benthic macrofauna and productivity regimes in the Barents Sea: ecological implications in a changing Arctic // J. Sea Res. V. 61. № 4. P. 222. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.01.003>
- Gao N., Ma Y., Zhao M. et al.* 2020. Quantile analysis of long-term trends of near-surface chlorophyll-*a* in the Pearl River plume // Water. V. 12. № 6. P. 1662. <https://doi.org/10.3390/w12061662>
- Leavitt P.R.* 1993. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol. V. 9. № 2. P. 109. <https://doi.org/10.1007/BF00677513>
- Lorenzen C.J.* 1967. Determination of chlorophyll and pheophytins: spectrophotometric equations // Limnol., Oceanogr. V. 12. № 2. P. 343. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343>
- Möller W.A.A., Scharf B.W.* 1986. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // Hydrobiologia. V. 143. № 1. P. 327. <https://doi.org/10.1007/BF00026678>
- Reuss N., Conley D.J., Bianchi T.S.* 2005. Preservation conditions and the use of sediment pigments as a tool for recent ecological reconstruction in four Northern European estuaries // Mar. Chem. V. 95. № 3–4. P. 283. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2004.10.002>
- Szymczak-Żyła M., Kowalewska G.* 2009. Chloropigments *a* in sediments of the Gulf of Gdańsk deposited during the last 4000 years as indicators of eutrophication and climate change // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. V. 284. № 3–4. P. 283. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.10.007>
- The impact of climate change on European lakes. Aquat. Ecol. Ser. 2010. V. 4. Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-2945-4>
- Wilhelm S., Adrian R.* 2008. Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton // Freshwater Biol. V. 53. № 2. P. 226. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01887.x>
- Yang Y., Pettersson K., Padisák J.* 2016. Repetitive baselines of phytoplankton succession in an unstably stratified temperate lake (Lake Erken, Sweden): a long-term analysis // Hydrobiologia. V. 764. № 1. P. 211. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2314-1>
- Yang M., Xia J., Cai W. et al.* 2020. Seasonal and spatial distributions of morpho-functional phytoplankton groups and the role of environmental factors in a subtropical river-type reservoir // Water Sci. Technol. V. 82. № 11. P. 2316. <https://doi.org/10.2166/wst.2020.489>

Pigments in Cores of Bottom Sediment as Indicators of the Trophic Status Dynamics in the Benthal of a Large Reservoir

L. E. Sigareva^{1,*}, N. A. Timofeeva¹, V. V. Zakonnov¹

*¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*
**e-mail: sigareva@ibiw.ru*

New data on the dynamics of pigment characteristics for different silts in the basin-valley Rybinsk Reservoir, the largest source of fresh water on the Upper Volga, are presented. The concept of eutrophication of the reservoir under modern climate warming is supplemented. The content of pigments in bottom sediment cores taken after 10 years (in 2009 and 2019) was compared. According to the latest survey, the average content of chlorophyll *a* with pheopigments in cores at the stations is characterized by higher values, and the carotenoid/chlorophyll ratio (index E_{480}/E_{665}) is lower than according to the first survey. The relationship between the index E_{480}/E_{665} and the total content of chlorophyll *a* and pheopigments in cores from most stations is negative, as in phytoplankton. In the total array of studied sediment samples, the contribution of pigment concentrations (chlorophyll *a* + pheopigments) belonging to the hypertrophic category is increased. The average content of sedimentary pigments in lake-like areas increased compared to riverine areas. The dynamics of pigments is clearly expressed in cores of gray clayey silt and smoothed in peat-originated silt. Over the period from 2009 to 2019, the average contribution of autochthonous organic carbon, estimated from the sum of chlorophyll and pheopigments, increased from 7.7% to 12.3% of total organic carbon in cores. The trends of the pigment concentrations in cores indicate an increase in the trophic state of benthal to date. The significance of the pigment characteristics of bottom sediments for monitoring the benthal productivity over the entire period of reservoir operation is discussed.

Keywords: bottom sediments, chlorophyll, pheopigments, carotenoids, organic matter, Rybinsk Reservoir, eutrophication

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.52

СРЕДА ОБИТАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПЛАНКТОННЫХ
СООБЩЕСТВ УНИКАЛЬНЫХ “КРУГЛЫХ” ОЗЕР БАССЕЙНА р. НАДЫМ
(ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

© 2024 г. А. В. Соромотин^{a,*}, О. А. Алешина^a, М. А. Шумилов^a,
Н. В. Приходько^a, С. А. Николаенко^b, М. А. Куликова^a

^aТюменский государственный университет, Тюмень, Россия

^bТюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Тюмень, Россия

*e-mail: asoromotin@mail.ru

Поступила в редакцию 24.11.2023 г.

После доработки 16.02.2024 г.

Принята к публикации 18.03.2024 г.

Представлены сведения по морфометрии, гидрохимии, макрофитам и зоопланктоне трех уникальных “круглых” озер бассейна р. Надым (Западная Сибирь, Ямало-Ненецкий АО). Значительные глубины озер, слабая изрезанность береговой линии, нулевая цветность вод и преобладание в ионном составе сульфатов нетипичны для северотаежных озер Западной Сибири. Для прибрежно-водной растительности характерен крайне низкая видовая насыщенность с доминированием *Sparganium angustifolium*, индикатора высокопрозрачных ультрапресных олиготрофных вод. Основу зоопланктона “круглых” озер составляют один-два таксона с высоким индексом доминирования. По уровню развития общей биомассы зоопланктона озера относятся к ультра- и олиготрофному типам.

Ключевые слова: “круглые” озера, зоопланктон, макрофиты, гидрохимия, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0320965224060078, **EDN:** WYFYTL

ВВЕДЕНИЕ

Характерная особенность арктического ландшафта – большое разнообразие и обилие озер, образовавшихся в результате повторяющихся ледниковых циклов в приполярных регионах (Schartau et al., 2022). Наиболее высокие коэффициенты озерности Арктической зоны Российской Федерации отмечены в Республике Карелия, Мурманской обл. и Ямало-Ненецкий автономный округ (ЯНАО) (Измайлова, 2016). На территории ЯНАО находится ~300 тыс. озер различного генезиса (Агбалян и др., 2019). Разнообразие озер в Арктике удивительно велико, а диапазоны озерных типов, химического состава воды и физических характеристик превосходят аналогичные показатели в других регионах мира (Kling, 2009).

Для характеристики озерных экосистем широко используют представителей зоопланктона, поскольку они многочисленны, разнообразны, легко учитываются и являются ключевым компонентом водных пищевых сетей (Иванова, 1985; Гиляров, 1987; Столбунова, 2006; Телеш, 2006;

Сокращения: ЯНАО – Ямало-Ненецкий автономный округ.

Ривьер, 2012). Благодаря структурно-функциональной организации и относительному постоянству видового состава, сообщества планкtonных организмов можно использовать в качестве индикаторов специфических абиотических условий водоемов (Андроникова, 1996; Речкалов, 2000; Swadling et al., 2000; Бакаева, Никаноров, 2006) типа и морфометрических характеристик водных объектов (Богданов и др., 2012; Sobko et al., 2023).

Гидробиологические сведения о водоемах севера Западной Сибири крайне ограничены и по степени изученности уступают таковым на европейской части севера России. Наиболее полные данные о планкtonных сообществах водоемов п-ова Ямал до 1995 г. собраны и обобщены в монографиях (Природа..., 1995; Богданов и др., 1997, 2000). Результаты дальнейших исследований зоопланкtonных сообществ различных водоемов и водотоков региона представлены в работах (Шарапова, Абдуллина, 2004; Богданова, 2006, 2009; Богданов и др., 2012, 2015). Наиболее значимыми факторами, регулирующими характеристики зоопланктона на Ямале, являются тип водного объекта, температурный режим, характер

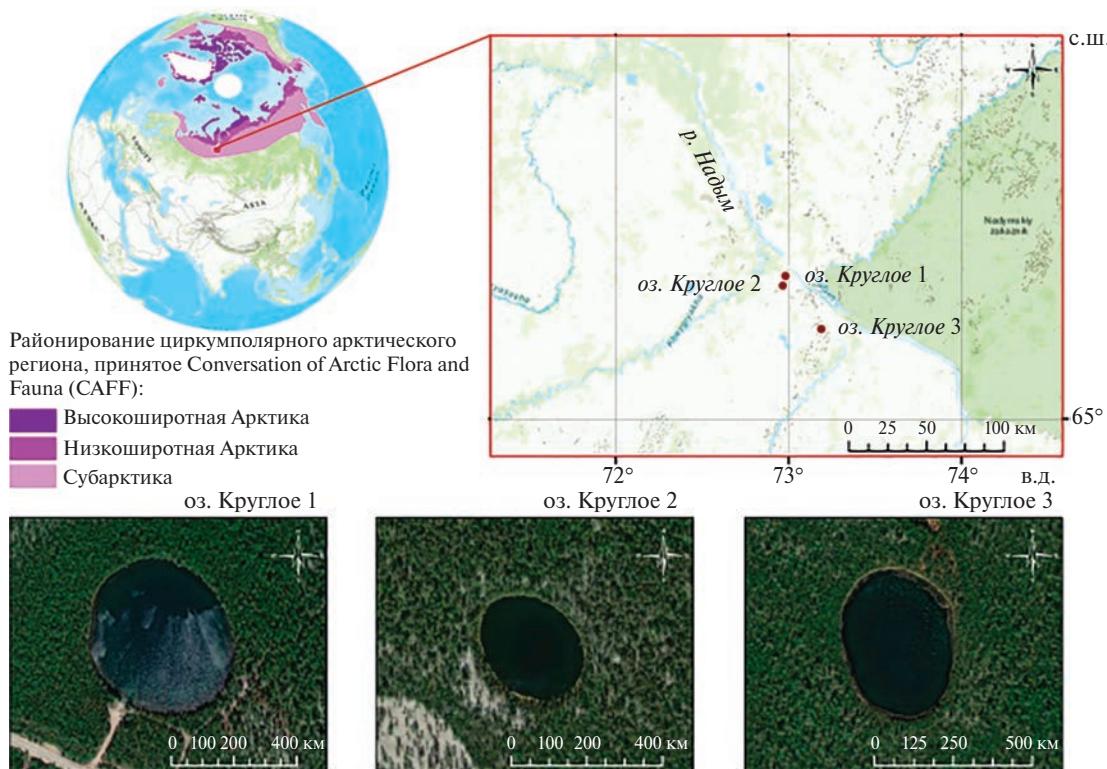


Рис. 1. Обзорная схема расположения района исследования в нижнем течении р. Надым.

перемерзания водоемов и выедание хищниками (Богданов и др., 2012).

На территории Надымского р-на ЯНАО нами ранее были выделены три “голубых” или “круглых” озера, значительно отличающиеся по морфометрическим и гидрохимическим показателям от преобладающих в регионе термокарстовых озер. Эти озера имеют ряд общих особенностей: сходные морфологические и батиметрические характеристики, одинаковые величины физико-химических параметров и могут быть охарактеризованы как специфические аномальные гидрографические объекты данного региона (Соромотин и др., 2017).

Цель работы – продолжить изучение особенностей круглых озер в бассейне р. Надым и восполнить пробел в знаниях о разнообразии водоемов Арктики, рассмотрев круг вопросов морфометрии, геохимии и биологии этих уникальных озер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований находится в центральной части ЯНАО в ~100 км к югу от Полярного круга. В соответствии с районированием циркумполярного арктического региона, принятого Арктическим советом при реализации проекта “Сохранение флоры и фауны Арктики” (CAFF..., 2013),

исследованные озера расположены в субарктической зоне (рис. 1).

Объектами исследования послужили три озера, расположенные в Надым-Пуровском междуречье на аллювиальных отложениях второй надпойменной террасы р. Надым. Из-за отсутствия официальных топонимов этих озер и округлой формой зеркала далее они будут обозначены как Круглое 1 (65.341135° с.ш., 72.984690° в.д.), Круглое 2 (65.321325° с.ш., 72.971914° в.д.) и Круглое 3 (65.214364° с.ш., 73.186463° в.д.) (табл. 1). Котловины озер врезаны в рыхлые отложения плейстоцена и голоцен и имеют молодой геологический возраст.

Для гидрохимического анализа озерных вод с помощью батометра в июле 2019 г. отобраны пробы озерных вод с глубины 0.3–0.5 м от поверхности.¹

Физико-химические параметры озерных вод определяли непосредственно перед отбором проб зоопланктона трехкратно в каждом водоеме на глубине 0.5 м по центру озера с лодки: pH и удельную электропроводность (УЭП) определяли приборами фирмы HM Digital: PH-200, COM-100, цветность – колориметром HI 727 HANNA в градусах, прозрачность – с использованием диска Секки. Химический состав озерных

¹ ГОСТ 31861-2012 Межгосударственный стандарт. Вода. Общие требования к отбору проб. Дата введения 1 января 2014 г.

Таблица 1. Морфометрические характеристики “круглых” озер Надымского района (по: Соромотин и др., 2017, с дополнениями)

Показатель	Круглое 1	Круглое 2	Круглое 3
S акватории, га	3.16	0.95	2.57
Длина, м	217	127	210
Ширина, м	190	101	153
Коэффициент изрезанности береговой линии ^a	0.35	0.38	0.37
Глубина, м	7.7	8.3	12.0
Коэффициент удлиненности ^b (озеро округлое)	1.47	1.86	1.75
Форма озерной котловины (конус) ^c	0.12	0.11	0.07
S литорали от S акватории, %	15.2	22.2	29.5

Примечание. ^a – (по: Чеботарев, 1953); ^b – (по: Григорьев, 1959); ^c – (по: Богословский, 1960).

вод определяли в центре коллективного пользования “Рациональное природопользование и физико-химические исследования” Института химии Тюменского государственного университета (г. Тюмень) по стандартным методикам: содержание ионов SO_4^{2-} , Cl^- , PO_4^{3-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ методом капиллярного электрофореза (“Капель-205”, Люмэкс, Россия); содержание HCO_3^- методом потенциометрического титрования. Содержание тяжелых металлов определяли в Институте проблем проблем технологии микроэлектроники и особочистых материалов РАН (г. Черноголовка) методами масс-спектрометрии (X Series 2, Thermo Scientific, США) и атомной эмиссии (iCAP-6500 DUO, Thermo Scientific, США) с индуктивно связанный плазмой. Минерализацию определяли как сумму массовых концентраций основных катионов (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+) и анионов (HCO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^-).

Описание водной и прибрежно-водной растительности проводили в августе 2018 г., используя общепринятые методики (Катанская, 1981; Папченков, 2001).

Пробы зоопланктона отбирали на трех станциях, которые охватывали прибрежную и открытую часть каждого водоема. Использовали планктонную сеть Джеди с диаметром входного отверстия 14 см и размером ячей 67 мкм. В литорали проходили 100 л воды через сеть, в пелагии тотально облавливали слой воды с четырехметровой глубины до поверхности, исходя из среднего значения прозрачности вод. В каждой точке пробы отбирали в двух повторностях. Сбор и камеральную обработку материала проводили по общепринятым методикам (Руководство..., 1983).

Обнаруженные виды идентифицировали по (Определитель..., 1994; 1995, 2010; Коровчинский, 2004; Коровчинский и др., 2021). Количество организмов по видам просчитывали в камере Богорова в трехкратной повторности. Биомассу организмов определяли по их длине, используя

зависимость между длиной и массой тела (Балушкина, 1979а; Кононова, Фефилова, 2018).

Для характеристики планктонных сообществ учитывали: состав и структуру зоопланктона, частоту встречаемости видов ($P, \%$), индекс фаунистического сходства Чекановского–Съеренсена ($K_{\text{ч-с}}$) (Песенко, 1982). Для выявления структурообразующих комплексов и доминантов в сообществе применяли функцию рангового распределения видов по относительной численности (n_i/N) и биомассе (b_i/B), выраженную в процентах (Андроникова, 1996; Деревенская, 2015). В структурообразующий комплекс зоопланктона включали виды с относительной численностью и биомассой $\geq 10\%$; виды, на которые приходилось $\geq 25\%$, относили к доминантам. Для отображения структуры сообщества рассчитывали индекс видового разнообразия Шеннона по численности (H_N), индекс Пиелу (E) и индекс доминирования Бергера–Паркера ($I_{b/p}$) (Shannon, Weaver, 1949; Berger, Parker, 1970).

Качество озерных вод определяли на основе расчета индекса сапробности по методу Пантле и Букк в модификации Сладечека (Унифицированные..., 1977), используя шестибалльную шкалу оценки качества вод с градацией от “очень чистые” (I класс) до “очень грязные” (VI класс) в зависимости от величины значений индекса (Руководство..., 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфометрия и гидрохимия озер. Изученные нами “круглые” озера по размеру зеркала относятся к категории “очень малые” (Иванов, 1948). Для акватории озер в соответствии с величиной показателя удлиненности характерна почти правильная округлая форма с очень слабоизрезанными берегами – коэффициент изрезанности береговой линии 0.35–0.38 (табл. 1). Озерные

Таблица 2. Основные физико-химические показатели состава вод “круглых” озер Надымского района

Показатель	оз. Круглое 1	оз. Круглое 2	оз. Круглое 3
pH	5.9	5.2	5.4
УЭП, мкСм/см	213.0	55.0	64.7
Цветность, град.	0.0	0.0	0.0
Прозрачность, м	4.5	3.3	4.4
ПО, мг О ₂ /л	2.3 ± 0.2	3.1 ± 0.3	4.3 ± 0.4
PO ₄ ³⁻ , мг/л	0.1	0.1	0.1
Минерализация, мг/л	226.2	94.2	198.0
HCO ₃ ⁻ , мг/л	7.7	1.4	5.5
SO ₄ ²⁻ , мг/л	25.4	14.2	14.4
Cl ⁻ , мг/л	3.8	4.4	4.4
K ⁺ , мг/л	10.5	3.2	11.5
Na ⁺ , мг/л	37.8	19.3	29.0
Mg ²⁺ , мг/л	28.2	12.1	34.2
Ca ²⁺ , мг/л	112.8	39.6	99.0
Fe, мкг/л	<9	14.6	<9
Al, мкг/л	24.5	59.5	14.2
Co, мкг/л	<0.1	<0.1	<0.1
Cd, мкг/л	<0.005	0.0107	<0.005
Cu, мкг/л	0.74	<0.3	<0.3
Mn, мкг/л	13.3	17.2	12.0
Cr, мкг/л	<0.7	<0.7	<0.7
Ni, мкг/л	<0.2	<0.2	<0.2

Примечание. УЭП – удельная электропроводность; ПО – перманганатная окисляемость; “<” – содержание ниже порога обнаружения.

котловины имеют форму конуса с максимальной глубиной 12 м в оз. Круглое 3.

Химический состав вод “круглых” озер представлен в табл. 2. Воды исследованных озер имеют слабокислую реакцию среды (pH = 5.2–5.9), ультрапресные с минерализацией от 94.2 мг/л (оз. Круглое 2) до 226.2 мг/л (оз. Круглое 1). Величина перманганатной окисляемости невысокая относительно других озер района исследований и позволяет косвенно судить о меньшем количестве легко окисляемых органических соединений в них (Кремлева и др., 2018; Соромотин и др., 2022). Воды “круглых” озер бесцветные, что обусловлено низким содержанием соединений железа, гуминовых и фульвокислот. О низкой биогенной нагрузке также свидетельствует невысокое содержание минерального фосфора в водах озер. В анионном составе всех исследованных озер отмечено преобладание SO₄²⁻ (58–69%-экв.), в катионном – Ca²⁺ (51–57%-экв.). По ионному составу воды относятся к классу сульфатных кальциево-группы (Алекин, 1953). Выявлены превышения предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ для водных объектов рыбохозяйственного значения по марганцу (1.2–1.7 ПДК)

во всех исследованных озерах и алюминию (1.5 ПДК) в оз. Круглое 2.²

Характеристика водной и прибрежной растительности. Сообщества прибрежной и водной растительности “круглых” озер отличаются крайне низкой видовой насыщенностью. Флористический состав насчитывает лишь восемь видов сосудистых растений. Прибрежная флора представлена видами водно-болотного флористического комплекса, с абсолютным доминированием осок (*Carex rostrata* Stokes, *C. canescens* L., *C. limosa* L., *Caricetum lasiocarpa* Ehrh.). Среди мхов преобладает *Sphagnum riparium* Ångstr. Наличие вдоль береговой линии торфяного сфагново-кустарничкового вала обуславливает присутствие в береговой зоне видов *Betula nana* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench и *Ledum palustre* (L). Водное ядро флоры во всех озерах представлено только одним видом – ежеголовником узколистным (*Sparganium angustifolium* Michx.) водной жизненной формы. Будучи индикатором ультрапресных

² Приказ Минсельхоза России от 13.12.2016 № 552 (ред. от 22.08.2023 г.) “Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения”.

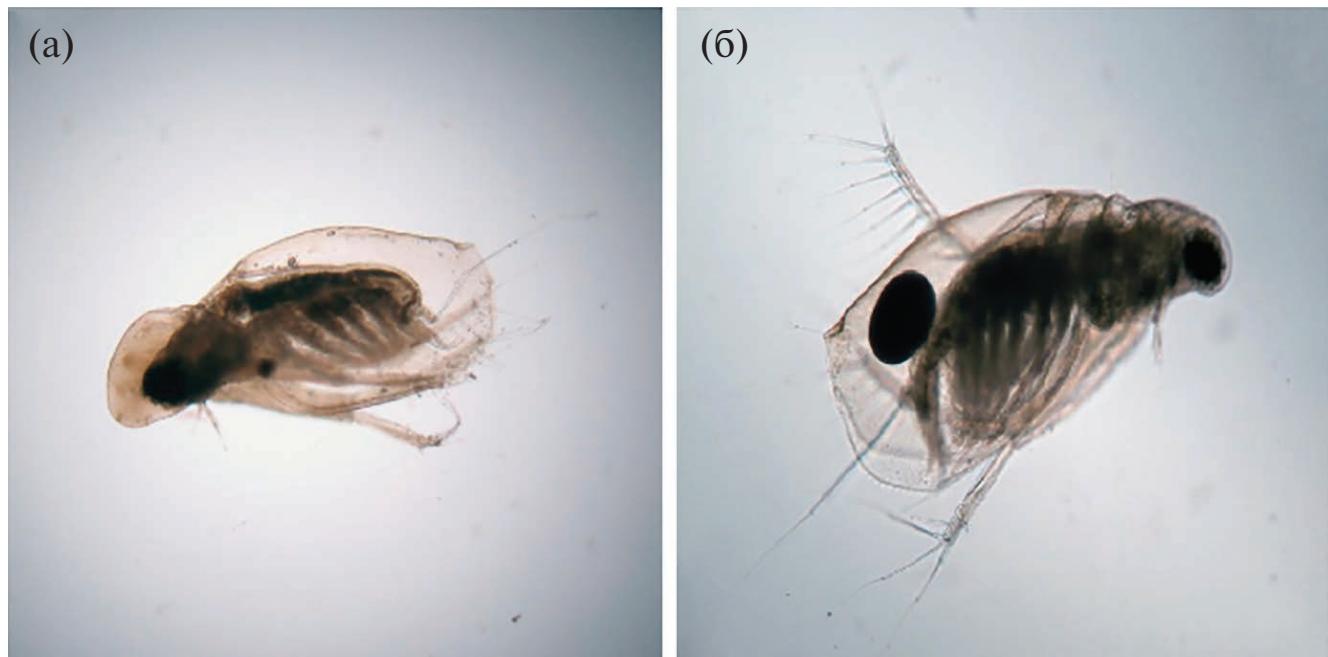


Рис. 2. *Diaphanosoma brachyurum*: а – морфотип, б – типичная форма.

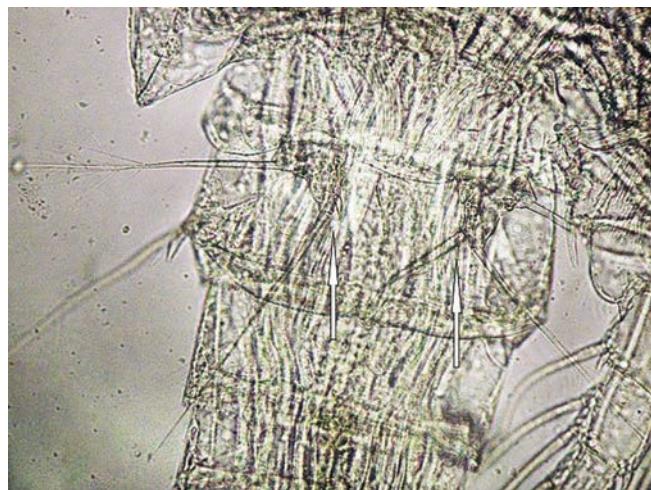


Рис. 3. Пятая пара ног у представителя циклопов рода *Acanthocyclops*. Стрелками указаны прилатки дистального членика P_5 .

олиготрофных вод, растение очень требовательно к прозрачности воды. При снижении прозрачности воды вследствие эвтрофикации водоема ежеголовник узколистный конкурентно вытесняется другими видами погруженных и прибрежно-водных растений. При довольно высокомективном покрытии вида в сообществе (40–90%) плодоносящие особи встречались единично. В фитоценозах ежеголовника, произрастающего на глубинах >0.7 м, растения находились исключительно в вегетативном состоянии.

В целом заросли макрофитов занимают <10% площади акватории. По характеру распределения

растительных сообществ, для описываемых озер характерен поясной (зональный) тип зарастания, при котором пояса зарастания последовательно сменяют друг друга с увеличением (или с уменьшением) глубины воды. Сукцессионный ряд представлен всего двумя типами фитоценозов *Caricetum rostratae* > *Sparganietum angustifolii* Rübel 1928. В оз. Круглое 3 в начале ряда дополнительно появляется *Caricetum lasiocarpa*, что может указывать на более активно протекающие процессы заболачивания в данном водоеме, по сравнению с озерами Круглое 1 и Круглое 2. Во всех рассматриваемых водоемах зарастание идет по классическому типу с преобладанием эндодинамических смен фитоценозов, заполнение котловин происходит в результате торфонакопления.

Характеристика зоопланктона озер. В пробах зоопланктона обследованных озер зарегистрированы 38 видов, относящиеся к 18 семействам трех основных таксономических групп (табл. 3). Наиболее богато представлены группы Cladocera и Rotifera (17 и 16 видов соответственно). В группе Copepoda обнаружено 5 видов. Среди ветвистоусых ракообразных в качественном отношении наиболее богато сем. Chydoridae (8 видов). Среди коловраток наибольшее число видов в семействах Trichocercidae (4) и Synchaetidae (3), в группе веслоногих ракообразных – в сем. Cyclopoidae (3).

При определении видового состава зоопланктона отмечены некоторые таксономические особенности. Так, в пробах не обнаружены представители рода *Daphnia*, характерные для водоемов ЯНАО. Во всех “круглых” озерах наряду с типичным видом *Diaphanosoma brachyurum*

Таблица 3. Таксономический состав и зоогеографическое распределение зоопланктона “круглых” озер Надымского района

Таксон	ЗГ	K 1	K 2	K 3
Rotifera				
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	K	+	+	-
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	K	-	-	+
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	K	+	+	+
<i>Eosphora ehrenbergi</i> Weber	K	-	-	+
<i>Epiphantes senta</i> (Müller)	K	-	-	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	K	-	-	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)	Г	+	+	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	K	+	+	+
<i>Lecane (Monostyla) hamata</i> (Stokes)	K	+	-	
<i>L. (s. str.) ungulata</i> (Gosse)	K	-	+	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	Г	+	+	+
<i>Synchaeta stylata</i> Wierzejski	Г	+	+	
<i>Trichocerca (Diurella) tenuior</i> (Gosse)	K	-	-	+
<i>T. (s. str.) capucina</i> (Wierzejski et Zacharias)	K	-	+	+
<i>T. (s. str.) cylindrica</i> (Imhof)	K	+	-	-
<i>T. (s. str.) longiseta</i> (Schrank)	K	+	+	+
Cladocera				
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	Э, Г, Н, О	+	+	+
<i>Alona guttata</i> Sars	П	+	-	-
<i>Alonella excisa</i> (Fischer)	K	+	+	+
<i>A. nana</i> (Baird)	Г	+	+	+
<i>Alonopsis elongatus</i> Sars	П	+	+	+
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	О, П	-	-	+
<i>Bosmina (B.) longirostris</i> (Müller)	K	-	+	+
<i>Bosmina (E.) coregoni</i> Baird	Г	+	-	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (Müller)	П	+	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (Müller)	K	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	Г	+	+	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	О, П	-	+	+
<i>Limnoides frontosa</i> Sars	П	-	-	+
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars	П	-	-	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	Г	+	-	-
<i>Sida crystallina</i> (Müller)	П	+	+	+
<i>Streblocerus serricaudatus</i> (Fischer)	Г	-	-	+
Copepoda				
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh)	Г	+	+	-
<i>A. capillatus</i> (Sars)	П	+	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	П	+	-	-
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg)	П	-	-	+
<i>Heterocope appendiculata</i> (Sars)	П	-	+	+

Примечание. K1 – оз. Круглое 1, K2 – оз. Круглое 2, K3 – оз. Круглое 3; ЗГ – зоогеографическое распределение, К – космополиты, Г – Голарктическая область; П – Палеарктическая, О – Ориентальная, Э – Эфиопская, Н – Неотропическая. “+” – вид присутствует в пробах, “–” – отсутствует.

Таблица 4. Структурообразующие и доминирующие комплексы зоопланктона “круглых” озер Надымского района

Круглое 1	Круглое 2	Круглое 3
По относительной численности (n_i/N), %		
Молодь Cyclopoida (53)	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (49)	<i>Eudiaptomus graciloides</i> (72)
<i>Keratella cochlearis</i> (13)	Молодь Cyclopoida (31)	
<i>Polyarthra dolichoptera</i> (12)		
По относительной биомассе (b_i/B), %		
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (45)	<i>D. brachyurum</i> (87)	<i>E. graciloides</i> (45)
Молодь Cyclopoida (32)		<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (38)

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминанты.

был зафиксирован “морфотип”, который отличался от первого по форме головного отдела (рис. 2а, 2б). К сожалению, у нас не было цели провести морфо-систематические исследования, которые требуют специальных навыков и знаний. Описание существования одновременно двух “морф” *Diaphanosoma* в доступной литературе нами не обнаружено, определение таксонов проводили по имеющимся ключам и готовым описаниям. При анализе диагностических признаков оба представителя входили в группу видов *D. brachyurum*. В своей монографии Н.М. Коровчинский (2004) отмечал, что *D. brachyurum* – широко распространенный таксон, который объединяет, вероятно, группу близких видов и требует будущей длительной ревизии.

Кроме этого, в оз. Круглое 3 при анализе диагностических признаков у циклопов рода *Acanthocyclops* выявлены особи, которые имели асимметричное строение пятой пары (P_5) торакальных ног (рис. 3). Поскольку анализ проводили на небольшом числе экземпляров, нельзя определить долю особей в популяции циклопов с такими отклонениями.

Для выявления доминантов и структурообразующих видов, а также для оценки условий обитания планктонных сообществ было проведено ранговое распределение видов по их количественным характеристикам (табл. 4). Доминирующие комплексы представлены одним-двумя таксонами, что свидетельствует о наличии сильно лимитирующих факторов среды или экстремальных условий обитания гидробионтов (Одум, 1986; Андроникова, 1996).

Количественное развитие планктонных сообществ в “круглых” озерах в период исследования различалось по численности (рис. 4а) и биомассе (рис. 4б). В оз. Круглое 1 зафиксирована наибольшая суммарная численность зоопланктона, которая достигала 19.6 тыс. экз./м³. В сообществе доминировали веслоногие ракообразные (Сорепода 60%). Основу численности данной группы составляла молодь Cyclopoida (науплии и копеподиты *Acanthocyclops capillatus* и *A. americanus*), их

доля доходила до 99%. Значительную роль в биоценозе играли коловратки (28%), доля кладоцер не превышала 12%. Несмотря на самую высокую численность зоопланктона, в оз. Круглое 1 зафиксирована самая низкая общая биомасса – 106.3 мг/м³. Веслоногие раки занимают второе место по биомассе (34%). Ведущей группой становится Cladocera (60%) с доминирующим видом *Diaphanosoma brachyurum*.

В оз. Круглое 2 общая численность зоопланктона была 14.9 тыс. экз./м³. Лидировали Cladocera (51%), доминировала *Diaphanosoma brachyurum*. Доля веслоногих раков была достаточно высокой – 32%. Подавляющую численность в этой группе также создавала молодь Cyclopoida (98%). Доля коловраток достигала 17%. Общая биомасса планктонного сообщества (391.0 мг/м³) в >3 раза превышала таковую в оз. Круглое 1. Значительная часть биомассы приходилась на Cladocera (88%) с доминирующим видом *D. brachyurum*.

В оз. Круглое 3 суммарная численность зоопланктона достигала лишь 16.4 тыс. экз./м³. Преобладающей группой в сообществе были веслоногие раки (81%), доминировал *Eudiaptomus graciloides*, в популяции которого преобладали (80%) науплиальные и копеподитные стадии. Доля ветвистоусых раков не превышала 14%, а доля коловраток в этом озере была самой низкой – 5%. По суммарной биомассе зоопланктона (603.3 мг/м³) озеро занимало лидирующую позицию. Основу биомассы составляли представители Сорепода (58%) с доминирующим видом *Eudiaptomus graciloides*. Значимость Cladocera в сообществе была также высокой (41%).

Из представленного списка видов зоопланктона 82% относятся к видам-индикаторам сапробности поверхностных вод. Все эти виды распределялись по следующим зонам: ксеносапробные (х–о) – 2.5%; олигосапробные (в том числе о и о–β) – 67%; бета–сапробные (в том числе β–о и β) – 10%; альфа–мезосапробные – 2.5%. Таким образом, по количеству видов и по численности преобладали представители олигосапробной зоны. Рассчитанные индексы сапробности

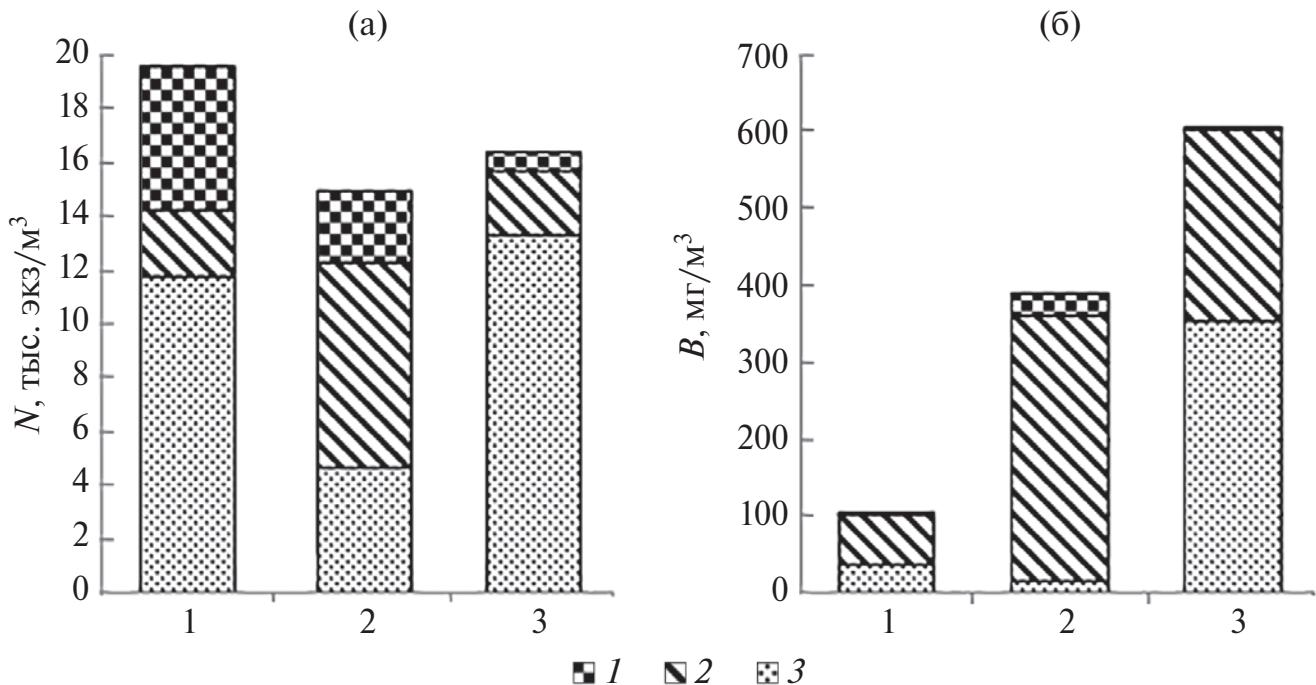


Рис. 4. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона и основных таксономических групп в “круглых” озерах Надымского р-на. 1 – оз. “Круглое 1”; 2 – “оз. Круглое 2”; 3 – “оз. Круглое 3”; 1 – Rotifera; 2 – Cladocera; 3 – Copepoda.

зоопланктона озер Круглое 1, Круглое 2, Круглое 3 по методу Пантле и Букк в модификации Сладечека (Унифицированные..., 1977) составили: 1.26, 1.38 и 1.37 соответственно. Значения индексов соответствуют классу II качества воды и характеризуют ее как “чистая”.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Морфометрия и гидрохимия озер. Особенности морфометрии озер, обусловленные генезисом котловин, оказывают влияние на все биогеохимические процессы в водной массе. Озерные котловины “круглых” озер, имеющие форму конуса с глубинами >10 м, значительно отличаются от типичных малых термокарстовых озер региона, котловины которых имеют форму конуса или параболоида с максимальными глубинами до 3 м (Соромотин и др., 2021). Вследствие малых глубин термокарстовые озера в зимний период промерзают до дна почти по всей акватории, что не наблюдается в “круглых” озерах.

Хотя источником питания для всех озер региона являются преимущественно атмосферные осадки, генезис озерных котловин оказывает значительное влияние на физико-химические показатели озерных вод. Так, донные отложения и берега термокарстовых озер, сформировавшихся в результате заполнения водой депрессий в торфяных залежах при деградации многолетнемерзлых пород, состоят из торфа различной степени разложения. Вследствие этого органическое

вещество озерных вод имеет аллохтонное происхождение и высокую кислотность (Manasypov et al., 2014). Озерное ложе и берега “круглых” озер сложены минеральным грунтом песчаного механического состава. “Круглые” озера расположены на хорошо дренированной второй террасе р. Надым среди сосновых северотаежных лесов на иллювиально-железистых подзолах. Отсутствие органического (торфяного) материала в самих “круглых” озерах и на их водосборных площадях обуславливает их более низкую трофность.

Ионный состав вод “круглых” озер (сульфатный класс) нетипичен для северотаежных озер Западной Сибири, где преобладают озера гидрокарбонатного класса (Кремлева и др., 2018; Мoiseienko и др., 2020; Солдатова и др., 2022; Соромотин и др., 2022). На диаграмме Пайпера (рис. 5) отражены различия в ионном составе вод “круглых” озер и озер различного генезиса на территории Надымского р-на (Кремлева и др., 2018; Солдатова и др., 2022; Соромотин и др., 2022). По сравнению с термокарстовыми и внутриболотными озерами, формирующими за счет вытаивания сегрегационных льдов и питающимися преимущественно талыми снеговыми и дождевыми водами, а также со старичными водоемами, периодически затапливаемыми р. Надым и в значительной степени питающимися подземными водами, “круглые” озера образуют самостоятельную группу.

По описанию И.Л. Кузина (2001), “голубые” озера на севере Западной Сибири характеризуются

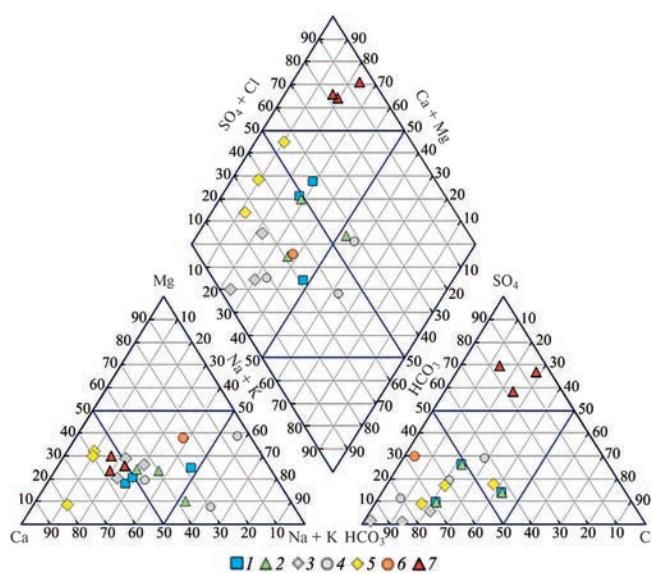


Рис. 5. Ионный состав озер района исследований на диаграмме Пайпера. Использованы данные работы по озерам: болотные озера (1), термокарстовые (2), старичные (3), карьерные (4) (по: Кремлева и др., 2018); 5 – термокарстовые (по: Соромотин и др., 2022), 6 – озеро в бассейне р. Надым (по: Солдатова и др., 2022), “круглые” озера (7) – собственные данные.

незначительным количеством растительности на лitorали, бедным видовым составом рыбы, а также бесцветной водой с высоким содержанием сульфатов. Именно с круговоротом серы при участии цианобактерий связаны аномалии “голубых” озер (Кузин, Яковлев, 2013). Преобладание сульфатов в озерных водах может объясняться наличием морских эвапоритовых отложений (Zak et al., 2021), повсеместно встречающихся в районе исследования. Значительные глубины котловин “круглых” озер вполне могут обеспечивать контакт поверхностных вод с реликтовыми морскими отложениями и способствовать миграции сульфатов в озерные воды. По нашему мнению, “голубые” озера (в понимании И.Л. Кузина) и исследованных нами “круглые” озера тождественны.

Особенности водной и прибрежной растительности. В условиях низкой экологической емкости экотопов олиготрофных озер, слабой изрезанности береговой линии, узкой лitorали и резкого нарастания глубин значительно замедляется скорость зарастания акватории, обедняется видовой состав макрофитов, снижается их ценотическая значимость. Пояса растительности представлены преимущественно сообществами осок и ежеголовника узколистного. В экологическом спектре флоры по отношению к фактору увлажнения преобладают гигрогелофиты и гигрофиты.

Отличительная черта растительного покрова “круглых” озер – массовое произрастание

ультрапресноводного олиго-мезотрофного олигосапробного гидрофита *Sparganium angustifolium*, единственного представителя водного ядра флоры исследуемых водоемов. Широкое распространение этого вида в водоемах данного типа дополнительно свидетельствует о низкой концентрации в водной среде органических веществ естественного происхождения и относительно стабильном содержании кислорода и углекислого газа, что характеризует озерную воду как очень чистую или почти чистую (Свириденко, 2011). Благодаря способности произрастать на глубинах до 1 м (Fuhrmann, 2013), ежеголовник узколистный получает значительное преимущество при освоении незначительных по размерам площадей мелководий “круглых” озер, где проявляет высокую фитоценотическую активность и формирует довольно обширные монодоминантные сообщества по всему периметру водоема.

Особенности зоопланктона озер. Большинство видов, обнаруженных нами в “круглых” озерах, довольно широко распространены на территории ЯНАО. Они отмечены в водоемах Обского севера и Нижней Оби (Семенова и др., 2000; Семенова, Алексюк, 2010), в водоемах и водотоках бассейна рек Харбей, Лонготьеган и Щучья, (Богданов и др., 2005), в водоемах бассейна р. Пур (Богданова, 2010), в оз. Янтарное Надымского р-на (Филатов и др., 2014). Зоопланктон “круглых” озер имеет общие черты с таковым озер Ямала, Гыданского и Тазовского полуостровов (Богданов и др., 2000; Шарапова, Абдуллина, 2004; Богданов и др. 2012; Ермолаева, 2016).

По зоogeографическому распределению фауна зоопланктона озер представлена в основном широко распространенными видами – космополитами (42), палеарктическими (29) и голарктическими (24%) видами. Остальные виды (5%) *Biapertura affinis*, *Disparalona rostrata*, *Acroperus harpae* встречаются в двух и более областях. Вид *A. harpae* отмечен в ориентальной, неотропической и эфиопской областях. По экологической (биотической) приуроченности основу зоопланктона “круглых” озер составляли эупланктонный (40%) и лitorально-фитофильный комплексы (30%).

Постоянно встречались ($p = 100\%$) коловратки *Keratella cochlearis* и *Kellicottia longispina*, из ветвистоусых раков – *Diaphanosoma brachyurum* и *Chydorus sphaericus*. Для *Polyarthra dolichoptera*, *Conochilus unicornis*, *Acroperus harpae*, *Alonella nana*, *A. excise*, *Alonopsis elongates*, *Acanthocyclops capillatus* встречаемость составляла 65–50%, для остальных видов была значительно ниже.

Факт отсутствия представителей рода *Daphnia* в пробах может указывать не только на полное их исчезновение в озерах, но и на малочисленность популяции, из-за которой дафнии не попадали в планктонную сеть. Отсутствие в озерах дафний

Таблица 5. Структурные показатели зоопланктона “круглых” озер Надымского района

Параметр	Круглое 1	Круглое 2	Круглое 3
Rot : Clad : Cop, % n	23	21	28
Rot : Clad : Cop, % N	39 : 48 : 13	43 : 43 : 14	43 : 46 : 11
Rot : Clad : Cop, % B	28 : 12 : 60	18 : 51 : 31	5 : 14 : 81
Rot : Clad : Cop, % B	6 : 60 : 34	8 : 88 : 4	1 : 41 : 58
w	0.0056	0.0260	0.0364
H _N	1.96	1.32	1.22
E	0.62	0.43	0.37
I _{b/p}	0.36	0.49	0.73

Примечание. n – число видов; N – численность; B – биомасса; w, мг – средняя индивидуальная масса зоопланктера (B/N); H_N – Индекс Шеннона; E – Индекс Пиелу; I_{b/p} – Индекс доминирования Бергера–Паркера; Rot – Rotifera, Clad – Cladocera, Cop – Copepoda.

(или их слабое развитие), по нашему мнению, может быть связано с абиотическими, и с биотическими факторами. Так, в “круглых” озерах в период сбора материала pH среды варьировала в пределах 5.2–5.9 единиц. Поэтому, с одной стороны, обилие ветвистоусых раков связано с уровнем кислотности воды, – большинство дафний отсутствуют в озерах с низкими значениями pH. Так, в озерах Канады *Daphnia galeata* L. исчезала при значениях pH 5.5–5.0 (Моисеенко, 2003). *Daphnia cristata* L. в водоемах Дарвинского заповедника предпочитала среду pH не ниже 5.5, но могла единично встречаться и в более кислых водах (Лазарева, 1992; Лазарева, 1994). С другой стороны, отсутствие дафний может быть связано с качеством и количеством кормовых ресурсов (Гиляров, 1987). Невысокие значения перманганатной окисляемости (2.3–4.3 мг O₂/л), биогенных элементов (PO₄³⁻), высокая прозрачность воды (3.3–4.5 м), слабое развитие водной флоры могут указывать на ограничение кормовых возможностей в исследуемых водоемах. Доказано, что при лимитированных трофических условиях и перекрывании ниш мирных зоопланктеров (как дафния и диафанозома), последняя будет вытеснять дафнию, поскольку более конкурентоспособная (Трубецкова, 1988; Бойкова, 2002; Коровчинский, 2004). В “круглых” озерах *Diaphanosoma brachyurum* имела 100%-ную встречаемость и относительно высокое количественное развитие.

Какого-либо описания выявленного нами впервые ассиметричного строения пятой пары (P₅) торакальных ног у циклопов рода *Acanthocyclops* в оз. Круглое 3 в доступной научной литературе не обнаружено. Предположительно, наличие тератологических изменений у представителей Cyclopidae могут быть обусловлены географической изоляцией популяций и воздействием различных экологических факторов. На это указывают и авторы работ по исследованием морфологической изменчивости и уродствам у веслоногих раков *Nagracticoida* (Pandourski,

Evtimova, 2005; Kochanova, Fefilova, 2017). Вполне возможно, что и присутствие в озерах “морфотипа” *Diaphanosoma brachyurum* также обусловлено данными факторами.

Число видов, найденных в озерах, различалось: наименьшее зарегистрировано в оз. Круглое 2 (21 вид), наибольшее – в оз. Круглое 3 (28) (табл. 5). Богатство видов относительно высокое для малых по площади водоемов (Филатов и др., 2014; Ермолаева, 2016). Основу качественного состава планктонных сообществ в каждом озере создавали коловратки и ветвистоусые ракообразные. Рассчитанный индекс фаунистического сходства озер в среднем составил 0.65, что, с одной стороны, подчеркивает определенное единство водных экосистем, с другой – указывает на имеющиеся различия в условиях обитания гидробионтов. Наибольший показатель индекса отмечен для озер Круглое 2 и Круглое 1 (K_{q-c} = 0.71), наименьший (K_{q-c} = 0.50) – для озер Круглое 1 и Круглое 3.

Влияние различных экологических условий в исследуемых озерах проявляется и на структуре планктонных сообществ: соотношениях таксономических групп, индексах биоразнообразия, доминирования и выравненности (табл. 5). Наиболее высокие показатели индекса Шеннона (H_N) (1.96) получены для оз. Круглое 1, минимальные (1.22) – для оз. Круглое 3. Однако это снижение не связано с уменьшением числа видов, а вызвано высоким уровнем доминирования в сообществе (I_{b/p} = 0.73). В целом индекс Шеннона во всех озерах невысокий, что обусловлено доминированием отдельных видов и таксонов в зоопланктонозах. Это подтверждает и индекс выравненности Пиелу, который изменился от 0.62 до 0.37. В оз. Круглое 1 планктонное сообщество более выровнено, чем в двух других озерах.

На наличие экстремальных условий в “круглых” озерах указывают доминирующие комплексы зоопланктона, представленные одним–двумя таксонами. В кислых озерах таким лимитирующим фактором являются низкие величины pH

среды, которые прямо или опосредовано действующие на сообщество. Формирование зоопланктоценоза с двумя эдификаторами в ацидных озерах и высоким уровнем доминирования показано в работах (Лазарева, 1992; Лазарева, 1994). В зоопланктоне “круглых” озер доля доминантов достигала 53–80% суммарной численности и 78–87% суммарной биомассы сообщества. Во всех озерах в доминирующие комплексы по относительной биомассе входил микрофильтратор *Diaphanosoma brachyurum* (38–87%). Известно, что этот вид встречается почти во всех водоемах и толерантен к широкому диапазону рН. Есть данные, что именно в кислых маломинерализованных озерах *D. brachyurum* может составлять основу зоопланкtonных сообществ (Лазарева, 2007; Коровчинский, 2004). Кроме *D. brachyurum*, в доминантный комплекс входили представители *Soperoda* с длительным жизненным циклом и сложным метаморфозом. В озерах Круглое 1 и Круглое 2 – это молодь Cyclopoida (в основном, *Acanthocyclops americanus* и *A. capillatus*), в оз. Круглое 3 – представитель Calanoida, макрофильтратор *Eudiaptomus graciloides*, который лидировал и по численности, и по биомассе. Этот вид тоже толерантен к низким значениям pH среды и может занимать место эдификатора в сообществе зоопланктона. Зоопланктоценозы с доминантом *E. graciloides* часто встречаются, начиная с Крайнего Севера, в тундре и тайге (Пидгайко, 1984), вид отнесен в качестве доминанта и в приполярных прудах Скандинавии (Rautio et al., 2011).

Суммарная численность зоопланктона в исследуемых водоемах варьировала от 14.9 тыс. экз./м³ до 19.6 тыс. экз./м³. Основу количественного развития составляла молодь веслоногих раков, которая доминировала в озерах Круглое 1 и Круглое 3, в оз. Круглое 2 ведущую роль играли ветвистоусые раки (табл. 4). Преобладание молоди веслоногих раков в летний период подтверждено многими публикациями и характерно для большинства водоемов ЯНАО (Богданов и др., 2007, 2000, 2015; Богданова, 2010). Превалирование кладоцер в оз. Круглое 2, возможно, связано с улучшением трофических условий для этой группы. Прозрачность воды в данном озере значительно ниже (3.3 м) по сравнению с озерами Круглое 1 и Круглое 3 (4.5 м и 4.4 м соответственно), что указывает на большее количество взвешенных органических веществ, которое положительно коррелирует с численностью кладоцер-фильтраторов (Иванова, Телеш, 2004).

Основу биомассы планктонных сообществ “круглых” озер составляли ветвистоусые раки, с доминированием в озерах Круглое 1 и Круглое 2. Следует отметить, что во внутренних не-пойменных водоемах Ямала, Тазовского и Гыданского полуостровов в весенний и летний периоды характерно доминирование *Soperoda* и *Rotifera*

по численности и биомассе (Богданов и др., 2000; Шарапова, Абдуллина, 2004). Суммарная биомасса зоопланктона в “круглых” озерах варьировала от 106.3 мг/м³ до 603.3 мг/м³, что, согласно стандартным классам биологических показателей озер (“шкала трофности”, Китаев, 2007), позволяет отнести озера Круглое 1 и Круглое 2 к ультраприлиготрофному типу, а оз. Круглое 3 к олиготрофному типу водоемов.

Низкие показатели биомассы зоопланктона в оз. Круглое 1 связаны со значительным преобладанием мелких форм, что приводит к уменьшению средней индивидуальной массы зоопланктеров. В отличие от двух других озер, структурообразующий комплекс оз. Круглое 1 представлен молодью Cyclopoida с самым высоким уровнем доминирования по численности (53%) и коловратками *Keratella cochlearis* (13) и *Polyarthra dolichoptera* (12). В результате средняя масса зоопланктера была 0.0056 мг, что значительно ниже относительно других озер (табл. 5). Такое “измельчение” зоопланктона часто связывают с очень низкими кормовыми ресурсами и с прессом рыб-планктофагов (Гиляров, 1987; Биотические..., 1993). За несколько летних и зимних сезонов нами не обнаружено присутствие рыбы в “круглых” озерах. В то же время, в озерах отмечено значительное количество личинок стрекоз (Odonata) и имаго жуков (Coleoptera, сем. Dytidae), в планктонных пробах попадались личинки рода *Chaoborus*, которые по прессу на зоопланктон вполне могли заменить рыбу. В научных публикациях имеется достаточно данных, что личинки различных таксонов насекомых при высокой численности очень эффективно потребляют зоопланктон, меняя его структуру, и могут составить существенную конкуренцию рыбам (Николаев, 1986; Гиляров, 1987; Семенченко и др., 2013). Особенно велико влияние личинок хаоборусов на планктонных ракообразных в небольших безрыбных водоемах (Биотические..., 1993). По некоторым данным (Коровчинский, 2004), личинки могут почти полностью уничтожить популяции ряда видов кладоцер. Более высокая численность коловраток в первом озере может быть связана с тем, что личинки хаоборуса в первую очередь поедают ракообразных, и, в меньшей степени, коловраток (Николаев, 1986). Кроме этого, при элиминации раков-фильтраторов улучшаются пищевые условия для коловраток, что также приводит к повышению их численности. На элиминацию крупных особей Cladocera могут указывать средние линейные размеры доминирующего во всех озерах вида *Diaphanosoma brachyurum*. В оз. Круглое 1 размеры рака достигали 0.677 мм, в озерах Круглое 2 и Круглое 3 показатели были выше – 0.757 мм и 1.001 мм соответственно. Безусловно, для подтверждения таких выводов необходимы дополнительные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что “круглые” озера нижнего течения р. Надым обладают набором уникальных характеристик, выделяющих их среди прочих водоемов региона. Установление факторов формирования своеобразного гидрохимического состава природных вод “круглых” озер бассейна р. Надым требует дальнейшего изучения. До сих пор нет единого мнения о генезисе этих уникальных водоемов. Широкое распространение ультрапресноводного олиго-мезотрофного олигосапробного гидрофита *Sparganium angustifolium*, формирующего довольно обширные монодоминантные сообщества по всему периметру “круглых” озер, характеризует озерную воду как очень чистую или чистую. Несмотря на значительное сходство “круглых” озер по морфометрии, гидрохимическому составу воды, населению зоопланктона и фитоценозу, экологические условия этих озер неоднородны, что отражается на видовом составе и структуре сообществ водных беспозвоночных. Зоопланктон озер представлен в основном космополитами. В пробах, собранных с озер, не обнаружены представители рода *Daphnia*. В планктонных сообществах сформировались доминантные комплексы, представленные одним—двумя таксонами с высоким уровнем доминирования, доминируют *Diaphanosoma brachyurum*, *Eudiaptomus graciloides* и молодь Cyclopoida. По уровню развития общей биомассы зоопланктона озера относятся к ультра- и олиготрофному типам. В планктонных сообществах преобладают виды—индикаторы олигосапробной зоны. Индекс сапробности соответствует II классу воды, что характеризует ее как “чистая”. Во всех исследованных озерах впервые зафиксирован “морфотип” *Diaphanosoma brachyurum*, в оз. Круглое 3 у циклопов обнаружена асимметрия в строении пятой пары (P_5) торакальных ног.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Департамента внешних связей Ямalo-Ненецкого автономного округа в рамках Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра мирового уровня (договор ЗП/00068-23/2 от 14.03.2023) и в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № FWRZ-2021-0006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агбалян Е.В., Колесников Р.А., Красненко А.С. и др. 2019. Оценка качества природных вод на научных полигонах Ямalo-Ненецкого автономного округа (Пуровский, Тазовский, Шурышкарский, Полярно-Уральский) // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. № 6. С. 6.

- Алекин О.А.* 1953. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат.
- Андроникова И.Н.* 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.
- Бакаева Е.Н., Никаноров А.М.* 2006. Гидробионты в оценке качества вод суши. М.: Наука.
- Балушкина Е.В.* 1979а. Зависимость между длиной и массой тела у планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т. С. 58.
- Биотические взаимоотношения в экосистеме озер-питомников. 1993. СПб: Гидрометеиздат. С. 349.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Мельниченко И.П.* 2000. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Головатин М.Г. и др.* 1997. Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. Екатеринбург: Изд-во УРЦ “Аэрокосмоэкология”.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др.* 2005. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготьеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Мельниченко И.П. и др.* 2012. Проблемы охраны биоресурсов при обустройстве Бованенковского газоконденсатного месторождения // Экономика региона. № 4. С. 68.
- Богданов В.Д., Степанов Л.Н., Богданова Е.Н. и др.* 2015. Оценка современного состояния водных экосистем и проблемы охраны биологических ресурсов при обустройстве Круженштернского ГКМ // Экономика региона. № 3. С. 266.
- Богданова Е.Н.* 2006. К изучению зоопланктона Ямала. Зоопланктон р. Надуйхи (Средний Ямал) // Науч. вестн. Ямalo-Ненецкого автономного округа. № 6(43). Ч. 1. С. 67.
- Богданова Е.Н.* 2009. К изучению зоопланктона Ямала. Зоопланктон бассейна р. Харасавэяхи, средний Ямал // Науч. вестн. Ямalo-Ненецкого автономного округа. № 1(63). С. 9.
- Богданова Е.Н.* 2010. К изучению зоопланктона Западной Сибири (зоопланктон р. Евояхи, бассейн р. Пур) // Науч. вестн. Ямalo-Ненецкого автономного округа. № 1(64). С. 40.
- Богословский Б.Б.* 1960. Озероведение. М.: МГУ.
- Бойкова О.С.* 2002. Экспериментальное исследование индивидуального роста и основных характеристик жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Branchiopoda, Sididae) из. Глубокого // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 8. С. 112.
- Гиляров А.М.* 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука.

- Григорьев С.В.* 1959. О некоторых определениях и показателях в озероведении // Тр. Карельск. филиала АН СССР. № 18.
- Деревенская О.Ю.* 2015. Методы оценки качества вод по гидробиологическим показателям: учебно-методическая разработка по курсу "Гидробиология". Казань: КФУ.
- Ермолаева Н.И.* 2016. Зоопланктон разнотипных водоемов полуострова Ямал в 2015 году // Науч. вестн. Ямalo-Ненецкого автономного округа. № 2. С. 56.
- Иванов П.В.* 1948. Классификация озер мира по величине и по средней глубине // Науч. Бюл. ЛГУ. № 21. С. 29.
- Иванова М.Б.* 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР.
- Иванова М.Б., Телеш И.В.* 2004. Сезонная и межгодовая динамика коловраток и ракообразных // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Науч. мир. С. 71.
- Измайлова А.В.* 2016. Водные ресурсы озер Российской Федерации // География и природные ресурсы. № 4. С. 5.
- Катанская В.М.* 1981. Высшая водная растительность континентальных водоемов. СССР. Методы изучения. Л.: Наука.
- Китаев С.П.* 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 209.
- Кононова О.Н., Фефилова Е.Б.* 2018. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона европейского севера России. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН.
- Коровчинский Н.М.* 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Тов-во науч. издан. КМК.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др.* 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 2. М.: Тов-во науч. издан. КМК.
- Кремлева Т.А., Южанина А.А., Печкин А.С., Агбалиян Е.В.* 2018. Экологическое состояние и основные факторы формирования химического состава малых озер Надымского района // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. Экология и природопользование. Т. 4. № 4. С. 33.
- Кузин И.Л.* 2001. Голубые озера областей гумидного климата // Изв. РГО. Т. 133. № 3. С. 44.
- Кузин И.Л., Яковлев О.Н.* 2013. О происхождении заисленных "Голубых" озер в гумидной зоне // Записки Горного института. Т. 203. С. 178.
- Лазарева В.И.* 1992. Особенности экологии ветвистоусых ракообразных в ацидных озерах юга Вологодской области // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 100.
- Лазарева В.И.* 1994. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении // Структура и функционирование экосистем ацидных озер. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 70(73). СПб.: Наука. С. 150.
- Лазарева В.И.* 2007. Жизненный цикл, динамика популяции *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), распространение видов рода *Diaphanosoma*, их значение в сообществах зоопланктона водоемов бассейна Верхней Волги // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Матер. Всерос. конф. Ин-та биологии внутр. вод РАН. С. 276.
- Моисеенко Т.И.* 2003. Закисление вод: факторы, механизмы и экологические последствия. М.: Наука.
- Моисеенко Т.И., Дину М.И., Гашкина Н.А. и др.* 2020. Геохимические закономерности распространения элементов в водах озер арктических регионов // Геохимия. Т. 65. № 6. С. 521.
- Николаев И.И.* 1986. Хищный меропланктон и его трофическое значение в лимнологических экосистемах // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах. Сб. трудов. Вып. 252. Л.: ГосНИОРХ. С. 51.
- Одум Ю.* 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 376 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. 2010. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. 1994. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. 1995. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Папченков В.Г.* 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ.
- Песенко Ю.А.* 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука.
- Пидгайко М.Л.* 1984. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука.
- Природа Ямала. 1995. Екатеринбург: Наука.
- Речкалов В.В.* 2000. Состав и особенности функционирования зимних сообществ зоопланктона озер различной минерализации: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург.
- Ривьер И.К.* 2012. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Издатель Пермяков С.А.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983. Л.: Гидрометеоиздат.
- Свириденко Б.Ф., Мамонтов Ю.С., Свириденко Т.В.* 2011. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины. Омск: Амфора.

- Семенова Л.А., Алексюк Б.А.* 2010. Зоопланктон Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: Ин-т проблем освоения Севера СО РАН. № 10. С. 156.
- Семенова Л.А., Алексюк Б.А., Дергач С.М., Лелеко Т.И.* 2000. Видовое разнообразие водоемов Обского севера // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН. Вып. 1. С. 127.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И., Бусева Ж.Ф., Палаши А.Л.* 2013. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа. Минск: Беларусь. Навука.
- Солдатова Е.А., Иванова И.С., Колубаева Ю.В. и др.* 2022. Особенности формирования химического состава поверхностных вод арктических территорий Западной Сибири // Геохимия. Т. 67. № 11. С. 1142.
- Соромотин А.В., Демидова В.Р., Приходько Н.В., Сизов О.С.* 2021. Морфометрические характеристики малых термокарстовых озер низовий реки Таз // Современные исследования трансформации криосферы и вопросы геотехнической безопасности сооружений в Арктике. С. 394.
- Соромотин А.В., Сизов О.С., Приходько Н.В. и др.* 2017. Морфометрические характеристики и гидрохимические особенности голубых озер Надым-Пурговского междуречья // Науч. вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа. № 3. С. 42.
- Соромотин А.В., Приходько Н.В., Сизов О.С. и др.* 2022. Геоэкологическая оценка состояния термокарстовых озер Западной Сибири в зоне влияния арктического города (на примере Надыма) // Географ. вестн. № 2(61). С. 90.
- Столбунова В.Н.* 2006. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука.
- Телеш И.В.* 2006. Видовое разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в озерах, реках и эстуариях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 42 с.
- Трубецкова И.Л.* 1988. Количественные показатели питания некоторых представителей озерного зоопланктона // Докл. АН БССР. Т. 32. № 11. С. 1047.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. Изд. 3. 1977. М.: СЭВ. С. 191.
- Филатов А.Ю., Тунев В.Е., Матковский А.К. и др.* 2014. Ихиофауна озера Янтарное Надымского района Ямalo-Ненецкого автономного округа в условиях предстоящей рекреации водоема // Вестн. рыболовства и хозяйства. Т. 1. № 2. С. 66.
- Чеботарев А.И.* 1953. Гидрология суши и расчеты речного стока. Л.: Гидрометеоиздат.
- Шарапова Т.А., Абдуллина Г.Х.* 2004. К изучению водных беспозвоночных южных тундр Западной Сибири // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 5. С. 97.
- Berger W.H., Parker F.L.* 1970. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. V. 168. № 3937. P. 1345.
- Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF). 2013. Arctic Biodiversity Assessment: Report for Policy Makers. CAFF. Akureyri. Iceland.
- Fuhrmann K.* 2013. Die Verbreitung des Schmalblättrigen Igelkolbens (*Sparganium angustifolium*) in den Heidegebieten Nordwestdeutschlands, der Niederlande und Belgiens // DROSERA-Naturkundliche Mitteilungen aus Norddeutschland. V. 2011. № 1/2. P. 63.
- Kling G.W.* 2009. Lakes of the Arctic // Encyclopedia of inland waters. Elsevier, Oxford. V. 2. P. 577.
- Kochanova E.S., Fefilova E.B.* 2017. Morphological variability and teratology of Palearctic freshwater Harpacticoida (Crustacea: Copepoda) // Invertebrate Zool. V. 14. № 2. P. 148.
- Manasypov R.M., Pokrovsky O.S., Kirpotin S.N., Shirokova L.S.* 2014. Thermokarst lake waters across the permafrost zones of western Siberia // The Cryosphere. V. 8. № 4. P. 1177.
- Pandourski I., Evtimova V.* 2005. Teratological morphology of copepods (Crustacea) from Iceland // Acta zool. Bulgarica. V. 57. № 3. P. 305.
- Rautio M., Dufresne F., Laurion I. et al.* 2011. Shallow freshwater ecosystems of the circumpolar Arctic // Ecoscience. V. 18. № 3. P. 204.
- Schartau A.K., Mariash H.L., Christoffersen K.S. et al.* 2022. First circumpolar assessment of Arctic freshwater phytoplankton and zooplankton diversity: Spatial patterns and environmental factors // Freshwater Biol. V. 67. № 1. P. 141.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13783>
- Shannon C.E., Weaver W.* 1949. The mathematical theory of communication. Urbana: The University of Illinois Press.
- Sobko E.I., Shirokova L.S., Klimov S.I. et al.* 2023. Environmental factors controlling zooplankton communities in thermokarst lakes of the Bolshezemelskaya tundra permafrost Peatlands (NE Europe) // Water. V. 15. P. 511.
<https://doi.org/10.3390/w15030511>
- Swadling K.M., Pienitz R., Nogrady T.* 2000. Zooplankton community composition of lakes in the Yukon and Northwest Territories (Canada): relationship to physical and chemical limnology // Hydrobiologia. V. 431. № 2–3. P. 211.
- Zak D., Hupfer M., Cabezas A. et al.* 2021. Sulphate in freshwater ecosystems: A review of sources, biogeochemical cycles, ecotoxicological effects and bioremediation // Earth-Science Reviews. V. 212.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103446>

Habitat and Features of Development of Plankton Communities in the Unique “Round” Lakes of the Nadym River Basin (Western Siberia)

A. V. Soromotin^{1,*}, O. A. Alyoshina¹, M. A. Shumilov¹, N. V. Prikhodko¹,
S. A. Nikolaenko², M. A. Kulikova¹

¹University of Tyumen, Tyumen, Russia

²Tyumen Scientific Centre of Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia

*e-mail: asoromotin@mail.ru

The article discusses morphometry, hydrochemistry, zooplankton and macrophytes of three unique “round” lakes of the Nadym River basin (Western Siberia, Yamal-Nenets Autonomous Okrug). Significant depths, weak lakeshore angularity, zero color of water and predominance of sulfates in the ionic composition are atypical for the northern taiga lakes of Western Siberia. Coastal aquatic vegetation is characterized by extremely low species richness with dominance of *Sparganium angustifolium*, which is an indicator of high-transparent ultrafresh oligotrophic waters. Dominant complexes were formed in planktonic communities represented by 1–2 species with a high level of dominance. According to the level of development of total zooplankton biomass the lakes belong to the ultra- and oligotrophic types.

Keywords: “round” lakes, zooplankton, subarctic lakes, macrophytes, hydrochemistry, Western Siberia

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5

ИССЛЕДОВАНИЯ ЗООБЕНТОСА СРЕДНИХ И МАЛЫХ РЕК БАССЕЙНА НИЖНЕЙ ВОЛГИ (ОБЗОР)

© 2024 г. Л. В. Головатюк^{a, b, *}, В. А. Гусаков^a

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^bСамарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

*e-mail: gollarisa@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2023 г.

После доработки 23.03.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

Дан обзор исследований макрообентоса и мелобентоса средних и малых рек бассейна Нижней Волги. Изучение макрообентоса в этом регионе в основном было направлено на определение таксономического разнообразия, количественных показателей и закономерностей формирования донных сообществ под влиянием природных и антропогенных факторов. Начиная с конца XVIII в. постепенно расширялись задачи исследований от инвентаризационно-фаунистических до определения количественных, структурных и функциональных характеристик сообществ. Изученность макрообентоса рек рассмотрена с учетом особенностей его развития в различных природно-климатических зонах бассейна Нижней Волги: лесостепной, степной и полупустынной и принадлежности рек к бассейнам Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Во всех природно-климатических зонах наиболее полно исследованы средние реки, сведения о зообентосе большинства малых водотоков зачастую отсутствуют или отрывочны. До настоящего времени почти не изученными в средних и малых реках остаются сообщества мелобентоса. На современном этапе большое внимание уделяется зональному распределению макрообентоса. Перспективным направлением является изучение функциональных особенностей мелобентоса и макрообентоса.

Ключевые слова: притоки р. Волги, макрообентос, мелобентос, обзор исследований

DOI: 10.31857/S0320965224060085, **EDN:** WYFTYW

ВВЕДЕНИЕ

Значение средних и малых рек трудно переоценить, поскольку именно они формируют ресурсы, водный и гидрохимический режимы крупных водных артерий (Аполлов, 1963; Малые..., 1994, 1998; Вода..., 2000). Так, на долю только малых водотоков в бассейне р. Волги приходится ~97% общей длины речной сети (Основные..., 2015).

Одной из наиболее важных жизненных форм, населяющих лотические экосистемы, является зообентос. Донные беспозвоночные активно вовлечены в трофические сети, будучи массовыми потребителями первичного звена биотических сообществ (Монаков, 1998; Hakenkamp, Morin, 2000; Schmid-Araya et al., 2002; Курашов, 2007; Gladyshev, et al., 2009; Zinchenko et al., 2014; Golovatyuk et al., 2018). Практическое значение зообентоса обусловлено его ролью в питании бентосоядных рыб, наземных и водоплавающих птиц (Попченко, 1988; Попченко, 2001a; Andrei et

al., 2009; Weber, Traunspurger, 2014; Miranda et al., 2019). Донные беспозвоночные широко используются как индикаторы качества воды лотических и лентических экосистем (Палий, 1961; Woodowiiss, 1964; Драчев, 1964; Финогенова, Алимов, 1976; Винберг и др., 1977; Тодераш, 1984; Баканов, 2000, 2004; Балушкина, 2002; Шитиков и др., 2003; Левич, Булгаков, 2004; Семенченко, 2004; Haegerbaumer et al., 2017; Курашов, Дудакова, 2018) и принимают активное участие в процессах самоочищения водоемов (Алимов, 1968; Островумов, 2004; Зинченко и др., 2007б). В последние десятилетия возрос интерес к отдельным представителям макрообентоса в контексте проблемы биологических инвазий (Филинова и др., 2008; Яковлева, 2010; Kurina et al., 2023).

Начало исследованию зообентоса лотических экосистем средних и малых рек бассейна Нижней Волги было положено в конце XVIII в. и связано с работой П.С. Палласа (1773); планомерные и систематические работы на водотоках данного типа

в разных регионах мира развернуты уже в XX в. (Бенинг, 1924; Жадин, 1950; Винберг и др., 1977; Vannote et al., 1980; Зимбалевская, 1981; Балушкина, 1987; Богатов, 1994; Леванидов, 1976) и продолжаются по настоящее время (Ахметзянова, Яковлев, 2003; Яковлев, 2003; Экологическое..., 2003; Жгарева, Щербина, 2003; Безматерных, 2008; Кондратьева, Назарова, 2011; Прокин, 2008; Холмогорова, 2009; Чебанова, 2009; Яныгина, 2014; Крылов и др., 2015; Палатов и др., 2018; Барышев, 2020; Golovatyuk et al., 2020; Loskutova, Baturina, 2022; Aras, Findik, 2023).

Учитывая экосистемное и прикладное значение зообентоса, одна из задач гидробиологов – проведение исторического обзора изученности этой группы гидробионтов в разных регионах мира, в том числе в средних и малых реках бассейна Нижней Волги, с целью подведения итогов работ за более чем 100 лет и определения перспектив исследований.

Характеристика региона исследований. К бассейну Нижней Волги относили участок от устья р. Камы до впадения р. Волги в Каспийское море (Балабанов и др., 2000; Вода..., 2000; Основные..., 2015). В пределы бассейна входят часть Куйбышевского водохранилища, Саратовское и Волгоградское водохранилища, Ахтубинская пойма и дельта р. Волги. Водохранилища служат бассейнами для средних и малых рек региона. Кроме того, в формальные границы бассейна Нижней Волги входят реки внутреннего стока, впадающие в оз. Эльton (Основные..., 2015) (рис. 1).

В р. Волгу и ее водохранилища впадает 26 000 рек (Балабанов и др., 2000), из которых по территории бассейна Нижней Волги протекает 10 475 водотоков общей длиной 62 499 км. Основная доля речной сети (97%) приходится на малые реки длиной <25 км. Большинство главных притоков Нижневолжского бассейна впадает в р. Волгу с левого берега. Средняя густота речной сети составляет 0.14 км/км², изменяясь в разных частях бассейна Нижней Волги: от 0.35 км/км² до 0.01 км/км². Она плавно уменьшается с севера на юг под влиянием нестабильности составляющих водного баланса территории и азональных факторов. В южной части бассейна ее значения близки к нулю (Основные..., 2015).

Значительная протяженность региона обуславливает существенные различия климатических характеристик. Средняя годовая температура воздуха в пределах бассейна изменяется от 3.0°C до 9.5°C, возрастая к югу. Осадки также распределены неравномерно, годовые суммы уменьшаются с севера на юг с 600 мм до ≤20 мм (Основные..., 2015). Таким образом, на территории бассейна создаются благоприятные условия для проявления широтной биосферной закономерности. Она выражена в широтной биоклиматической

азональности, обусловленной возрастанием с севера на юг притока тепла к земной поверхности при одновременном уменьшении увлажнения в том же направлении. Четко выраженная смена природных зон от лесостепной до полупустынной – характерная черта климата бассейна Нижней Волги (Основные..., 2015) (рис. 1).

Историю исследований зообентоса рек региона описывали на основе их деления на средние и малые. К средним относили реки с площадью водосбора от 2000 до 50 000 км², к малым – от 10 км² до 2000 км² (Антимонов, 1950). В настоящей работе не рассматриваются ручьи – водные объекты с площадью водосбора <10 км².

Исследования макрозообентоса средних и малых рек бассейнов Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ

Вплоть до середины XVIII в. работы по изучению макрозообентоса средних и малых рек бассейна Нижней Волги не проводили. Первое упоминание о донных обитателях водотоков встречается в работе П.С. Палласа (1773), в рамках “комплексного описания природы Российской империи во всем ее необозримом многообразии”. По результатам исследований описаны неидентифицированные находки моллюсков вдоль рек Сок, Большой Кинель, Самара и их притоков (Паллас, 1773).

Более подробные научные сведения о фаунистическом составе донных сообществ лотических систем этого типа получены в начале XX в. русским гидробиологом А.Л. Бенингом. Долгие годы он руководил Волжской биологической станцией, созданной для изучения состояния волжской промысловой ихтиофауны, и занимался исследованием фауны р. Волги и ее основных притоков. В этот период (I этап) впервые исследовали средние реки степной и полупустынной природно-климатических зон в районе современного расположения Саратовского и Волгоградского водохранилищ: Самара, Большой Иргиз, Еруслан и впадающие в него малые водотоки (табл. 1). На основе собранного материала в составе макрозообентоса русла р. Самара выявлено 30 таксонов, р. Большой Иргиз – 23, р. Еруслан – 15, в притоках р. Еруслан (Соленая Куба, Белая Куба) – 3. Среди выявленных видов отмечены гидры, губки, мшанки, олигохеты, моллюски, ракообразные, клещи, жуки, личинки хирономид и поденок. Кроме указанных таксонов, В.А. Линдгольм приводит для рек Самара и Еруслан два вида моллюсков из родов *Viviparus* и *Bithynia* (Бенинг, 1924; Справочник..., 1934). А.Л. Бенинг характеризовал фауну Еруслана и его притоков как бедную в качественном и количественном отношении. В то же время, прибрежная фауна

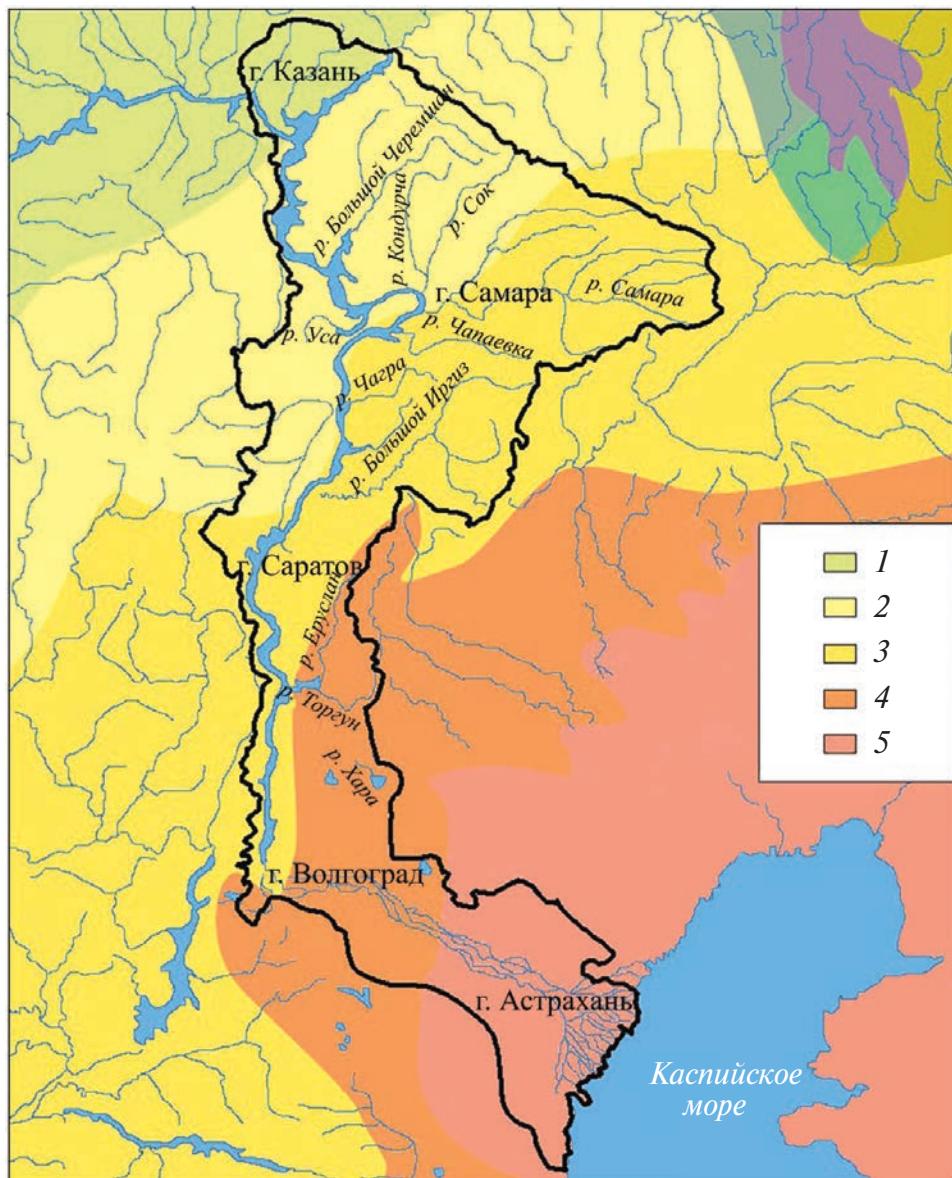


Рис. 1. Карта-схема бассейна Нижней Волги с указанием границ природно-климатических зон (по: Физико-географическое..., 1968; Мильков, Гвоздецкий, 1976). 1 – лесная зона, 2 – лесостепная, 3 – степная, 4 – полупустынная, 5 – пустынная. Границы бассейна Нижней Волги даны по: (Основные..., 2015).

р. Еруслан и впадающих в него рек, в связи с богатством водной растительности, была разнообразнее населения русла. В донных отложениях главной реки и ее притоков (Соленая Куба, Белая Куба, Торгун и Таловка) описаны находки 33 таксонов макрозообентоса, в число которых входили олигохеты, ракообразные, паукообразные, клещи, жуки, клопы, ручейники и личинки двукрылых. Установлено, что в донных сообществах всех обследованных рек преобладали таксоны, характерные для малопроточных и стоячих водоемов (Справочник..., 1934).

Следует констатировать, что описанный период изучения сообществ макрозообентоса лотических систем носил инвентаризационно-фаунистический

характер, поскольку обработку проб проводили, чаще всего, без учета данных по численности и биомассе гидробионтов, без анализа структурных показателей донных сообществ.

Работы, выполненные после образования в 1957 г. Куйбышевской биологической станции, можно считать началом II этапа исследований рек бассейна Нижней Волги. В связи с развитием судоходства, которое повлекло за собой вселение чужеродных видов, и целенаправленной интродукцией ряда беспозвоночных из Каспийского моря, большое внимание уделялось изучению макрозообентоса устьевых участков рек и влиянию на аборигенные сообщества видов-вселенцев. Так, с 1970 по 1981 гг. была исследована фауна рек

Таблица 1. Список исследованных рек в разных природно-климатических зонах и их принадлежность к бассейнам водохранилищ

Зона	Реки
Лесостепная	<p>Куйбышевское водохранилище</p> <p>Уса, Муранка, Маза, Тайдаков, Тишерек, Теренгулька</p> <p>Саратовское водохранилище</p> <p>Большой Кинель*, Кондурча, Сок, Аманак, Анлы, Байтуган, Буян, Бурачка, Дерягаль, Запрудка, Камышла, Крымза, Курумоч, Липовка, Малый Сок, Сарбай, Сосновка, Сургут, Талкыш, Тергала, Тростянка, Тукшумка, Турханка, Хорошенькая, Черновка, Чесноковка, Шлама, Шунгут</p>
Степная	<p>Большой Иргиз, Самара, Чагра, Чапаевка, Большая Вязовка, Большая Глушица, Большой Толкай, Безенчук, Ветлянка, Винная, Вязовка, Домашка, Домашка 1, Егинская, Ерыкла, Журавлиха, Гусиха, Камышла 1, Карапык, Кондузла, Кочевная, Кутулук, Кутуруша, Малая Вязовка, Петровка, Печинка, Сухая Вязовка, Съезжая, Таволжанка, Тепловка, Тростянка, Черная, Чувайка, Ягалей, Тарлык, Кочетная</p> <p>Волгоградское водохранилище</p>
Полупустынная	<p>Еруслан, Торгун, Бизюк, Водянка, Гашон, Горькая, Жидкая Солянка, Куба, Отрожина, Соленая Куба, Солянка 1, Солянка 2, Солянка 3, Яма, Яма 1</p> <p>Озеро Эльтон</p> <p>Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Малая Саморода, Большая Саморода</p>

Примечание. *Жирным шрифтом выделены средние по размеру реки.

степной зоны: Малый Иргиз, Большой Иргиз и Чагра (Бородич, Гавлена, 1970; Бородич, Лавров, 1983). В донных сообществах р. Чагра зарегистрировано 54 вида, р. Большой Иргиз – 52 вида. В обеих реках наибольшим фаунистическим богатством характеризовались личинки хирономид, олигохеты и ракообразные. Всего в донных сообществах рек, включая Малый Иргиз, было отмечено 13 видов понто-каспийских ракообразных (Бородич, Лавров, 1983). На этом этапе также изучали количественные показатели гидробионтов и описывали структурные характеристики бентоценозов.

Третий этап (III) исследований, характеризующийся планомерным и систематическим изучением макрозообентоса средних и малых рек бассейна Нижней Волги, во многом связан с деятельностью Института экологии Волжского бассейна РАН, образованном в 1987 г. После заполнения в 1950-х годах на р. Волге Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ возникла необходимость изучения биологических процессов, протекающих не только в самих водохранилищах, но и в их притоках. Были поставлены задачи исследования состояния промысловой ихтиофауны и кормовой базы рыб-бентофагов, а также оценки биоразнообразия гидробиологических сообществ и антропогенного воздействия на водные экосистемы.

В период с 1987 по 1990 гг. в рамках мониторинга осуществляли отбор проб в малых водотоках лесостепной природно-климатической зоны. Установлено попарное таксономическое сходство фауны рек, впадающих в верховья главной реки

(реки Камышла, Сосновка), с одной стороны, и ее нижнем течении (реки Черновка, Хорошенькая) – с другой, что обусловлено как различиями уклонов рек, так и антропогенным воздействием (Зинченко, 1994; Зинченко, Головатюк, 2000).

Начиная с 1990 г., с целью изучения донных сообществ реки с ненарушенным гидрологическим режимом, проводили экспедиционные работы в средней лесостепной р. Сок. В ходе многолетних исследований (1990–1993, 1995, 1998, 1999, 2007 годы) выявлено значительное (268 видов) таксономическое разнообразие макрозообентоса. Прослежено постепенное изменение облика фауны от истока к устью реки от преобладания лито- и оксиреофильных видов в верхнем течении, пелореофильных – в среднем и лимнофильных – в нижнем течении. В зоне ритрали наиболее разнообразны хирономиды подсемейств Diamesinae, Prodiamesinae, Orthocladiinae, поденки, ручейники, веснянки, в зоне потамали по числу видов лидируют хирономиды подсемейства Chironominae, моллюски и олигохеты. Показано, что в зоне выклинивания подпора видовое разнообразие, численность и биомасса макрозообентоса существенно возрастают, по сравнению с другими участками реки, в связи с проникновением видов из Саратовского водохранилища (Головатюк, 2011а, 2011б). Изучены концептуальные особенности распределения гидробионтов по профилю средней не зарегулированной реки с использованием многомерных статистических методов (Шитиков, Зинченко, 2014) установлен континуальный характер изменчивости фауны

с выделением барьеров, где происходит смена экоформ (Шитиков, Зинченко, 2014).

Параллельно исследованиям р. Сок изучали донные сообщества степной зарегулированной р. Чапаевка в связи с экстремальным загрязнением ее нижнего течения. Было зарегистрировано 259 видов, на основе структуры популяций которых выявлены изменения бентоценозов в условиях крайне низкой проточности, эвтрофикации и токсификации. В связи с равнинным характером и зарегулированием реки, участки которой почти на всем протяжении относятся к зонам потамали, макрозообентос представлен преимущественно лимнофильными видами, реофильные сообщества сохранились лишь локально в верхнем течении. При эвтрофировании наблюдается выпадение из состава фауны немногочисленных в реке оксифильных и стенобионтных видов, увеличение численности и биомассы олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen, 1901), *Tubifex tubifex* (Müller, 1773), доминирование в медиали перечисленных видов олигохет и эврибионтных хирономид *Chironomus* gr. *plumosus*, *Polypedilum nubeculosum* (Meigen, 1804). Токсификация сопровождается резким сокращением числа видов и видового разнообразия сообществ или возникновением техногенных пустынь на участках вблизи промышленных сбросов (Зинченко и др., 2007). Наблюдаются значительное уменьшение роли макрозообентоса в самоочищении реки при интенсивном воздействии химического загрязнения в связи с подавлением развития бентоценозов, максимальные величины утилизации органического вещества отмечаются в устье реки (Зинченко и др., 2007). На примере р. Чапаевка разработан комплексный индекс загрязнения воды по гидрохимическим составляющим и показателям макрозообентоса (Интегральный индекс экологического состояния) (Зинченко и др., 2000; Гелашвили и др., 2002).

Для инвентаризации региональной фауны на протяжении 1991–2014 гг. проводили сборы макрозообентоса в средних по типологии реках (Кондурча, Самара, Большой Иргиз, Чагра) и малых реках (Байтуган, Турханка, Талкыш, Сарбай, Малый Сок, Запрудка, Сургут, Буюн, Бурачка, Шунгут, Анлы, Дерягаль, Аманак, Тергала) лесостепной и степной зон.

По итогам многолетних исследований малых рек лесостепи следует констатировать высокое таксономическое богатство бентоценозов (338 видов) (Головатюк, Промахова, 2016; Головатюк, 2023). Специфические черты донного населения обусловлены разнообразием реофильных, стено-термных и оксифильных видов, развивающихся в условиях высокой скорости течения и низкой температуры воды: хирономид из подсемейств

Diamesinae, *Prodiamesinae* и *Orthocladiinae*, веснянок, поденок, ручейников. Доля видов этих экологических форм >40%. На большинстве участков ритрали доминирующий комплекс складывается преимущественно из реофильных личинок веснянок *Amphinemura* sp., хирономид *Orthocladius oblidens* (Walker, 1856), *Pseudodiamesa* gr. *branickii* (Nowicki, 1873), *Eukiefferiella* gr. *gracei*, *Micropsectra atrofasciata* Kieffer, 1911, поденок *Baetis rhodani* (Pictet, 1845), *Ephemerella ignita* (Poda, 1761), ручейников *Hydropsyche pellucidula* Curtis, 1934, *Goera pilosa* (Fabricius, 1775), гаммарид *Gammarus pulex* (L., 1758), мотыль *Simulium* sp. и лимониид *Dicranota bimaculata* (Schummel, 1829). В зонах потамали доминируют пелореофильные хирономиды *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818), *Paracladius conversus* (Walker, 1856), поденки *Ephemera vulgata* L., 1758, *E. lineata* Eaton, 1870, а также эврибионтные личинки хирономид и олигохеты тубифицидного комплекса (Головатюк, Промахова, 2016; Головатюк, 2023).

В донных сообществах степных малых рек зарегистрировано 162 вида, широко распространенных в бассейне р. Волги. Подавляющее большинство (90% таксонов) – типичные лимнофилы, приуроченные к малопроточным участкам, заиленным грунтам и зарослям макрофитов, что обусловлено низкими уклонами рек и их зарегулированием. По числу видов преобладают личинки хирономид из подсемейства *Chironominae*, моллюски класса *Gastropoda*, олигохеты и жуки. На большинстве станций доминируют виды широкой экологической валентности, наиболее часто в составе доминирующего комплекса встречаются олигохеты *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и хирономиды *Polypedilum nubeculosum*, *Procladius ferrugineus* (Kieffer, 1918), *Chironomus* gr. *plumosus*, *Cladotanytarsus mancus* (Walker, 1856), *Cricotopus* gr. *sylvestris* (Головатюк, Промахова, 2018; Головатюк, 2023).

Обобщение многолетних данных исследований средних и малых рек региона позволило представить эколого-фаунистический обзор семейства Chironomidae. Отличительная особенность хирономидофауны – ее высокое таксономическое разнообразие (234 вида и личиночные формы). Преобладают виды, распространение которых не выходит за пределы Палеарктики. Впервые для фауны России отмечено 7 видов хирономид, для бассейна р. Волга – 44 вида. К числу наиболее распространенных (частота встречаемости $\geq 10\%$) относятся лишь 11 видов (Зинченко, 2002, 2004).

В 2002 г. был опубликован обобщенный систематический список свободноживущих видов водных беспозвоночных, встречающихся в 29 малых реках на территории Волгоградской обл. без указания названия самих рек (Горелов, 2002).

С 2009 г. начато изучение чужеродной фауны макрозообентоса в средних реках – притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ. Из 30 отмеченных видов наиболее распространены моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), амфиподы *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), обнаруженные на расстоянии до 60 км от устьевых участков рек Самара, Чапаевка, Сок, а также мизиды *Katamysis warpachowskyi* Sars, 1893, *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882) и кумовые раки рода *Pterocuma*. В большинстве случаев мизиды и кумовые ракообразные обитают совместно, и возможно, являются реликтами одной из трансгрессий Каспия (Курина, 2014, 2017). Уникальность фауны обусловлена редкими находками в устьях указанных выше рек гаммарид *Stenogammarus (Wolgogammarus) dzubani* Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972, который, по-видимому, относится к видам-эндемикам бассейна Нижней Волги (Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972; Курина, 2014).

Существенный вклад в изучение малакофауны рек лесостепной и степной зон региона был внесен П.И. Антоновым (2001), О.А. Крикуновой (2001) и Р.А. Михайловым (2015), фауны олигохет – Т.В. Попченко (2001б).

В этот же период проведена работа по паспортизации средних рек Чапаевка (Экологический..., 2006), Сок (Экологический..., 2007) и Уса (Зинченко и др., 2019), где важная роль отведена изучению сообществ макрозообентоса.

В ходе исследований средних и малых рек лесостепной и степной зон большое внимание уделялось оценке качества воды и экологического состояния водотоков по показателям макрозообентоса (Шитиков и др., 2004; Головатюк, 2011а, 2011б), сравнительному анализу и выбору наиболее информативных биотических индексов (Головатюк, Зинченко, 2020), региональной адаптации широко известных систем биоиндикации (Головатюк и др., 2008).

Накопленные обширные сведения дали возможность поставить задачу изучения широтного распределения макрозообентоса, для реализации которой в 2015–2017 гг. проводили отбор проб в левобережных притоках Волгоградского водохранилища, протекающих в полупустынной зоне. Обследованы средние реки Еруслан, Торгун и их малые притоки (табл. 1). За три года исследований в р. Еруслан, почти все участки которой можно отнести к зонам потамали, выявлено 148 видов, из них 17 принадлежат чужеродной фауне (Головатюк и др., 2023; Kurina, Golovatyuk, 2023). Низкая проточность реки и зарастаемость макрофитами не только береговой, но часто и русловой зоны, обусловливают обитание фитофильных и пелофильных видов. Наряду с пресноводными

распространение получают эвригалинные формы донных беспозвоночных, обитающие в местах дренирования водами засоленных почв (Головатюк и др., 2023). Предполагается, что распределение сообществ по профилю реки определяется сочетанием двух широко известных концепций: “динамики пятен” и “функциональных зон” (Головатюк, Михайлов, 2021).

Что касается малых рек полупустынной зоны, то их особенностями являются низкая скорость течения на всем протяжении, значительный градиент минерализации на отдельных участках (от олигогалинного до мезогалинного) и высокая зарастаемость макрофитами. Водотоки характеризуются исключительно фитофильной или лимнофильной фауной, включающей не только эвригалинны (>40% фауны), но и галофильные виды: *Cricotopus salinophilus* Zinchenko, Makarchenko et Makarchenko, 2009, *C. caducus* Hirvenoja, 1973, *Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko, 2009 (Golovatyuk et al., 2023). Наиболее часто среди доминантов встречаются олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, хирономиды *Chironomus gr. plumosus* и *Polypedilum nubeculosum* (Головатюк, 2023).

Кроме указанных выше публикаций, сведения о видовом составе имаго стрекоз в малых реках полупустынной зоны содержатся в работах (Семенушкина, 2007; Аникин, Угольникова, 2010), о фауне и экологии различных семейств отряда Coleoptera – в работах О.Г. Брехова (1999, 2002, 2003, 2003а, 2005).

Материал, собранный в реках разных природно-климатических зон за период с 1987 г. по 2017 г., дал возможность провести сравнительный анализ сообществ макрозообентоса в широтном аспекте (Головатюк и др., 2021; Головатюк, 2023). В составе фауны средних и малых рек каждой из климатических зон по числу видов преобладают насекомые, среди них таксономически наиболее разнообразны личинки двукрылых. Выявлено постепенное снижение видового богатства макрообентоса от лесостепной зоны (480 таксонов) к полупустынной (211) преимущественно за счет представителей класса Insecta: существенно сокращается число видов веснянок, ручейников, поденок, двукрылых, жуков и клопов; в ≥ 2 раза уменьшается число видов моллюсков. В то же время, мало меняется таксономическое разнообразие малошетинковых червей, пиявок, ракообразных и возрастает – стрекоз. Происходящие последовательные изменения от лесостепной зоны к полупустынной связаны с вытеснением стенобионтных видов эврибионтными, реофильными – лимнофильными, типично пресноводных таксонов – эвригалинными или галофильными. По численности и биомассе в реках всех природно-климатических зон преобладают личинки двукрылых, олигохеты и моллюски.

Изменения в сообществах макрозообентоса зависят от ландшафтных особенностей описываемой территории и смены климатических зон в ее границах (Головатюк, 2023). Высота и расчлененность рельефа определяют скорость течения рек, тем самым обусловливая развитие реофильной или лимнофильной экологических групп гидробионтов; от лесостепной к полупустынной зоне происходит постепенное понижение рельефа. В свою очередь, повышение температуры воздуха и снижение количества осадков могут вызывать засоление рек, приводя к выпадению из состава фауны пресноводных беспозвоночных и распространению эвригалинных и галофильных видов. Наряду с природными факторами, на фауну макрозообентоса оказывает влияние антропогенное воздействие, в той или иной степени наблюдающееся во всех климатических зонах региона (Головатюк, 2023).

История изучения макрозообентоса ереков и протоков Волго-Ахтубинской поймы подробно изложена в работе (Даирова, Зинченко, 2003).

Подводя итоги, следует отметить, что перед нами не стояла задача ревизовать бентофауну региона, поэтому не указано общее число обитающих на данной территории видов и их распределение по таксономическим группам. Однако необходимо подчеркнуть, что к числу недостаточно изученных относятся отряды Diptera, Coleoptera и Heteroptera, определение которых часто проводили по личиночной стадии до уровня рода. Соответственно, в перспективе следует ожидать расширение списка видов, обитающих в лотических экосистемах бассейна Нижней Волги.

Таким образом, третий этап исследований можно считать самым результативным, поскольку за это время были накоплены наиболее полные сведения о сообществах макрозообентоса средних и малых рек бассейна Нижней Волги.

Исследования мейобентоса средних и малых рек бассейнов Саратовского и Волгоградского водохранилищ

В отличие от макрозообентоса, мейобентос средних и малых притоков водохранилищ Нижней Волги до сих пор остается почти не изученным. Данные об уровне количественного развития донной мейофауны в этих водотоках отсутствуют, как для сообщества в целом, так и для его главных представителей. Специальные исследования видового разнообразия мейобентоса в притоках бассейна Нижней Волги также не проводили, в результате чего малоизвестным или совсем не известным здесь остается состав даже основных таксономических групп сообщества. Так, в наиболее полном на текущий момент обобщающем списке водных беспозвоночных

Волгоградской обл., составленном на базе многочисленных литературных источников (Горелов, 2002), для 29 малых рек указан всего один представитель круглых червей (Nematoda), 3 вида олигохет-наидин (Naidinae) и ~40 видов донных и придонных низших ракообразных – 27 ветвистоусых раков (Cladocera), 13 циклопов (Cyclopoida) и одна гарпактицида (Harpacticoida).

Исследования высокоминерализованных рек бассейна оз. Эльтон

Макрозообентос притоков оз. Эльтон. Повышение солености внутренних вод наблюдается во многих регионах мира, продолжая охватывать все новые водные объекты (Williams, 1987; Piscart et al. 2005; Bunn, Davies, 1992; Cañedo-Argüelles et al. 2013; Olson, 2019; Sowa, 2020). Для прогнозирования возможных изменений в пресноводных экосистемах под влиянием растущих экологических опасностей чрезвычайно важно изучать биотические сообщества в широком диапазоне градиентов окружающей среды, включая соленость (Kefford et al., 2016).

Начало исследованиям макрозообентоса высокоминерализованных рек бассейнов озер Эльтон и Баскунчак положено русскими гидробиологами – А.Л. Бенингом, Н.В. Ермаковым, Н.Б. Медведевой, В.С. Порецким, Б.А. Редько и приглашенным специалистом из Германии, Ф. Ленцем (F. Lenz). В 1911–1912 гг. организованы экспедиционные работы на р. Горькая (приток оз. Баскунчак), в 1914, 1925 гг. – на реках Большая Саморода, Малая Саморода, Каrantинка, Хара, Чернавка (притоки оз. Эльтон).

По данным проведенных исследований, в р. Горькая указываются находки личинок рода *Orthocladius*, в р. Большая Саморода – двукрылых *Ephydra* sp., ракообразных *Artemia salina*, *Gammarus pulex*, клопов *Corixa assimilis*, *C. hieroglyphica*, личинок Chironomidae; в р. Малая Саморода – двукрылых *Ephydra* sp., *Artemia salina*, двукрылых *Culex* sp., личинок Chironomidae и Stratiomyidae; в р. Каrantинка – *A. salina*; в р. Ланцуг – *Gammarus pulex*; в р. Хара – *G. pulex*, *Corixa* sp., личинок Chironomidae и Stratiomyidae; в р. Чернавка – *Corixa assimilis* (Бенинг, Медведева, 1926). Наибольший вклад в изучение отряда Coleoptera рек бассейна оз. Эльтон внес выдающийся колеоптеролог Ф.А. Зайцев (1928), отряда Heteroptera – О.Н. Сиротинина (Sirotinina, 1928). В статьях приводится видовой состав беспозвоночных с указанием мест находок и количества собранных экземпляров.

После долгого перерыва гидробиологические исследования на реках бассейна оз. Эльтон были продолжены специалистами Волгоградского отделения Государственного научно-исследовательского

института озерного и речного рыбного хозяйства, проводившими рекогносировочную оценку фауны водотоков и оценку ее распределения в реках. По результатам работ, в донных сообществах выявлены следующие таксоны: Chironomidae (7 таксонов), Heteroptera (8), Coleoptera (7), Stratiomyidae (5), Odonata (3), Ceratopogonidae (2), Chaoboridae (1), Culicidae (1), Tabanidae (1), Muscidae (1), Ephydriidae (1) (Отчет..., 2003). Значительный вклад в изучение таксономии водных жуков Эльтонского природного парка внес О.Г. Брехов (2005).

Начало планомерных и систематических работ по изучению макрообентоса притоков оз. Эльтон относится к 2006 г. Ежегодно (2006–2015, 2017–2019 гг.) проводили сбор материала в реках Хара, Ланцуг, Чернавка, Большая Саморода, Солянка, Малая Саморода. Это дало возможность существенно (до 91 вида) дополнить список беспозвоночных – обитателей соленых рек (Зинченко, Головатюк, 2010; Попченко и др., 2015). По сравнению с имеющимися данными, выявлено 65 видов гидробионтов. В уникальных соленых реках впервые описаны новые для науки виды хирономид *Cricotopus salinophilus* (Зинченко и др., 2009) и *Tanytarsus kharaensis* (Зорина, Зинченко, 2009), неизвестные возрастные стадии хирономид *Cricotopus caducus* (Макарченко, Головатюк, 2010) и цератопогонид *Palpomyia schmidti* (Szadziewski et al., 2016); изучена многолетняя динамика количественных и структурных показателей гидробионтов (Zinchenko et al., 2017) и их соленостная толерантность (Golovatyuk, Shitikov, 2016), рассчитана продукция макрообентоса мезогалинных и полигалинных рек в местах концентрации аборигенных и перелетных водоплавающих птиц (Golovatyuk et al., 2018; Golovatyuk et al., 2020; Golovatyuk, 2023). Сведения об обитании моллюсков рода *Caspiohydrobia* в р. Ланцуг приведены в работе (Андреева и др., 2020).

Мейобентос притоков оз. Эльтон. Хотя гидрофауну оз. Эльтон с впадающими в него высокоминерализованными притоками изучают с начала XX в., наиболее интенсивные работы проводят здесь только в последние десятилетия. Первые данные о некоторых обитающих в бассейне озера представителях мейобентоса (в современном представлении о таксономической структуре сообщества) появляются в 1920–1930-х гг. в работах (Бенинг, 1926; Бенинг, Медведева, 1926; Medwedewa, 1926; Ермаков и др., 1933). В общей сложности в них указано ~70 таксонов гидробионтов, 25% из которых – донные и придонные ветвистоусые, веслоногие и ракушковые ракчи. В списках присутствуют также отдельные виды малошетинковых червей и личинок хирономид, входящие в состав донной мейофауны на ранних стадиях развития. Новые сведения о мелких донных беспозвоночных Приэльтона появились после длительного перерыва – лишь в начале

текущего столетия, когда специализированные исследования, включая гидробиологические, здесь были возобновлены (Отчет ..., 2003). По результатам проведенных работ и обобщения предыдущих данных, для бассейна озера выявлено уже >170 видов беспозвоночных, из них ~50% представляют различные группы водных насекомых и ~30 видов ракообразных. Непосредственно в притоках озера найдено 57 таксонов, 50% из них – постоянные или временные (молодь макробентических видов) представители донной мейофауны.

С конца 2010-х годов в притоках озера проводят относительно регулярные исследования макрообентоса и зоопланктона, внесшие значительный дополнительный вклад в познание состава гидрофлоры этих рек (Зинченко, Головатюк, 2010; Лазарева и др., 2013; Lazareva, 2017; Zinchenko et al., 2014). В данных работах указаны и некоторые представители мейобентоса, как уже известные из предыдущих наблюдений, так и новые. Это обусловлено тесной взаимосвязью всех трех сообществ, особенно в небольших мелководных водоемах (биотопах), а также наличием определенного количества “общих” представителей, занимающих различные ниши обитания на разных стадиях развития и/или в различных условиях существования.

Специализированные комплексные исследования непосредственно сообщества мейобентоса в реках Приэльтона начаты в 2009 г. Уже первые результаты показали, что наряду с широко распространенными галофильными, галобионтными и эвригалинными представителями донной мейофауны здесь обитают также и редкие, малоизвестные организмы. Часть из них ранее не отмечали не только в бассейне озера, но и на территории России (Gusakov, 2011; Gusakov, Gagarin, 2012). Впервые в реках проанализирован состав свободноживущих круглых червей (Nematoda), которые оказались наиболее разнообразной группой мейобентоса в большинстве изученных биотопов. При этом, пять из найденных здесь представителей группы описаны как новые для науки виды – *Allodiplogaster media* Gusakov et Gagarin, 2016, *Calodorylaimus salinus* Gagarin et Gusakov, 2012, *Daptonema salinae* Gagarin et Gusakov, 2014, *Mesodorylaimus rivalis* Gusakov et Gagarin, 2016, *Oncholaimus rivalis* Gagarin et Gusakov, 2012. Еще четыре вида *Diplolaimelloides delyi* Andrassy, 1958, *Ethmolaimus multipapillatus* Paramonov, 1926, *Monhystrilla parelegantula* (De Coninck, 1943), *Monhystrilla parvella* (Filipjev, 1931) впервые зарегистрированы в пределах России (Gagarin, Gusakov, 2012a,b, 2014; Gusakov, Gagarin, 2016; Гусаков, 2019). В целом за период наблюдений 2009–2018 гг. в составе сообщества мейобентоса впадающих в озеро рек выявлено 77 таксонов из 12 систематических групп гидробионтов (Gusakov,

Gagarin, 2012; Гусаков, 2019). Наибольшее количество видов и форм отмечено для нематод (34) и личинок хирономид (11). Кольчатые черви, циклопы, гарпактициды и остракоды представлены 5–6 таксонами. Кроме указанных выше новых видов круглых червей, впервые с начала изучения гидрофауны бассейна озера встречены олигохета *Paranais frici* Hrabe, 1941, циклоп *Arocyclops dengizicus* (Lepeshkin, 1900), гарпактициды *Cletocamptus confluens* (Schmeil, 1894) и *Onychocamptus mohammed* (Blanchard, Richard, 1891).

Параллельно с изучением таксономической структуры и видового состава донной мейофауны в притоках оз. Эльтон проведен анализ количественных и функциональных характеристик сообщества, его доминирующих групп и видов. Впервые получены данные о видовом богатстве, численности, биомассе, продукции организмов мейофауны в условиях широкого градиента минерализации, а также сезонных и межгодовых флуктуациях этих показателей. Основные результаты по данному направлению исследований представлены в работах (Gusakov, Gagarin, 2012; Гусаков, 2018, 2019; Зинченко и др., 2021; Gusakov et al., 2021). Следует отметить, что в мировой литературе данные о количественной структуре и функционировании сообщества мейобентоса и/или отдельных его представителей в соленых водотоках, подобных исследованным, до настоящего времени единичны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных более чем за 100 лет данных, показал, что весь имеющийся ряд исследований макрозообентоса средних и малых рек бассейна Нижней Волги можно разделить на три этапа. Первый этап был малоинформативным, второй сосредоточен на изучении проникновения чужеродных видов в средние по типологии реки, и только на третьем этапе были расширены масштаб работ и решаемые в ходе исследований задачи, касающиеся инвентаризации фауны региона, изучения количественных характеристик и структуры сообществ, их изменчивости под влиянием природных и антропогенных факторов.

Следует констатировать значительную неоднородность гидробиологической изученности не только разных частей бассейна Нижней Волги, но и различных по типологии рек. Большую часть исследований проводили в левобережье р. Волга, из правобережных притоков макрозообентос достаточно полно изучен в р. Уса и впадающих в нее водотоках. Среди левобережных притоков больше внимания уделяли средним по типологии рекам, доля изученных малых водотоков не превышала 1% их общего количества на данной территории.

Уникальность донных сообществ региона определяется обитанием реликтовых и эндемичных видов ракообразных одной из трансгрессий Каспия. Кроме того, в границах бассейна впервые для науки описаны 2 вида хирономид (Chironomidae), 5 видов круглых червей (Nematoda), возрастные стадии (личинки и куколки) двукрылых. Впервые для фауны России отмечено 7 видов хирономид и 4 вида круглых червей.

На современном этапе большое внимание уделяется зональному распределению макрозообентоса и факторам его формирования. Чертами донных сообществ рек лесостепной зоны, отличающихся разнообразием реофильных и степнобионтных видов, часто редких для региона, определяются большими уклонами рек, ненарушенным или мало нарушенным гидрологическим режимом, низким (гипогалинным) или средним (олигогалинным) уровнями минерализации и слабой застаемостью макрофитами. Облик фауны рек степной зоны, где преобладают широко распространенные лимнофильные или эврибионтные виды пресноводного комплекса и сохраняется небольшая представленность реофильных видов, во многом связан с их равнинным характером, зарегулированием рек в целях изъятия воды для хозяйственных нужд и увеличением застаемости прибрежной зоны. Донные сообщества рек полупустынной зоны за редким исключением представлены фитофильными и лимнофильными видами, среди них почти 50% – эвригалинные экологические формы и галофильные таксоны. Это обусловлено очень малыми уклонами рек и их зарегулированием, создающими непроточные условия, застаемостью не только береговой зоны, но часто и русской, а также высокой минерализацией (до мезогалинского уровня) отдельных участков рек.

Особенности фауны каждой из зон определяются ландшафтными и климатическими характеристиками территории.

До настоящего времени “белым пятном” на карте биоразнообразия рек бассейна Нижней Волги остается мейобентос, сведения о котором в этом обширном регионе фрагментарны, за исключением соленых рек бассейна оз. Эльтон. В уникальных соленых реках впервые получены данные о составе фауны, структуре и функционировании как сообществ макрозообентоса, так мейобентоса; подобные исследования в мировой научной литературе до настоящего времени единичны.

В ходе исследований мало внимания уделено изучению питания видов, оценке уровня кормности рек и производственных показателей макрозообентоса. Перспективным направлением, с нашей точки зрения, является изучение сообществ макрозообентоса в комплексе с такими группами

гидробионтов, как фито- и бактериопланктон, фито- и бактериобентос. Это позволит проследить переход энергии в сообществах с низких на более высокие трофические уровни.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проводили в рамках государственного задания по темам № 124032500016-4, 122032500063-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф.** 1968. Донная фауна реки Невы // Загрязнение и самоочищение реки Невы. Л.: Наука. С. 211.
- Антипов А.Н.** 1950. Исследования малых рек. Л.: Гидрометеоиздат.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Михайлов Р.А.** 2020. Найдки моллюсков рода *Caspiohydrobia* Starobogatov 1970 (Gastropoda, Hydrobiidae) в соленых реках Прикаспийской низменности // Зоол. журн. Т. 99. № 3. С. 253.
<https://dx.doi.org/10.31857/S0044513420030034>
- Аникин В.В., Угольникова Е.В.** 2010. Стрекозы (Insecta, Odonata) долин малых рек Саратовской области // Экология водных беспозвоночных. Сборник материалов Междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Ярославль. С. 16.
- Антонов П.И.** 2001. Экология моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) малых рек Самарской области // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Тез. докл. междунар. науч. конф. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН. С. 110.
- Аполлов Б.А.** 1963. Учение о реках. М.: Изд-во Московского университета. 423 с.
- Ахметзянова Н.Ш., Яковлев В.А.** 2003. Зообентос реки Меша // Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан. Казань: Изд-во "Фэн". С. 190.
- Баканов А.И.** 2000. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутр. вод. № 1. С. 68–83.
- Баканов А.И.** 2004. Об оценке качества воды и грунтов пресноводных водоемов по характеристикам бентосных сообществ // Экология. № 6. С. 464.
- Балабанов М.И., Белова Л.П., Бондаренко В.Л. и др.** 2000. Бассейн Волги // Вода России. Речные бассейны. Екатеринбург: Изд-во "Аква-Пресс". С. 356.
- Балушкина Е.В.** 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука.
- Балушкина Е.В.** 2002. Структура сообществ донных животных и оценка экологического состояния р. Ижоры по структурным характеристикам донных животных в разные годы // Биология внутр. вод. № 4. С. 61.
- Барышев И.А.** 2020. Зообентос плесовых участков порожистых водотоков: состав, обилие и трофическая структура (на примере Восточной Фенноскандии) // Биология внутр. вод. № 1. С. 57. <https://doi.org/10.31857/S0320965220010027>
- Безматерных Д.М.** 2008. Зообентос равнинных притоков Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та.
- Бенинг А.Л.** 1924. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов: Изд-во "Сарполиграфпром".
- Бенинг А.Л.** 1926. О микрофауне некоторых водоемов окр. Эльтона и Баскунчака // Рус. гидробиол. журн. Т. 5. № 3–4. С. 45.
- Бенинг А.Л., Медведева Н.Б.** 1926. О микрофауне водоемов окрестностей Эльтона и Баскунчака // Изв. Краевед. ин-та изучения Южно-Волжской области при Саратовском гос. ун-те. Т. 1. С. 47.
- Богатов В.В.** 1994. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука.
- Бородич Н.Д., Лавров В.Л.** 1983. О донной фауне р. Большой Иргиз // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 59. С. 12.
- Брехов О.Г.** 1999. Видовой состав и сезонная динамика численности толстоусов и плавунцов г. Волгограда // Стратегия природопользования и сохранения биоразнообразия в XXI веке: Матер. Всерос. науч. молодеж. конф. Оренбург. С. 21.
- Брехов О.Г.** 2002. Эколо-фаунистический анализ жесткокрылых (Coleoptera, Hydrophilidae, Nalplidae, Noteridae, Dytiscidae) водных экосистем урбанизированной территории степной зоны юго-запада России (на примере г. Волгограда): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Волгоград. 16 с.
- Брехов О.Г.** 2003. Обзор фауны хищных водных жесткокрылых полупустынной зоны Нижнего Поволжья // Изв. Волгоград. пед. ун-та. № 3. С. 93.
- Брехов О.Г.** 2003а. Структура фауны плавунцов Волгоградской области по приуроченности их к водоемам различного типа // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России: Матер. II Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж. С. 14.
- Брехов О.Г.** 2005. Фауна хищных водных жуков Эльтонского природного парка // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: Матер. междунар. совещ., посвященного 10-летию Саратовского филиала ИПЭЭ. Саратов. С. 111.
- Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Балушкина Е.В. и др.** 1977. Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: Тр. советско-английского семинара. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 124.

- Вода России. 2000. Речные бассейны. Екатеринбург: Изд-во “Аква-Пресс”. С. 356.
- Гелашивили Д.Б., Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Карапашова А.А. 2002. Интегральная оценка экологического состояния водных объектов по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. СамНЦ РАН. Т.4. № 2. С. 102.
- Головатюк Л.В. 2011а. Видовой состав и структура сообществ макрозообентоса р. Сок // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН. Тольятти: Кассандра. С. 128.
- Головатюк Л.В. 2011б. Биоразнообразие донных сообществ притоков р. Сок // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра. С. 146.
- Головатюк Л.В., Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. 2008. Индикаторная оценка организмов макрозообентоса текущих вод // Биология внутр. вод. № 3. С. 66.
- Головатюк Л.В., Промахова Е.В. 2016. Статистический анализ таксономического разнообразия макрозообентоса равнинных рек лесостепной зоны бассейна Средней и Нижней Волги // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 18. № 5(2). С. 227.
- Головатюк Л.В., Промахова Е.В. 2018. Гидроэкологическая характеристика малых рек Сыртового Заволжья в условиях летней межени // Изв. Самар. науч. центра РАН. С. 159.
- Головатюк Л.В., Зинченко Т.Д. 2020. Биотические идентификаторы в оценке качества воды эталонной реки: сравнительный анализ биоиндикационных индексов реки Байтуган (Высокое Заволжье) // Уч. записки Казанск. ун-та. Серия естественные науки. Т. 162. Книга 1. С. 134.
- Головатюк Л.В., Михайлов Р.А. 2021. Анализ пространственного распределения сообществ макрозообентоса в равнинной реке полупустынной зоны // Вестн. Томск. гос. ун-та. Серия Биология. № 53. С. 131.
<https://dx.doi.org/10.17223/19988591/53/7>
- Головатюк Л.В., Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2021. Пространственное распределение биоразнообразия донных сообществ лотических систем Среднего и Нижнего Поволжья // Принципы экологии. № 2. С. 38.
- Головатюк Л.В. 2023. Макрозообентос равнинных рек бассейна Нижней Волги в условиях широтно-зонального градиента факторов среды: таксономическая структура и пространственное распределение: Дис. ... докт. биол. наук. Борок. 291 с.
- Головатюк Л.В., Михайлов Р.А., Греков И.М., Курина Е.М. 2023. Фауна макрозообентоса рек бассейна Волгоградского водохранилища (на примере р. Еруслан) // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отд. Биол. Т. 128. Вып. 4. С. 14.
<https://dx.doi.org/10.55959/MSU0027-1403-BB-2023-128-4-14-26>
- Горелов В.П. 2002. Систематический список свободноживущих видов водных беспозвоночных, встречающихся в водоемах различного типа на территории Волгоградской области // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе. СПб.: ООО “Квinta Северо-Запад”. С. 197.
- Гусаков В.А. 2018. Функциональные характеристики макрозообентоса в двух соленых реках Приэльтоныя в 2017 году // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 27. № 1. С. 191.
<https://dx.doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10008>
- Гусаков В.А. 2019. Донная менофауна высокоминерализованных рек природного парка “Эльтонский” (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 4. № 1. С. 37.
<https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.004>
- Даирова Д.С., Зинченко Т.Д. 2003. История исследований макрозообентоса Нижней Волги и ее дельты // Изв. Самар. науч. центра РАН. Спец. выпуск “Актуальные проблемы экологии”. С. 91.
- Драчев С.М. 1964. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.: Наука.
- Ермаков Н.В., Кручин В., Попова А. 1933. О некоторых биоценозах соленых речек озера Эльтон // Журнал БСО-зоологического цикла ВУАН. Вып. 3. № 7. С. 85.
- Жадин В.И. 1950. Жизнь в реках // Жизнь пресных вод. М.: Изд-во АН СССР. С. 113.
- Жгарева Н.Н., Щербина Г.Х. 2003. Фауна макробеспозвоночных малых рек Верхнего Поволжья // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука. С. 110.
- Зайцев Ф.А. 1928. Материалы к фауне водяных жуков Саратовской и Самарской г.г. // Работы Волжской Биологической Станции. Т. 10. № 1. С. 3.
- Зимбалевская Л.Н. 1981. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наукова думка. 216 с.
- Зинченко Т.Д. 1994. К характеристике малых рек Самарской области // Экологическая ситуация в Самарской области: состояние и прогноз. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 82.
- Зинченко Т.Д. 2002. Хирономиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область). Эколо-фаунистический обзор. Тольятти: ИЭВБ РАН.
- Зинченко Т.Д. 2004. Биоиндикация природных и техногенных гидросистем Волжского бассейна на примере хирономид (Diptera: Chironomidae): дис. ... докт. биол. наук. Тольятти. 527 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2000. Изменение состояния бентоса малых рек бассейна Средней Волги // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 2. № 2(4). С. 257.
- Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. 2000. Методологический подход к оценке экологического состояния речных систем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 2. № 2. С. 233.

- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2010. Биоразнообразие и структура сообществ макрообентоса соленых рек аридной зоны юга России (Приэльтоны) // Аридные экосистемы. Т. 16. № 3. С. 25.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П. 2007. Структурная организация сообществ макрообентоса равнинных рек при антропогенном воздействии // Биондикация экологического состояния равнинных рек. М.: Наука. С. 113.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Шитиков В.К. 2007. Количественная оценка роли сообществ макрообентоса в самоочищении р. Чапаевка // Биондикация экологического состояния равнинных рек. М.: Наука. С. 129.
- Зинченко Т.Д., Макарченко М.А., Макарченко Е.А. 2009. Новый вид рода *Cricotopus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из соленой реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразиатский энтомол. журн. Т. 8. Прил. 1. С. 83.
<https://dx.doi.org/10.24411/2542-2006-2021-10077>
- Зинченко Т.Д., Саксонов С.В., Сенатор С.А. и др. 2019. Экологический паспорт реки Усы (правобережный приток Волги) // Бюлл. "Самарская Лука": проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 28. № 2. С. 156.
- Зорина О.В., Зинченко Т.Д. 2009. Новый вид рода *Tanytarsus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из соленой реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразиатский энтомол. журн. Т. 8. № 1. С. 105.
- Кондратьева Т.А., Назарова Л.Б. 2011. Динамика структурно-функциональных характеристик сообщества хирономид малых рек в зонах с изменчивой антропогенной нагрузкой // Тез. докл. Все-рос. конф. с междунар. участием: Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тольятти: Кассандра. С. 85.
- Крикунова О.А. 2001. Фауна моллюсков р. Сок и ее притоков // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Тольятти. ИЭВБ РАН С. 110.
- Крылов А.В., Прокин А.А., Болотов С.Э. 2015. Особенности условий развития гидробионтов в устьевых областях притоков равнинных водохранилищ // Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. Ярославль: Филигрань. С. 407.
- Курашов Е.А. 2007. Мейобентос в пресноводных экосистемах. Его роль и перспективы исследования // Актуальные вопросы изучения микро-, мейообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Нижний Новгород: Изд-во "Вектор ТиС". С. 36.
- Курашов Е.А., Дудакова Д.С. 2018. Мейобентос литоральной зоны Ладожского озера и его использование для диагностики состояния среды // Российский журнал прикладной экологии. № 4. С. 22.
- Курина Е.М. 2014. Распространение чужеродных видов макрообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 16. № 1. С. 236.
- Курина Е.М. 2017. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках // Вода: химия и экология. № 8. С. 56.
- Лазарева В.И., Гусаков В.А., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2013. Зоопланктон соленых рек аридной зоны юга России (бассейн оз. Эльтон) // Зоол. журн. Т. 92. № 8. С. 882.
<https://dx.doi.org/10.7868/s0044513413080102>
- Леванидов В.Я. 1976. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Т. 36. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 104.
- Левич А.П., Булгаков Н.Г., Максимов В.Н. 2004. Теоретические и методические основы технологии регионального контроля природной среды по данным экологического мониторинга. М.: НИА-Природа.
- Макарченко М.А., Головатюк Л.В. 2010. Новая находка *Cricotopus* (s.str.) *caducus* Hirvenoja (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae) в соленых реках бассейна оз. Эльтон // Евразиат. энтомол. журн. Т. 9. № 3. С. 375.
- Малые реки России. 1994. М.: ИГ: МЦГО.
- Малые реки Волжского бассейна 1998. М.: Изд-во Моск. ун-та. 234 с.
- Михайлов Р.А. 2015. Эколо-фаунистический анализ пресноводных моллюсков Средней и Нижней Волги: Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 188 с.
- Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. 1976. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ. М.: Мысль.
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Изд-во РАН.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М. 1972. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 1. С. 21.
- Основные гидрологические характеристики рек бассейна Нижней Волги. 2015. Научно-прикладной справочник. Ливны.
- Остроумов С.А. 2004. Элементы качественной теории биотического самоочищения водных экосистем. Приложение теории к природоохранной практике // Вестн. Москов. ун-та. Сер. 16. Биология. № 1. С. 23.
- Отчет о проведении полевых работ по изучению водно-болотных угодий природного парка "Эльтонский", организованных в рамках проекта

- PIN-MATRA “Институциональное обеспечение водно-болотных угодий в Волгоградской области”. 2003. Волгоград: Волгоград. отд.-ние ГосНИОРХ.
- Палатов Д.М.* 2018. Реофильный макрозообентос Восточного Причерноморья: Дис. ... канд. биол. наук. Москва. 339 с.
- Паллас П.С.* 1773. Путешествие по разным провинциям Российского государства. Ч. 1. СПб.: Императорская академия наук.
- Палий В.Ф.* 1961. О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. Т. 60. № 1. С. 3.
- Паньков Н.Н.* 2000. Зообентос текущих вод Прикамья. Пермь: Гармония. 191 с.
- Попченко В.И.* 1988. Водные малошетинковые черви (Oligochaeta Limicola) Севера Европы. Л.: Наука. 287 с.
- Попченко В.И.* 2001а. Роль малошетинковых червей (Oligochaeta) в питании рыб // Аграрная Россия. № 4. С. 49.
- Попченко Т.В.* 2001б. О фауне олигохет некоторых малых рек Саратовского водохранилища // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН. С. 170.
- Попченко В.И., Головатюк Л.В., Зинченко Т.Д. и др.* 2015. Малошетинковые черви (Oligochaeta: Annelida) соленых рек аридной зоны юга России: эколого-фаунистическая характеристика // Рос. журн. прикладной экологии. № 4. Вып. 4. С. 3
- Прокин А.А.* 2008. Водные жесткокрылые (Coleoptera) малых рек европейской части России: разнообразие, биотическая и индикационная роль // Тез. докл. междунар. конф. “Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана”. С. 38.
- Семенушкина Е.В.* 2007. Видовой состав и экологические группировки личинок стрекоз Саратовской области // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Матер. Междунар. науч. конф. Днепропетровск. С. 292.
- Семенченко В.П.* 2004. Принципы и системы биоиндикации текущих вод. Минск: “Орех”.
- Справочник по водным ресурсам СССР. 1934 Т. V. Нижнее Поволжье: Издание государственного гидрологического института и Центрального бюро водного кадастра.
- Тодераши И.К.* 1984. Функциональное значение хирономид в экосистеме водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца. 172 с.
- Физико-географическое районирование СССР: Характеристика регион. единиц. 1968. М.: Изд-во Москов. ун-та.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В.* 2008. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. № 3. С. 206.
<https://dx.doi.org/10.1134/S1067413608030077>
- Финогенова Н.П., Алимов А.Ф.* 1976. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Наука. С. 95.
- Холмогорова Н.В.* 2009. Трансформация фауны макроzoобентоса малых рек Удмуртии под воздействием факторов нефтедобычи: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Казань. 186 с.
- Чебанова В.В.* 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В.* 2004. Оценка экологического состояния пресноводных водоемов по зообентосу методом построения обобщенного портрета // Биология внутр. вод. № 1. С. 67.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д.* 2014. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // Водн. ресурсы. Т. 41. № 5. С. 530.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Изд-во Самар. науч. центра РАН.
- Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. 2003. М.: Наука.
- Экологический паспорт р. Чапаевка. 2006. Тольятти: Изд-во Ин-та экологии волжск. бассейна РАН.
- Экологический паспорт р. Сок. 2007. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Яковleva A.B.* 2010. Fauna и экология бентосных всеянцев верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань. 27 с.
- Яковлев В.А.* 2003. Зообентос реки Свияга // Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан. Казань: Фэн. С. 184.
- Яныгина Л.В.* 2014. Зообентос бассейна Верхней и Средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов: Дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 384 с.
- Andrei A.E., Smith L.M., Haukos D.A. et al.* 2009. Foraging ecology of migrant shorebirds in saline lakes of the Southern Great Plains // Int. J. Waterbird. Biol. V. 32. P. 138148.
<https://doi.org/10.1675/063.032.0117>
- Aras S., Findik O.* 2023. Benthic macroinvertebrates of the Kızılırmak River (Nevşehir, Turkey) and their relation with environmental variables // Inland Water Biol. V. 16. № 4. P. 1.
<https://dx.doi.org/10.1134/S1995082923040028>
- Bunn S.E., Davies P.M.* 1992. Community structure of the macroinvertebrate fauna and water quality of a saline river system in south-western Australia // Hydrobiologia V. 248. P. 143.
- Cañedo-Argüelles M., Keford B., Piscart C. et al.* 2013. Salinisation of rivers: an urgent ecological issue // Environ. Pollut. V. 173. P. 157.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.10.011>

- Gagarin V.G., Gusakov V.A. 2012a. A new species of the genus *Calodorylaimus* (Nematoda, Dorylaimida) from highly mineralized rivers of the Elton Lake basin, Russia // Zoosystematica Rossica. V. 21. № 1. P. 3. <https://doi.org/10.31610/zsr/2012.21.1.3>
- Gagarin V.G., Gusakov V.A. 2012b. *Oncholaimts rivalis* sp. n. (Nematoda, Enoplida) from highly mineralized rivers of Lake El'ton basin, Russia // Int. J. Nematol. V. 22. № 1–2. P. 13.
- Gagarin V.G., Gusakov V.A. 2014. *Daptonema salinae* sp. n. (Nematoda, Monhysterida) from highly mineralized rivers of Lake El'ton basin, Russia // Int. J. Nematol. V. 24. № 1. P. 18.
- Gladyshev M.I., Arts M.I., Sushchik N.N. 2009. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA? DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // Lipids in aquatic ecosystems. New-York: Springer. P. 179.
- Golovatyuk L.V., Shitikov V.K. 2016. Salinity tolerance of macrozoobenthic taxa in small rivers of the Lake Elton basin // Russ. J. Ecol. V. 47. P. 540. <https://doi.org/10.1134/S1067413616060059>
- Golovatyuk L.V., Zinchenko T.D., Nazarova L.B. 2020. Macrozoobenthic communities of the saline Bolshaya Samoroda River (Lower Volga region, Russia): species composition, density, biomass and production // Aquat. Ecol. V. 54. P. 57. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09726-z>
- Golovatyuk L.V., Zinchenko T.D., Sushchik N.N. et al. 2018. Biological aspects of the associations of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in two saline rivers of the Elton Lake basin // Mar. Freshwater. Res. V. 69. P. 906. <https://doi.org/10.1071/MF17125>
- Golovatyuk L.V. 2023. Salinity tolerance and seasonal and multiyear dynamics of biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) in macrozoobenthos communities of saline rivers (the Lake Elton Basin, Russia) // Inland Water Biol. V. 16. № 6. P. 1088. <https://doi.org/10.1134/S199508292306010X>
- Golovatyuk L.V., Nazarova L.B., Kalioujnaia I.J., Grevkov I.M. 2023. Taxonomic composition and salinity tolerance of macrozoobenthos in small rivers of the Southern arid zone of the East European Plain // Biology. V. 12. № 1271. <https://doi.org/10.3390/biology12091271>
- Gusakov V.A. 2011. Contribution to the study of the northern limits of the range of *Apocyclops dengizicus* (Lepeschkin, 1900) (Copepoda, Cyclopoida) // Inland Water Biol. V. 4. P. 397. <https://doi.org/10.1134/S1995082911030096>
- Gusakov V.A., Gagarin V.G. 2012. Meiobenthos composition and structure in highly mineralized tributaries of Lake El'ton // Arid. Ecosyst. V. 2. № 4. P. 232. <https://doi.org/10.1134/S2079096112030067>
- Gusakov V.A., Gagarin V.G. 2016. Two new species of nematodes (Nematoda) from highly mineralized rivers of Lake El'ton basin, Russia // Zootaxa. V. 4161. № 2. P. 261. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4161.2.8>
- Gusakov V.A., Makhotova O.N., Gladyshev M.I. et al. 2021. Ecological role of *Cyprideis torosa* and *Heterocypris salina* (Crustacea, Ostracoda) in saline rivers of the Lake Elton basin: abundance, biomass, production, fatty acids // Zool. Stud. V. 60. P. 53. <https://dx.doi.org/10.6620/ZS.2021.60-53>
- Haegerbaumer A., Höss S., Ristau K. et al. 2017. The use of meiofauna in freshwater sediment assessments: Structural and functional responses of meiobenthic communities to metal and organics contamination // Ecol. Indic. V. 78. P. 512. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.048>
- Hakenkamp C.C., Morin A. 2000. The importance of meiofauna to lotic ecosystem functioning // Freshw. Biol. V. 44. P. 165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00589.x>
- Kefford B.J., Buchwalter D., Cañedo-Argüelles M. et al. 2016. Salinized rivers: degraded systems or new habitats for salttolerant faunas? // Biol. Lett. V. 12. P. 20151072. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.1072>
- Kurina E.M., Seleznev D.G., Sherysheva N.G. 2023. Dependence of the distribution of alien species of macrozoobenthos on the type and composition of soil in the Volga and Kama reservoirs // Inland Water Biol. V. 16. № 2. P. 311. <https://doi.org/10.1134/S1995082923020141>
- Kurina E.M., Golovatyuk L.V. 2023. Distribution of Malacostracans (Malacostraca, Arthropoda) in rivers of the Semidesert Zone (based on the example of Volgograd Reservoir tributaries) // Biol. Bull. V. 50. № 10. P. 73. <https://doi.org/10.1134/S1062359023100084>
- Lazareva V.I. 2017. Topical and trophic structure of midsummer zooplankton in saline rivers in the Elton Lake basin // Arid Ecosystems. V. 7. № 1. P. 59. <https://doi.org/10.1134/S207909611604003X>
- Loskutova O.A., Baturina M.A. 2022. Macrozoobenthos communities in small tundra lakes of the European northeast of Russia // Inland Water Biol. V. 15. № 6. P. 850. <https://doi.org/10.1134/S1995082922060128>
- Medwedewa N.B. 1926. Die Mikrolauna der Salzseen Elton und Baskuntschak. Mikrokosmos. V. 20(10). P. 201.
- Miranda L.E., Rafaela V., Granzotti D. et al. 2019. Gradients in fish feeding guilds along a reservoir cascade // Aquat. Sci. V. 81. P. 15. <https://doi.org/10.1007/s00027-018-0615-y>
- Olson J.R. 2019. Predicting combined effects of land use and climate change on river and stream salinity // Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. V. 374. № 1764. P. 1471. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018/005>
- Piscart C., Moreteau J-C., Beisel J-N. 2005. Biodiversity and structure of macroinvertebrate communities along a small permanent salinity gradient (Meurthe River, France) // Hydrobiologia. V. 546. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4463-0>
- Schmid-Araya J.M., Hildrew A.G., Robertson A. et al. 2002. The importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream // Ecology. V. 83. № 5. P. 1271. <https://doi.org/10.2307/3071942>

- Sirotinina O.N.* 1928. The fauna of the aquatic Rhynchota of the salt lakes Elton and Bascountchak (Biological station of the Yolga, Saratov) // Entomol. Soc. № 2. P. 5.
- Sowa A., Krodkiewska M., Halabowski D.* 2020. How does mining salinisation gradient affect the structure and functioning of macroinvertebrate communities? // Water, Air and Soil Pollut. V. 231. № 453. P. 1.
- Szadziewski R., Golovatyuk L.V., Sontag E. et al.* 2016. All stages of the Palaearctic predaceous midge *Palpomyia schmidti* Goetghebuer, 1934 (Diptera: Ceratopogonidae) // Zootaxa. V. 4137. № 1. P. 85. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4137.1.6>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 37. P. 130. <https://doi.org/10.1139/f80-017>
- Weber S., Traunspurger W.* 2014. Top-down control of a meiobenthic community by two juvenile freshwater fish species // Aquat. Ecol. V. 48. P. 465.
- Woodowiak F.S.* 1964. The biological system of stream classification used by the Trent Board // Chem. And. Ind. V. 11. P. 443.
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V., Popchenko T.V.* 2017. Macrozoobenthos in saline rivers in the Lake Elton Basin: spatial and temporal dynamics // Inland Water Biol. V. 10. № 4. P. 384. <https://dx.doi.org/10.1134/S1995082917040125>
- Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N. et al.* 2014. Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // Hydrobiologia. V. 722. № 1. P. 115. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1684-5>

The Zoobenthos Researches in Medium-Size and Small Rivers of the Lower Volga River Basin

L. V. Golovatyuk^{1, 2, *}, V. A. Gusakov¹

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzkii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²Samara Federal Research Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of Volga River Basin Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

*e-mail: gollarisa@mail.ru

The article provides an overview of studies of macrozoobenthos and meiobenthos of medium and small rivers of the Lower Volga basin. The study of macrozoobenthos in this region was mainly aimed at determining the taxonomic diversity, quantitative indicators and patterns of formation of bottom communities under the influence of natural and anthropogenic factors. Since the end of the XVIII century, the tasks of research have gradually expanded from inventory-faunal to determining the quantitative, structural and functional characteristics of communities. The study of the macrozoobenthos of rivers is considered in the context of the peculiarities development in various climatic zones of the Lower Volga River basin: forest-steppe, steppe and semi-desert and belonging of rivers to the basins of the Kuibyshev, Saratov and Volgograd reservoirs. The middle rivers in all natural and climatic zones have been studied most fully, while information about the zoobenthos of most small watercourses is often absent or sketchy. To date, the communities of meiobenthos remain practically unexplored in both medium and small rivers. At the present stage, much attention is paid to the zonal distribution of macrozoobenthos, a promising direction is to study the functional features of meiobenthos and macrozoobenthos.

Keywords: tributaries of the Volga River, macrozoobenthos, meiobenthos, research review

УДК 597.55:591.5(285.2)(234.851)

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И ПИТАНИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ГОРНЫХ ЛЕДНИКОВЫХ ОЗЕР ЗАПАДНЫХ СКЛОНОВ УРАЛА

© 2024 г. В. И. Пономарев^{a,*}

^aИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

*e-mail: ronotarev@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 06.02.2024 г.

После доработки 10.05.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

Дан анализ современной структуры и пищевых связей рыбного населения малых ледниковых озер Урала. Выявлены особенности, выражющиеся, прежде всего, в сокращении видового богатства местной ихтиофауны и преобладании одновидового рыбного населения. Число видов рыб, населяющих эти водоемы, коррелирует с высотой их расположения над уровнем моря, площадью и величиной окислительно-восстановительного потенциала воды. Показано, что рыбное население многих малых уральских озер бассейна р. Печоры образовано единственным видом. Установлено, что одновидовая рыбная часть водных сообществ горных озер может быть представлена арктическим гольцом, сибирским или европейским хариусом, щукой, озерным или обыкновенным гольяном, плотвой, окунем. Максимальное количество таких озер выявлено в наиболее высокогорном районе Приполярного Урала. Рассмотрены относительная численность рыб и сдвиги трофической структуры рыбной части водных сообществ. Рыбы—ихтиофаги преимущественно переходят на питание беспозвоночными, случаи каннибализма единичны. Полученные данные анализируются с позиций современных представлений о ледниковой истории Урала.

Ключевые слова: Урал, горные озера, рыбное население, структура, пищевые связи, ледниковая история

DOI: 10.31857/S0320965224060097, **EDN:** WXXGZI

ВВЕДЕНИЕ

Среди наиболее распространенных закономерностей динамики структурной организации биологических сообществ особое место занимает сокращение их видового богатства с продвижением к высоким широтам и увеличением высоты над уровнем моря, а также доминирование представителей одного или двух видов (Begon et al., 2006; Чернов, 2008).

В состав ихтиофауны многочисленных ледниковых озер европейского Севера, сформировавшихся в границах последнего Валдайского (Юрмского) оледенения, входит до 18 видов (Жаков, 1984). При этом видовое богатство рыбной части озерных сообществ определяется как величиной водоемов, так и степенью сукцессионной продвинутости их развития, закономерным образом ведущей к трансформации многовидовых ихтиофаун в двух- и одновидовые (Изменение..., 1982).

Результаты исследований ихтиофауны ледниковых озер европейского Северо-Запада России

показали, что последовательное сокращение озерности ведет к зарастанию и заболачиванию водоемов и, как следствие, к обеднению видового богатства рыбной части водных сообществ, сопровождающегося перестройками и сокращением трофической структуры рыбного населения (Жаков, 1984).

Структуру рыбного населения озер на водосборе крупнейшей североевропейской р. Печоры, а также в бассейнах сопредельных речных систем с этих позиций ранее не изучали. В число ее наиболее общих особенностей входят относительная молодость и характерная для большинства рыб высоких широт существенная эврифагия (Никольский, 1974; Сидоров, Решетников, 2014; Новоселов, 2021). Полифагия чаще связывается с ограниченностью и неустойчивостью кормовых ресурсов арктических и субарктических водоемов (Никольский и др., 1947; Сидоров, 1974). Много вопросов оставляет стратегия и экология питания немногочисленных здесь хищных видов рыб (Сидоров, Решетников, 2014).

В последние годы существенно пересмотрены общепринятые ранее представления о позднедвадцатом возрасте последнего оледенения на Урале; в настоящее время этот возраст оценивается $\leq 60-50$ тыс. лет назад (Astakhov, 2017). В отличие от гораздо более молодых водоемов европейского северо-запада России и восточно-европейских тундр, многие современные малые озера низкогорий западных склонов Приполярного Урала являются реликтами древних, гораздо более крупных озер (Постоленко, 1998).

Результаты исследований Л.А. Жакова (1984) в совокупности с новыми геологическими данными о сроках последних четвертичных оледенений и вовлеченных в них территорий и акваторий (Mangerud et al., 2004) позволяют выдвинуть предположение, что один из вероятных путей трансформации рыбной части водных сообществ в экстремальных условиях Приполярного и Полярного Урала выражается в ее обеднении, в итоге приводящем к формированию одновидового рыбного населения.

Ранее на примере ряда уральских озер нами было рассмотрено разнообразие населения водных беспозвоночных и местного рыбного населения (Лоскутова, Пономарев, 2019; Пономарев, 2019, 2022; Ponomarev, Loskutova, 2020; Ponomarev et al., 2022; Бознак, Пономарев, 2023 и др.).

Цель данной работы – охарактеризовать особенности структуры и питания рыбного населения, связанные с обитанием в горных ледниковых озерах западных склонов Приполярного и Полярного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе рассмотрены результаты проведенных в 1994–2021 гг. полевых исследований рыбного населения горных и предгорных озер европейской части Приполярного и Полярного Урала (рис. 1). Картографическая локализация большинства этих водоемов с привязкой к конкретным бассейнам уральских притоков р. Печоры и условным обозначением (нумерацией) не имеющих географические названия озер представлены ранее (Пономарев, 2017). При этом условные обозначения в бассейне каждого притока р. Печоры автономны, соответственно каждый номер того или иного озера в данной работе сопровождается привязкой к бассейну конкретного водотока.

Общая характеристика изученных озер и их географические координаты даны в ранее опубликованных работах (Бассейн..., 2007; Пономарев, 2018; Ponomarev, Loskutova, 2020; Ponomarev et al., 2022 и др.).

Весьма многочисленные и преимущественно малые по площади озера являются одним из самых характерных элементов ландшафтов

западного макросклона Приполярного и Полярного Урала (Долгушин, Кеммерих, 1959). Только в горной области расположено >4250 озер, из них $\frac{3}{4}$ – на Полярном Урале, остальные – на Приполярном.

По своему происхождению большинство уральских озер – ледниковые, среди которых выделяют каровые, плотинные и моренные (Кеммерих, 1961). Имеющиеся здесь тектонические, пойменные и термокарстовые озера весьма немногочисленны. Формирование водных экосистем горных и предгорных озер Урала имеет непосредственное отношение к истории оледенений (Астахов, 2008; Пучков, 2010) – как в связи с характером формирования самих озерных ванн, так и с происхождением водной фауны этих водоемов.

Все без исключения исследованные озера сохраняют близкий к естественному режим и лишены последствий вовлечения в интенсивную хозяйственную деятельность человека, кроме немногочисленных случаев традиционных форм олениводства и потребительского лова рыбы. Абсолютное большинство водоемов находятся в границах федеральных (национальный парк “Югыд ва”) и региональных особо охраняемых природных территорий Республики Коми (Degteva et al., 2015).

Всего изучено 185 водоемов, расположенных в бассейнах печорских притоков I–III порядка: Щугор, Торговая, Малый Паток, Большой Паток, Войвож-Сыня, Вангыр, Косью, Кожим, Лемва и Уса (водосборы образующих при слиянии этот водоток рек Большая Уса и Малая Уса). Наличие рыбного населения зафиксировано в 121 озере. Абсолютное большинство этих водоемов относится к категории малых и не имеет географических названий.

Как правило, материал собирали в период открытой воды (~4 мес.). Полевым сборам на каждом озере предшествовало его стандартное описание. Температуру, pH, величину окисительно-восстановительного потенциала, электропроводность, содержание растворенного кислорода и общую минерализацию воды измеряли многопараметрическим прибором для определения качества воды U50 (Nogiba, Япония).

Для отлова рыб использовали стандартный ряд финских ставных жаберных сетей длиной 30 м, высотой 1.8 м и с размером ячей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм. Постановку сетей осуществляли на всех представленных в водоемах глубинных горизонтах, преимущественно на дно, однако при обследовании глубоких озер определенное количество сетей вывешивали в толще воды, от 15 до 25 м. Время экспозиции сетей варьировало от 5 до 10 ч.

Относительную численность (плотность) рыб оценивали по показателям индексной оценки из расчета среднего количества отловленных экземпляров рыб, на единицу рыболовного усилия и за единицу времени (экз./(ус.×ч)). Состав

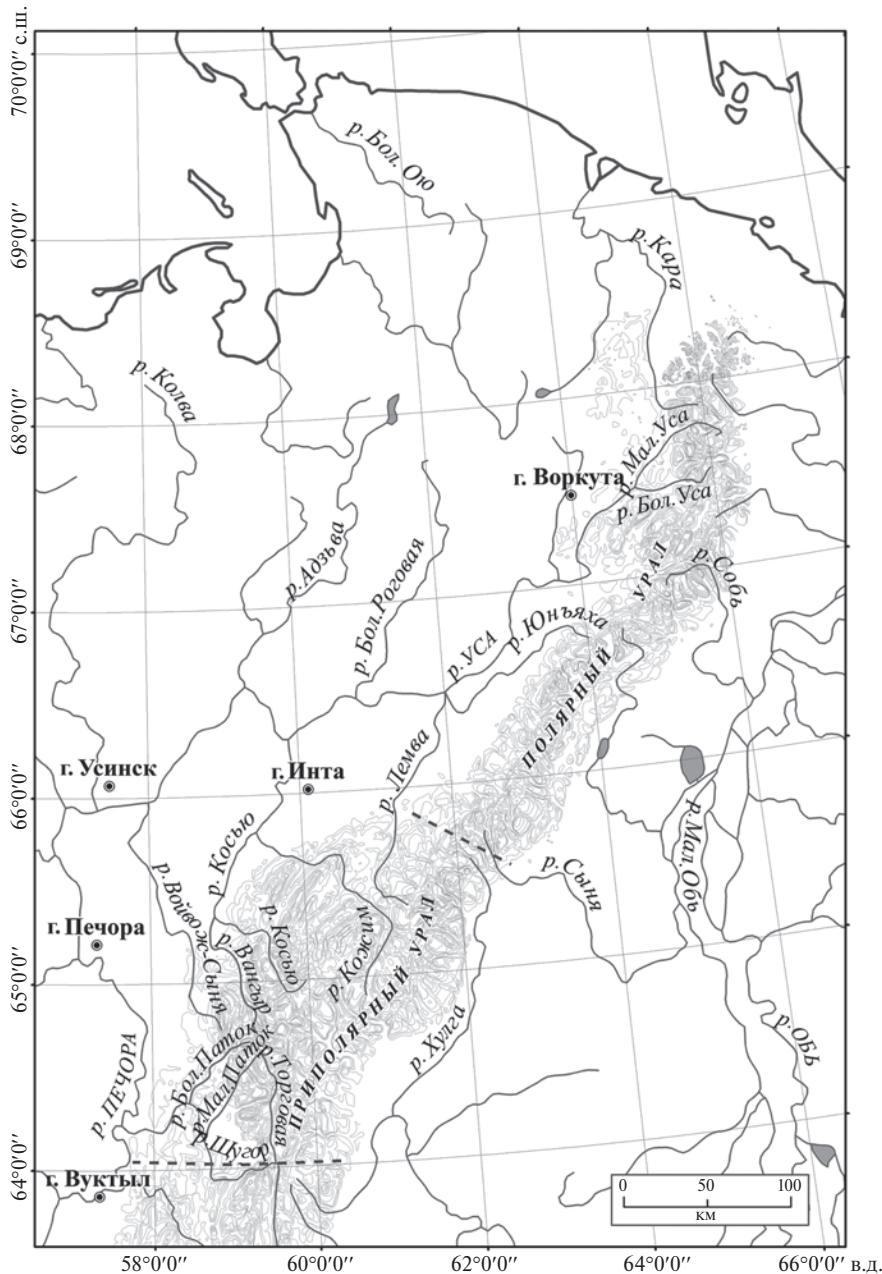


Рис. 1. Карта-схема северных областей Урала.

потребляемых хищными видами рыб пищевых объектов изучали с помощью счетно-массовой методики (Методическое..., 1974).

Собранный материал обрабатывали стандартными методами вариационно-статистической оценки. Дисперсионный анализ и построение графиков проводили в среде R v. 4.2.2 (Москалев, Новаковский, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего в изученных горных и предгорных озерах бассейна р. Печоры зарегистрировано 15 видов рыб,

относящихся к девяти семействам: Salmonidae (арктический голец *Salvelinus alpinus* L.); Coregonidae (обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* L., чир *C. nasus* Pall., пелядь *C. peled* Gm.); Thymallidae (сибирский хариус *Thymallus arcticus* Pall., европейский хариус *Th. thymallus* L.); Esocidae (обыкновенная щука *Esox lucius* L.); Cyprinidae (озерный гольян *Phoxinus perrenurus* Pall., обыкновенный гольян *Ph. phoxinus* L., плотва *Rutilus rutilus* L.); Balitoridae (усатый голец *Barbatula barbatula* L.); Lotidae (налим *Lota lota* L.); Percidae (обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus* L., речной окунь *Perca fluviatilis* L.); Cottidae (обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* L.).

Таблица 1. Состав рыбного населения горных и предгорных озер бассейнов уральских притоков р. Печоры

Вид	Бассейн реки Уса						Бассейн реки Щугор		
	Уса	Лемва	Косью	Кожим	Вангыр	Войвож-Сыня	Бол. Паток	Мал. Паток	Торговая
Арктический голец	+	-	+	+	+	+	-	-	-
Обыкновенный сиг	+	-	-	-	+	-	-	+	-
Чир	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Пелядь	+	+	-	-	+	-	+	-	-
Сибирский хариус	-	+	-	+	-	-	+	-	+
Европейский хариус	+	+	-	+	+	+	+	+	+
Шука	+	+	+	-	+	+	+	+	-
Озерный гольян	-	-	+	-	-	+	-	-	-
Обыкновенный гольян	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Плотва	-	-	+	-	-	+	+	+	+
Усатый голец	-	-	-	-	+	+	-	-	-
Налим	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Ерш	+	+	-	-	-	-	+	+	-
Речной окунь	+	+	+	-	+	+	+	+	-
Подкаменщик	+	+	-	+	-	-	-	+	-
Всего	10	10	7	6	9	9	9	8	5

Примечание. “+” – постоянно обитающий вид; “–” – вид отсутствует или нет данных.

Таблица 2. Число горных и предгорных озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала в бассейне притока р. Печоры, имеющих в составе рыбного населения различное количество видов рыб

Притоки	n_1	n_2							
		8	7	6	5	4	3	2	1
Приполярный Урал									
Торговая	5	-	-	-	-	3	-	-	2
Мал. Паток	21	-	1	4	4	4	4	2	2
Бол. Паток	13	-	-	-	3	3	4	1	2
Щугор	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Войвож-Сыня	17	-	-	-	-	5	3	3	6
Вангыр	13	1	-	-	1	1	2	1	7
Косью	23	-	-	-	-	-	1	9	13
Кожим	10	-	-	-	1	1	2	2	4
Полярный Урал									
Лемва	8	-	1	-	2	2	2	1	-
Уса	10	-	1	1	-	1	-	1	2

Примечание. n_1 – общее число обследованных озер, имеющих рыбное население; n_2 – число озер в градиенте видового состава рыбного населения (от 8 до 1 вида)

Видовой состав рыбного населения уральских озер бассейнов рек Уса и Щугор, двух печорских притоков, на водосборах которых дислоцировано абсолютное большинство горных озер Приполярного и Полярного Урала, весьма сходен (табл. 1). Выявленные различия касаются арктического гольца, населяющего водоемы бассейна р. Уса, чира, отмеченного в оз. Пагаты (бассейн р. Лемва), и усатого гольца, обнаруженного

в озерах бассейнов усинских притоков Вангыр и Войвож-Сыня. Озерный гольян встречен не только в горных и предгорных озерах на водосборе р. Уса, но и в озере Мичавад (бассейн р. Щугор), не включенном в табл. 1.

Количественный состав рыбного населения включает 8 вариантов-градаций и варьирует от 8 видов, населяющих тот или иной водоем, до случаев, когда в озерах обитает единственный вид рыб (табл. 2).

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа связи некоторых характеристик озер и числа населяющих их видов рыб

Показатель	<i>n</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>H</i>	121	10.60	0.001
<i>S</i>	121	15.29	<0.001
<i>h</i>	114	3.42	0.067
<i>T</i>	53	3.83	0.056
pH	53	3.54	0.066
ОВП	44	9.19	0.004
σ	53	0.01	0.949
$M_{\text{общ}}$	25	2.48	0.129

Примечание. Здесь и в табл. 4, *H* – высота над уровнем моря, м; *S* – площадь, га; *h* – максимальная глубина, м; *T* – температура, °С; ОВП – окислительно-восстановительный потенциал, мВ; σ – электропроводность, мСм/см; $M_{\text{общ}}$ – общая минерализация, г/дм³; *n* – объем выборки, *F* – значение критерия Фишера, *p* – уровень значимости. Жирным шрифтом выделены статистически значимые (*p* < 0.05) различия.

Между рядом характеристик озер и числом видов в исследуемых озерах выявлены четко видимые взаимосвязи (рис. 2). Так, статистически значимая прямая зависимость отмечена между числом видов и площадью озер. Обратную зависимость числа видов наблюдали с высотой над уровнем моря и окислительно-восстановительным потенциалом. Остальные показатели озер не показали значимых связей с числом видов (табл. 3).

Обращает внимание крайняя малочисленность горных водоемов бассейна р. Печора с мультивидовым (от 5 до 8 видов) составом рыбного населения. Следует отметить абсолютное превалирование озер, населенных одним видом рыб, на них приходится почти 1/3 (33.1%) всех изученных уральских озер европейского Северо-Востока, в которых живут рыбы.

Максимальное количество водоемов с одновидовым рыбным населением выявлено в высокогорном р-не Приполярного Урала. Так, доля этих озер в бассейнах рек Войвож-Сыня составила 35, Вангыр – 54, Косью – 57, Кожим – 40%. Озера южной части Приполярного (бассейн р. Щугор) и Полярного Урала (водосборы рек Лемва и Уса), характеризующиеся существенно меньшей высотой хребтов, гораздо реже имеют одновидовое рыбное население. Так, их доля в бассейнах рек Щугор и Уса соответствует 20%, в то время как в бассейне р. Лемва подобные водоемы до настоящего времени не обнаружены.

Более половины видового состава рыб (8 из 15), выявленных в горных и предгорных озерах западных склонов Приполярного и Полярного Урала, населяют один или несколько водоемов в качестве единственного обитающего здесь вида (рис. 3). Из рисунка видно, что наиболее часто одновидовое рыбное население представляют арктический голец и щука. Они населяют по девять изученных озер, но арктический голец – только в высокогорной области Приполярного Урала, а

щука – во всем обследованном обширном горном районе. Чуть реже встречается (как единственный населяющий озера вид) обыкновенный гольян (на Приполярном Урале). В настоящее время обнаружены лишь единичные водоемы, населенные только сибирским хариусом или только плотвой (по одному озеру). Только европейский хариус и только окунь зарегистрированы дважды.

В табл. 4 приведены некоторые характеристики ряда горных и предгорных озер бассейна р. Печора, населенных единственным видом рыб. Даже в пик летнего периода температура воды в озерах независимо от высоты над уровнем моря не превышала 20°C, а величина pH, за исключением водоемов, населенных щукой и озерным гольяном, редко выходила за пределы комфорtnого диапазона 6.2–7.3. Некоторый сдвиг значений pH в сторону щелочного диапазона до 7.6–7.94 наблюдалась в озерах, в которых обитали арктический голец и обыкновенный гольян. Также для всех озер с одновидовым рыбным населением характерно высокое насыщение растворенным в воде кислородом. Минимальное, но остающееся на вполне высоком уровне значение этого показателя отмечено для озера, населенного плотвой (4 мг/л).

Результаты сравнительного изучения относительной численности рыб свидетельствуют, с одной стороны, о ее существенном варьировании в различных озерах, населенных одним видом рыб (например, арктическим гольцом, обоими видами гольяна), с другой стороны, о ее стабильно низком значении у щуки (рис. 4). Кроме проиллюстрированных на этом рисунке четырех видов рыб, особенно высокой была относительная численность плотвы (4.05 экз./(*ус. × ч*)) в единственном населенном ею озере) и окуня (в различных озерах от 0.88 до 2.05 экз./(*ус. × ч*) и, заметно ниже – у европейского хариуса (0.2–0.52 экз./(*ус. × ч*)) хариусов. Связь относительной численности с высотой над уровнем моря и глубиной озер не обнаружена.

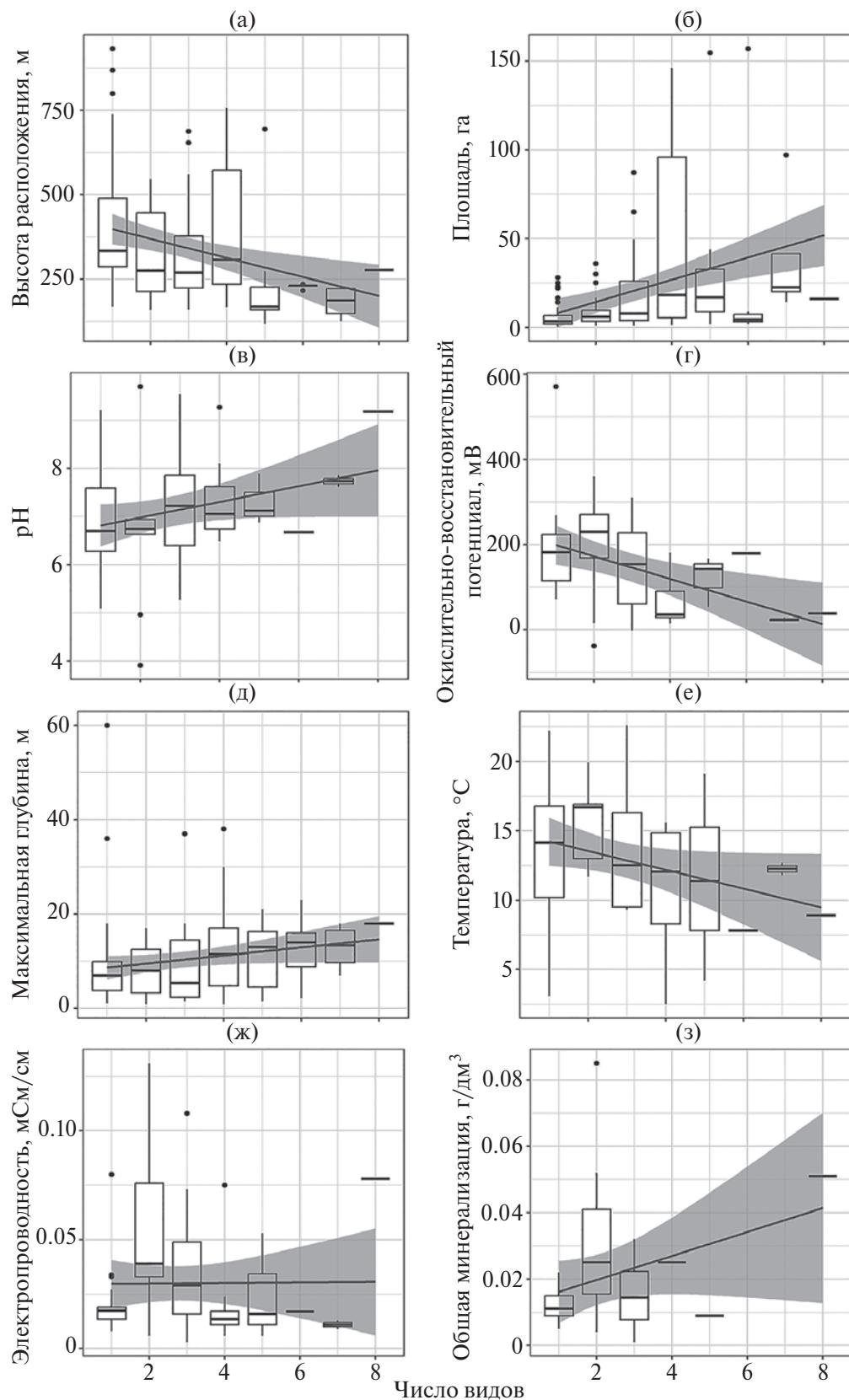


Рис. 2. Связь характеристик озер и числа населяющих их видов рыб. Сплошной линией дана линейная регрессия, серым фоном — доверительный интервал линейной регрессии.

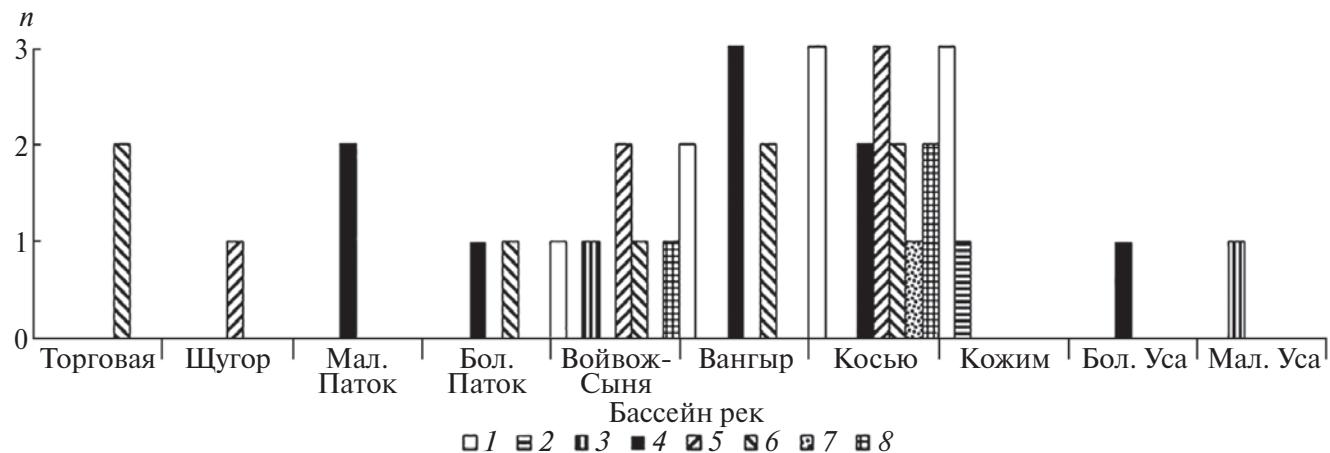


Рис. 3. Видовой состав рыбного населения озер Приполярного и Полярного Урала. 1 – арктический голец, 2 – сибирский хариус, 3 – европейский хариус, 4 – щука, 5 – озерный гольян, 6 – обыкновенный гольян, 7 – плотва, 8 – окунь, n – число озер.

Таблица 4. Общая характеристика некоторых горных и предгорных озер Приполярного и Полярного Урала (бассейн притока р. Печора), населенных одним видом рыб

Озеро	Приток	H	S	h	Дата отлова	T	pH	ОВП	σ	$M_{\text{общ}}$
Арктический голец										
16	Вангыр	425.4	3.6	6.5	10.08.2012	10.2	7.37	571	0.034	0.022
9	Косью	328.5	3.3	8.2	02.08.2014	10.3	7.21	116	0.017	0.011
Скалистое	Кожим	737.8	16.6	60	21.07.2018	16.1	7.94	258	0.019	0.012
Щука										
18	Мал. Паток	214.6	2.5	1.1	09.06.2004	9.7	6.15	115	0.017	
2	Бол. Паток	169.0	0.8	3.7	01.06.2013	3.1	5.86	268	0.016	0.011
Озерный гольян										
12к	Войвож-Сыня	273.0	1.5	7.0	22.08.2014	16.4	5.09	171	0.080	0.005
11	Косью	308.0	1.2	11.0	05.08.2014	15.8	6.47	223	0.027	0.018
Обыкновенный гольян										
9	Войвож-Сыня	261.5	2.2	5.3	26.08.2013	9.5	7.85	241	0.029	0.019
8	Косью	333.0	2.7	10.0	02.08.2014	17.6	7.66	178	0.015	0.010
Плотва										
3	Косью	382.0	2.4	6.2	05.08.2015	18.4	6.21	186	0.012	0
Речной окунь										
12	Косью	310.7	1.8	10.0	04.08.2014	16.9	6.59	182	0.008	0.005

Анализ выявленных на западных склонах Приполярного и Полярного Урала озер с двумя видами рыб показал высокую степень доминирования окуня, обитающего совместно со щукой в озерах

бассейнов рек Большой Паток (99.5 и 96%), Войвож-Сыня (99 и 98.6%), Косью (99.6, 99.5 и 95.3%), а также с обыкновенным гольяном в бассейне р. Косью (97%). Высокое доминирование

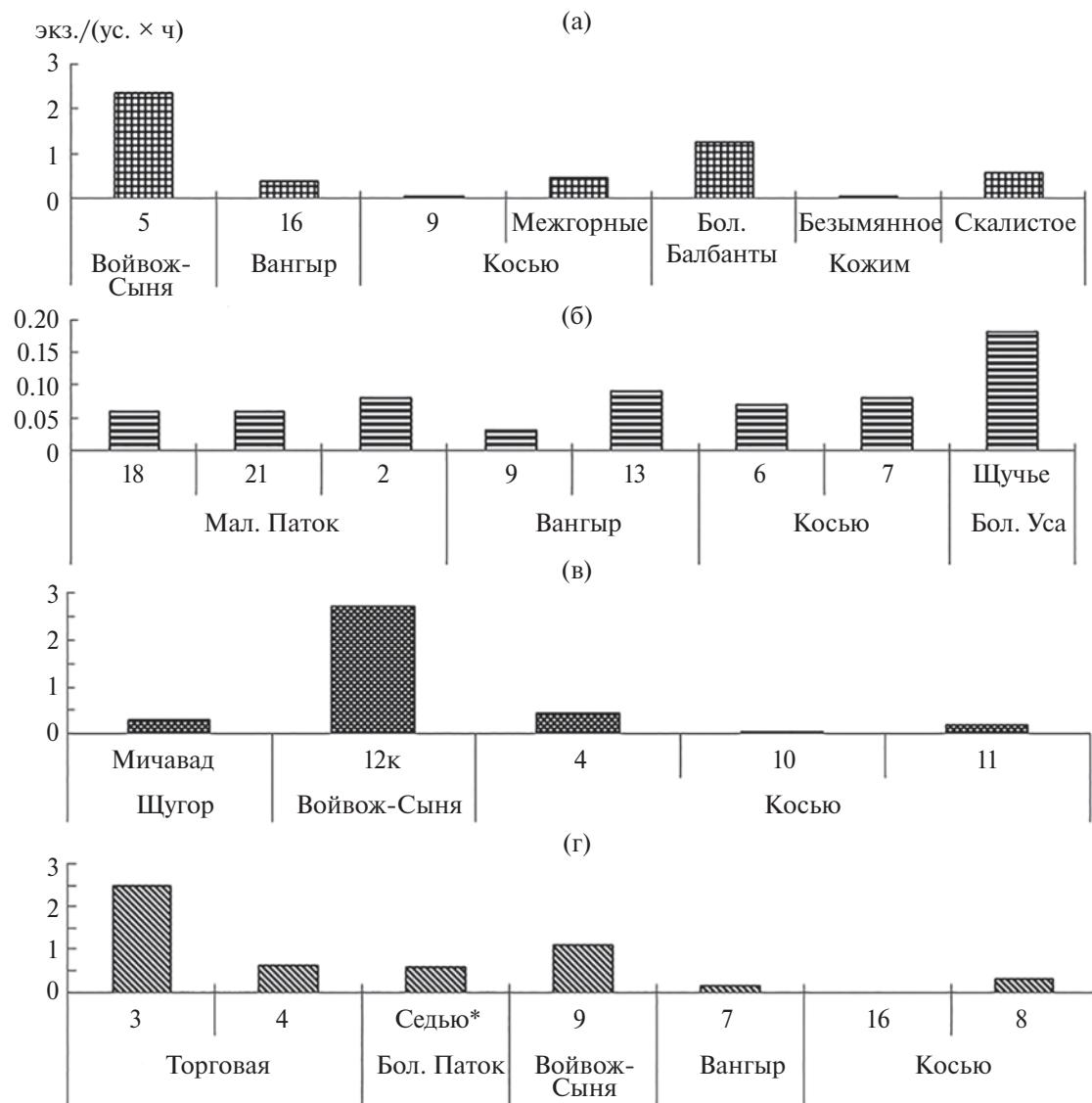


Рис. 4. Относительная численность рыб (экз./(ус. × ч)) в озерах Приполярного и Полярного Урала: а – арктический голец, б – щука, в – озерный гольян, г – обыкновенный гольян; * – исток р. Седью. По оси абсцисс: верхний ряд – названия и/или условные номера озер, нижний – соответствующие бассейны рек.

наблюдали и у европейского хариуса (98.1%) в паре с арктическим гольцом в одном из озер бассейна р. Войвож-Сыня.

Проведено изучение характера питания хищников, образующих одновидовое рыбное население уральских озер, для определения возможных перестроек состава их пищевого спектра. Установлено, что в водоемах при обитании в них единственного вида – арктического гольца, степень хищничества (в данном случае каннибализма) чрезвычайно низка: встречаемость рыбной пищи в составе пищевого комка этого вида из разных озер не превышает 3–4% (табл. 5).

Аналогично арктическому гольцу, активно питающаяся щука в основном потребляет беспозвоночных (табл. 6). Только в одном озере на водосборе р. Большой Паток выявлены единичные

случаи каннибализма, а также питания переплавающими водоем млекопитающими и птицей, у остальных особей в пищевых комках преобладали личинки стрекоз. В трех озерах бассейнов рек Вангыр и Большая Уса щука питалась только бокоплавами *Gammarus* sp. Рацион окуня большей частью состоял из бентических беспозвоночных.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Структура рыбной части водных сообществ исследованных в работе уральских озер в целом соответствует широко распространенным среди биологических сообществ закономерностям, выражющимся в сокращении видового богатства с продвижением к высоким широтам и увеличением высоты над уровнем моря и

Таблица 5. Характер питания арктического гольца в горных и предгорных озерах бассейна притока р. Печоры, населенных одним видом рыб

Озеро	Приток	<i>n</i>	Дата отлова	<i>t</i>	<i>T</i>	<i>V</i>	
						I	II
5	Войвож-Сыня	30	08.2011	10	16.4	100	3
16	Вангыр	26	08.2020	5	13.5	100	4
Межгорные	Косью	35	07.2021	8	5.8	89*	—
Верхние Балбанты	Кожим	33	07.2005	7	9.9	97*	3
Скалистое	Кожим	4	07.2018	9	16.1	100	—

Примечание. *n* – объем выборки; *t* – время застоя сетей; *T* – температура, °C; *V* – встречаемость в пищевом комке, %; I – беспозвоночные, II – рыбы; “–” нет данных; *часть особей в период отбора проб была с пустым пищеварительным трактом.

Таблица 6. Характер питания щуки в горных и предгорных озерах бассейна притока р. Печора, населенных только этим видом рыб

Озеро	Приток	<i>n</i>	Дата отлова	<i>V</i>		
				I	II	III
18	Мал. Паток	8	06.2004	—	—	100 (нет содержимого)
2	Бол. Паток	9	06.2013	78	11	11 (нет содержимого) 22 (землеройки, кулик)
9	Вангыр	12	06.2011	25	—	75 (нет содержимого)
13	Вангыр	7	06.2011	100	—	—
6	Косью	9	08.2014	44	—	56 (нет содержимого)
7	Косью	9	08.2014	67	—	33 (нет содержимого)
Щучье	Бол. Уса	16	09.2009	75	—	25 (нет содержимого)

Примечание. *n* – объем выборки; *V* – встречаемость в пищевом комке, %; I – беспозвоночные, II – рыбы, III – прочие; “–” – пищеварительные тракты без содержимого не обнаружены.

доминированием представителей одного или двух видов (Begon et al., 2006; Чернов, 2008). Более того, можно рассматривать малочисленность водоемов с мультивидовым рыбным населением и, напротив, максимально широкое распространение озер, населенных единственным видом рыб, как специфическую черту водных сообществ горных озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала, обусловленную, по-видимому, временем образования этих водоемов.

Все уральские озера с одновидовым рыбным населением относятся к категории малых. Они расположены преимущественно на высоте >300 м над уровнем моря (за исключением озер, в которых обитает только щука – ~200 м и даже несколько ниже). Для них характерен широкий спектр максимальных глубин, от нескольких метров до первых десятков метров. Лишь одно из щучьих озер, очевидно, в подледный период промерзает до дна, в связи с чем явно используется щукой лишь в период открытой воды.

За редким исключением, обладающие рыбным населением уральские озера бассейна р. Печоры связаны с верховьями ее малых горных притоков III–V порядка постоянными или временными

протоками, обычно характеризующимися значительными перепадами высот, исключающими заход рыб в озера. Как правило, после завершения весеннего половодья эти протоки слабо выражены и мелководны; начиная с периода становления ледового покрова и вплоть до его распаления, они перемерзают до дна, также препятствуя миграциям рыб.

Примеры озер с одновидовым рыбным населением имеются в специальной литературе; указывается, что эти водоемы населены видами рыб, способными обитать в экстремальных условиях (Жаков, 1984), среди них карась и щука (Изменение..., 1982), окунь и гольян (Жаков, 1984), арктический голец (Жаков, 1984; Мельниченко, 2008), налим и плотва (Алм, 1961).

В четвертичный период ключевое воздействие на нынешний облик северных областей Урала, помимо нарастающего орогенеза, оказали резкие периодические климатические изменения, приводившие к периодическим покровным оледенениям (Астахов, 2008; Андреичева и др., 2015). Установлено, что максимальное из них доходило вплоть до района истоков р. Печора (Пучков, 2010), оказывая воздействие и на соседние, не охваченные ледником водосборы (Назаров и др., 2015).

Как стало известно в результате новейших исследований, скандинавские покровные оледенения не коснулись Урала и Приуралья. Малые горные озера бассейна р. Печора не являются остатками огромного приледникового озера Коми, затопившего ~80–100 тыс. лет назад низменные районы между Баренцево-Карским ледяным щитом на севере и континентальным водоразделом на юге (Mangerud et al., 2004). Действительно, его максимальные уровни не превышали 110 м над уровнем моря, а изученные нами водоемы располагаются на высоте >200 м.

В отличие от этих водоемов, озера северо-запада европейской части России рассматриваются как остаточные водоемы приледниковых озер валдайского времени (Кудерский, 2017). Фауна рыб этого региона последовательно формировалась в приледниковых озерах, а затем, по мере их деградации и сокращения озерности, – в водоемах –наследниках. Завершающие этапы регressiveных сукцессий приводили в отдельных случаях к образованию двух- и одновидового рыбного населения (Жаков, 1984).

Многолетние исследования изменений структуры рыбного населения на примере Сямозера показали, что в ходе естественного уменьшения площади озер и их водности происходило сокращение видового состава рыбного населения, в крайнем варианте – до двух и даже одного вида (Изменение..., 1982). При этом существенное снижение содержания кислорода в водоеме могло привести к формированию одновидовой карасевой части водного сообщества, а при снижении pH в озерах оставались только щука (Изменение..., 1982) и окунь (Жаков, 1984).

С этими результатами хорошо согласуются полученные нами данные по озерам с одновидовым рыбным населением озер европейской части Приполярного и Полярного Урала. Хотя насыщенность кислородом во всех озерах региона остается высокой, сдвиг pH в кислую сторону характерен для горных озер бассейна р. Печора, населенных только щукой и, кроме того, озерным гольяном, либо плотвой, либо окунем.

Величина электропроводности варьирует в относительно широких пределах, достигая минимума в водоемах, где обитает плотва или окунь, что также можно рассматривать как результат низкой минерализации горных водоемов.

С учетом приведенных выше новейших геологических данных, свидетельствующих о гораздо более старшем возрасте многих уральских озер по сравнению с голоценовыми водоемами европейского Северо-Запада России, становится вполне приемлемым предположение о регистрации нами завершающих этапов сукцессий рыбной части водных сообществ относительно большого количества озер западных склонов

Урала с формированием одновидового рыбного населения. При этом следует принять во внимание, что в экстремальных условиях Арктики и Субарктики, а также горных высот скорость сукцессий существенно замедляется (Чернов, 2008). Это обстоятельство уже с биологических позиций подтверждает геологические данные о формировании горных озер Приполярного Урала не позже середины позднего плейстоцена (Astakhov, 2017). Их возраст как минимум в 5–6 раз старше послеледниковых озер европейского Северо-Запада России (Жаков, 1984).

Выявленные в работе случаи высокой степени доминирования одного из видов в тех водоемах, где отмечено двухвидовая структура рыбного населения, может указывать на то, что в будущем такие водоемы могут быть тоже населены лишь одним видом рыб.

В последние годы отмечено последовательное распространение плотвы в предгорных и горных водоемах Северного и Приполярного Урала, связанных с реками короткими протоками без резких перепадов высот (Пономарев, 2019; Ponomarev et al., 2022). В обозримом будущем не исключено аналогичное заселение горных озер Урала и другими видами рыб, однако это не может иметь массовый характер в связи с высокой степенью изоляции большинства из этих водоемов и сохраняющимися экстремальными высокогорными условиями среди высоких широт.

Хорошо известно, что большинству рыб высоких широт свойственна значительная эврифагия (Никольский, 1974; Сидоров, Решетников, 2014; Новоселов, 2021). При этом считается, что, как правило, имеющие место изменения пищевого спектра рыб следуют за перестройками кормовой базы, а активная роль консументов почти не принимается во внимание. Также широко известна облигатная роль в трофической структуре водоемов хищников, обеспечивающих устойчивость экосистем, и в отсутствие ихтиофагов среди беспозвоночных, рыб, птиц и млекопитающих восполнляемая появлением хищных форм среди ранее относительно “мирных” видов рыб (Изменение..., 1982).

Нами установлено, что виды рыб, в единственном числе населяющие водоемы западных склонов Приполярного и Полярного Урала, относятся преимущественно к числу хищников (арктический голец, щука, окунь) и фитофагов (оба вида гольяна, плотва). Исходно типичные эврифаги и планктофаги среди них отсутствуют. Однако анализ содержимого желудочно-кишечных трактов хищных рыб горных озер бассейна р. Печоры показал крайне редкие среди них проявления каннибализма и переход на эврифагию, преимущественно бентофагию (арктический голец и щука).

В случае со щукой это можно связать с ее низкой численностью в изученных озерах и выеданием молоди на ранних стадиях жизненного цикла. Численность арктического гольца в озерах, где он единственный вид обитающих здесь рыб, существенно варьирует. Однако даже при наличии молоди разных поколений и карликовых форм массового перехода на каннибализм не происходит. Аналогичная закономерность ранее выявлена А.З. Амстиславским (1976).

В наших сборах в одном из водоемов бассейна р. Вангыр, где обитает карликовая форма арктического гольца, оказался экземпляр, многократно превосходящий остальных рыб по размерам, с полупереваренными фрагментами более мелкой особи арктического гольца. Подобные факты, выявленные нами и в других населенных арктическим гольцом горных озерах европейской части Урала (неопубликованные данные) могут свидетельствовать, что при переходе на каннибализм такие особи получают преимущество в темпе роста и жизнеспособности.

Судя по присутствию в составе пищевого комка у взрослых особей щуки из некоторых озер бассейнов рек Вангыр и Малая Уса только бокоплавов, в этих локальных группировках хищников по меньшей мере в определенные периоды жизненного цикла происходит переход на питание планктоном. А.И. Островским (1990) установлено, что пресноводный гаммарус *Gammarus lacustris* широко представлен в планктоне оз. Сев-Лич, особенно в периоды дефицита кислорода у дна, когда даже предпочитающая обитание в бентосе молодь бокоплавов переходит к обитанию в толще воды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия подверглись основательной ревизии традиционные представления о повышении устойчивости сообщества при усложнении его структуры (обзор: Begon et al., 2006). С этих позиций наиболее устойчивыми оказываются не сообщества тропических областей, как это принято считать, а умеренных и высоких широт, поскольку с продвижением на север заметно сокращается число видов, входящих в те или иные сообщества (правило Уоллеса), а также число трофических уровней и экологических ниш, вследствие чего происходит существенное упрощение структуры сообществ, в том числе и водных (Чернов, 2008).

При исследовании рыбного населения горных ледниковых озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала выявлены особенности его структуры, выражющиеся прежде всего в сокращении видового богатства местной ихиофауны и преобладании одновидового рыбного населения. Число видов рыб, населяющих эти водоемы,

коррелирует с высотой их расположения над уровнем моря, площадью и величиной окисительно-восстановительного потенциала воды. В водоемах, населенных единственным видом рыб, наблюдаются сдвиги трофической структуры рыбной части водного сообщества при сохранении ее основных элементов и сведении к минимуму хищничества со стороны рыб-хищофагов. Можно предположить, что эта ниша восполняется преимущественно за счет хищных млекопитающих и птиц.

Последующие исследования позволят уточнить, представляет ли собой формирование одновидового рыбного населения заключительный этап регressiveных сукцессий экосистем ледниковых озер Урала, или это происходит в результате послеледникового распределения рыб в зонах оптимума их условий обитания. Не исключено, что при изменении климатических и орографических условий такие озера способны обрести роль своеобразных рефугиумов, из которых станет возможным расселение видов с последующим усложнением видового состава связанных с ними озерно-речных систем.

В дальнейшем особый интерес вызывает изучение истории формирования ихиофауны водоемов региона в голоцене и стратегий выживания рыб в условиях чрезвычайно краткого вегетационного периода, низких температур и ограниченных пищевых и пространственных ресурсов. Весьма перспективным представляется изучение морфологической и генетической изменчивости арктического гольца, пеляди и сибирского хариуса относительно изолированных горных озер Приполярного и Полярного Урала в зоне контакта сибирской и европейской фаун.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен руководству ООО “Газпром трансгаз Ухта” за транспортное обеспечение исследовательских работ. Автор благодарит сотрудника Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН А.Б. Новаковского за ценные советы при проведении статистической обработки материалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” (рег. № 122040600025-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амстиславский А.З.* 1976. О двух формах гольца рода *Salvelinus* из озера Большое Щучье (Полярный Урал) // Экология. № 2. С. 86.
- Андреичева Л.Н.* и др. 2015. Природная среда неоплестостоцена и голоценов на Европейском Северо-Востоке России. М.: ГЕОС.
- Астахов В.И.* 2008. Начала четвертичной геологии: Учебное пособие. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та.
- Бассейн реки Малый Паток: дикая природа. 2007. Сыктывкар: Изд-во "Парус".
- Бознак Э.И., Пономарев В.И.* 2023. Популяционная структура сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) в озерно-речной системе Приполярного Урала // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 5. С. 582. <https://doi.org/10.31857/S004287522305003X>
- Долгушин Л.Д., Кеммерих А.О.* 1959. Горные озера Приполярного и Полярного Урала // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. № 5. С. 76.
- Жаков Л.А.* 1984. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука.
- Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. 1982. М.: Наука.
- Кеммерих А.О.* 1961. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР.
- Кудерский Л.А.* 2017. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Т. 5. Сб. науч. тр. ФГБНУ ГосНИИОРХ. Вып. 344. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Лоскутова О.А., Пономарев В.И.* 2019. Фауна водоемов бассейна реки Малый Паток (Приполярный Урал). II. Беспозвоночные // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 2. С. 85. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040272>
- Мельниченко И.П.* 2008. Рыбные ресурсы полярной части Урала и западного Ямала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 23 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука.
- Москалев А.А., Новаковский А.Б.* 2014. Статистические методы в экологии с использованием R, Statistica, Excel и SPSS. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та.
- Назаров Н.Н., Чернов А.В., Копытов С.В.* 2015. Перестройки речной сети северного Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене // Географический вестник. Физическая география, ландшафтovedение и геоморфология. № 3(34). С. 26.
- Никольский Г.В.* 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк.
- Никольский Г.В. и др.* 1947. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП.
- Новоселов А.П.* 2021. Видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны бассейна р. Печоры // Биология внутр. вод. № 3. С. 261. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030116>
- Островский А.И.* 1990. Экология *Gammarus lacustris* Sars в озере Сев-Лич // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск: Навука і езхніка. С. 37.
- Пономарев В.И.* 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми науч. центра УрО РАН. Вып. 2(30). С. 16.
- Пономарев В.И.* 2018. Ихиофауна бассейна реки Большой Паток (Приполярный Урал) // Fauna Урала и Сибири. № 1. С. 144. <https://doi.org/10.24411/2411-0051-2018-10112>
- Пономарев В.И.* 2019. Fauna водоемов бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал). I. Рыбы // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 1. С. 14. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040302>
- Пономарев В.И.* 2022. Высотное распределение рыбного населения озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Биология внутр. вод. № 2. С. 158. <https://doi.org/10.31857/S0320965222020097>
- Постоленко Г.А.* 1998. Генезис и время существования плейстоценовых озер в западных предгорьях Приполярного Урала // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. СПб.: Наука. С. 54.
- Пучков В.Н.* 2010. Геология Урала и Приуралья (актуальные вопросы стратиграфии, тектоники, геодинамики и металлогенеза). Уфа: ДизайнПолиграфСервис.
- Сидоров Г.П.* 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С.* 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изданий КМК.
- Чернов Ю.И.* 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Alm G.* 1961. Die Ergebnisse der Fischaußsätze in den Kalarne-Seen // Inst. Freshwater Res. Drottingholm Rep. № 42. P. 5.
- Astakhov V.I.* 2017. A New model of pleistocene glaciation in the Northern Urals // Doklady Earth Sciences. V. 476. P. 1200.
- Begon M., Townsend C., Harper J.* 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publ.
- Degteva S.V. et al.* 2015. Striking the balance: Challenges and perspectives for the protected areas network in northeastern European Russia // Ambio. V. 44. P. 473.
- Mangerud J. et al.* 2004. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quaternary Science Reviews. V. 23. № 11–13. P. 1313.
- Ponomarev V.I., Loskutova O.A.* 2020. Effect of elevation gradient on the structure of aquatic communities in the Vangyr River Basin, the Subpolar Urals // Rus. J. Ecol. V. 51. № 1. P. 72. <https://doi.org/10.1134/S1067413620010099>
- Ponomarev V.I., Loskutova O.A., Kononova O.N.* 2022. Structure of aquatic communities in mountain lakes of the Torgovaya river basin (Subpolar Ural) // Rus. J. Ecol. V. 53. № 5. P. 404. <https://doi.org/10.1134/S1067413622050101>

Features of the Structure and Nutrition of the Fish Population in Mountain Glacial Lakes on the Western Slopes of the Urals

V. I. Ponomarev^{1,*}

*¹Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of
Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

**e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru*

The paper analyzes the modern structure and food relations of the fish population of the small glacial lakes of the Urals. The features that are expressed primarily in the reduction of the species richness of the local ichthyofauna and the predominance of a single-species fish population are revealed. The number of fish species inhabiting these reservoirs correlates with the height of their location above sea level, the area and the value of the redox potential of water. It is shown that the fish population of many small Ural lakes of the Pechora River basin is formed by a single species. It is established that the single-species fish part of the aquatic communities of mountain lakes can be represented by Arctic char, Siberian and European grayling, pike, lake and common minnow, roach and perch. The maximum number of such lakes was found in the highest mountainous region of the Circumpolar Urals. The relative abundance of fish and shifts in the trophic structure of the fish part of aquatic communities are considered. Fish-ichthyophages mainly switch to eating invertebrates, while cases of cannibalism are rare. The data obtained are analyzed from the standpoint of modern ideas about the glacial history of the Urals.

Keywords: Urals, mountain lakes, fish population, structure, food relations, glacial history

УДК 597-113.4:597.553.2

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РОСТЕ МУКСУНА *Coregonus muksun* р. ОБИ

© 2024 г. А. К. Матковский^{a,*}, Т. А. Красноперова^a

^aТюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“Госрыбцентр”), Тюмень, Россия

*e-mail: a.matkovskiy@gosrc.vniro.ru

Поступила в редакцию 05.10.2022 г.

После доработки 17.05.2024 г.

Принята к публикации 21.05.2024 г.

В многолетнем аспекте (2000–2020 гг.) отмечено снижение темпа роста у особей муксuna р. Обь. Данные изменения происходят на фоне снижения численности популяции, носят противоестественный характер и связаны с многолетним высокоселективным промыслом и потеплением климата. В результате потепления климата ухудшились условия нагула муксuna, а также возросла конкуренция со стороны других более теплолюбивых видов. Продолжительный интенсивный и высокоселективный промысел является основным отрицательным фактором, который привел к изменению размерно-возрастной структуры популяции. В целом изменения идут в сторону тугорослости и дальнейшего снижения репродуктивных и продукционных показателей популяции.

Ключевые слова: муксун, скорость роста, селективность промысла, потепление климата, плотность популяции

DOI: 10.31857/S0320965224060103, **EDN:** WXTQVD

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время численность обского муксuna (*Coregonus muksun* Pallas) ежегодно сокращается, несмотря на применяемые меры по восстановлению популяции. Основная причина снижения численности – неискореняемое браконьерство (Матковский, 2019а), поскольку промышленный вылов муксuna запрещен с 2014 г. Наряду с браконьерством серьезными проблемами являются глобальное потепление климата и высоко селективное рыболовство, которое на протяжении многих лет осуществляется плавными сетями в период анадромной миграции муксuna. Несмотря на запрет промышленного вылова муксuna, изъятие его плавными сетями продолжается при промысле других видов. Хорошо известно, что потепление климата отрицательно сказывается на условиях обитания холоднолюбивой ихтиофауны. Однако снижение плотности популяции должно сопровождаться увеличением темпа роста особей (Мина, Клевезаль, 1976), но в случае обского муксuna этого не происходит.

Цель настоящей работы – изучить происходящие многолетние изменения в росте муксuna р. Обь и выяснить обуславливающие их причины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения роста муксuna использовали фактические измерения длины и массы рыб и результаты обратных расчеслений размеров рыб по измеренным радиусам чешуи (Чугунова, 1959). Перед измерением чешую промывали в растворе аммиака. Для измерения использовали окуляр микрометр 8× со шкалой на бинокулярном микроскопе МБС-10 в проходящем свете, при восьмикратном увеличении окуляра и четырехкратном увеличении объектива, объектив f = 90 мм.

Чешуя промерена у 1129 экз. рыб за 2001, 2007, 2010–2020 годы, что позволило получить представление о росте особей во многих поколениях муксuna. Кроме того, для анализа изменений в росте использовали данные в работе (Князев, Крохалевский, 1995).

Для обратных расчеслений использовали зависимость с латеральным радиусом чешуи:

$$l_i = \frac{l r_i^{0.7269}}{r^{0.7269}},$$

где l_i – промысловая длина рыбы в i год жизни, мм; l – промысловая длина рыбы, мм; 0.7269 – угловой коэффициент прямой; r_i – размер радиуса



Рис. 1. Уровень воды в створе Обь-Салехард по данным гидрометслужбы.

чешуи до годового кольца, соответствующего i —тому году, ок. мкм; r — радиус чешуи, ок. мкм.

При определении углового коэффициента размерный ряд рыб был представлен особями промысловой длины 151–557 мм.

При изучении индивидуального массового роста для перехода от длины к массе рыбы применяли уравнение (Тюрин, 1927):

$$W = a \times l^b,$$

где W — масса рыбы, г; a , b — коэффициенты.

Поскольку гидрологические условия оказывали существенное влияние на рост рыб, то зависимости строили с учетом водности года. Коэффициенты уравнения для разных лет водности приведены в табл. 1. При расчете коэффициентов уравнений в качестве маловодных лет использовали данные 2011 и 2012 гг., для средневодных лет — 2010, 2014 и 2020 гг., для многоводных лет — 2015 и 2016 гг. (рис. 1). Возможность применения такого подхода рассмотрена ранее (Матковский, Красноперова, 2022).

Изменения в массовом и линейном росте изучали с учетом существующих рекомендаций и посредством анализа ряда показателей: абсолютных приростов, средних значений массы и удельной скорости роста (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001).

Таблица 1. Коэффициенты уравнения роста массы муксунна для разных лет водности

Год	a	b	R^2	n
Маловодный	0.0056	3.2581	0.8957	255
Средневодный	0.0100	3.1104	0.9251	295
Многоводный	0.0081	3.1622	0.8993	285

Примечание. R — коэффициент детерминации; n — число обследованных особей, экз.

Большее внимание уделяли росту массы, поскольку он более чувствителен к переменам в физиологическом состоянии организма рыбы (Мина, Клевезаль, 1976).

Плотность популяции рассчитывали как отношение промысловой численности вида к наибольшей площади затопления поймы нижней низовьев р. Оби (Усачев и др., 2001). Расчет численности проводили по вероятностной когортной модели (Матковский, 2019б). Для удобства отображения результатов рассчитывали индексы плотности как отношение годового значения плотности к максимальному значению этого показателя в анализируемой выборке.

Для сравнительного анализа воздействия селективности промысла на рост рыб использовали данные по сибирской ряпушке (*Coregonus sardinella* Val.) Обской губы за период 1991–2021 гг. и данные по муксуну бассейнов рек Лены и Енисея за разные годы исследований. Численность ряпушки как вида с относительно коротким жизненным циклом определяли методом восстановленного запаса рыб (Матковский, 2001, 2006). По муксуну других бассейнов использовали опубликованные данные (Борисов, 1928; Подлесный, 1958; Дормидонтов (цит. по: Кириллов, 1972); Кириллов, 2002; Бурмистров, Кириллов, 2018), а также результаты сборов Госрыбцентра в Енисейском заливе в 2022–2023 гг. (табл. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты исследований (рис. 2) свидетельствуют, что средняя удельная скорость роста у рыб возраста 3–11 лет в 2010–2020 гг. по сравнению с периодом 2000–2009 гг. снизилась на 24% по линейному и на 14% по массовому росту (с 0.118 ± 0.023 до 0.089 ± 0.020 и с 0.356 ± 0.080 до 0.305 ± 0.077 соответственно). Наиболее выраженное снижение роста зафиксировано у рыб старше 6 лет. В многолетнем ряду значений темп

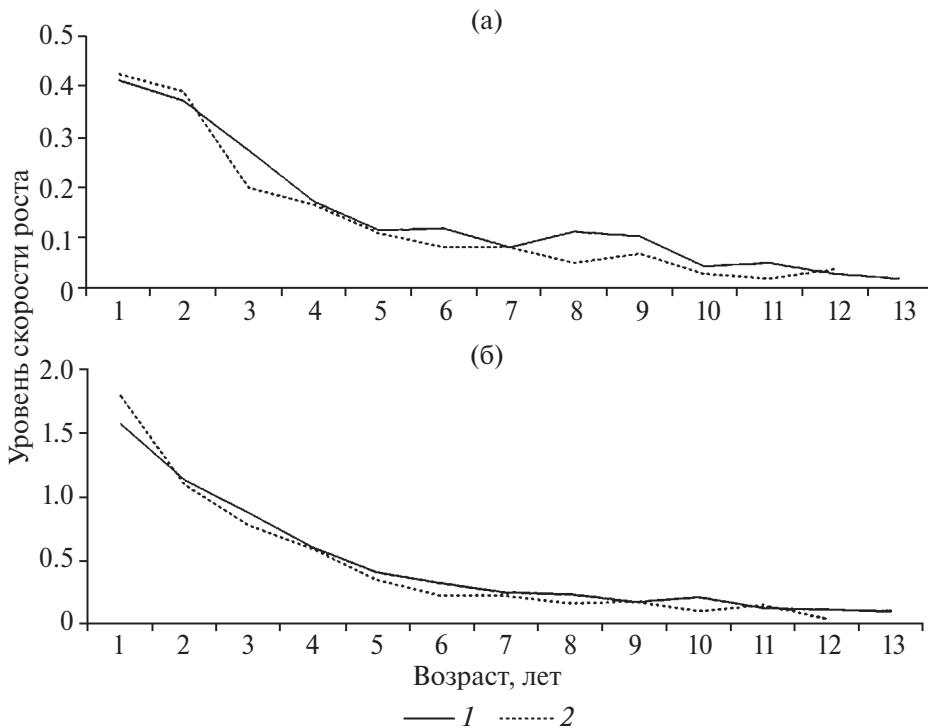


Рис. 2. Удельная скорость линейного (а) и массового (б) роста муксун за 2000–2009 (1) и 2010–2020 годы (2).

Таблица 2. Средняя масса муксун в Енисейском заливе, август 2022 г. и 2023 г.

Возраст	2022 г.		2023 г.	
	W	n	W	n
2+	—	—	74.0	1
3+	120.7	3	—	—
4+	528.0	3	376.0	2
5+	544.8	42	650.8	20
6+	693.4	45	771.0	20
7+	865.5	12	847.3	16
8+	—	—	1087.0	4
9+	—	—	—	—
10+	—	—	—	—
11+	1244.0	1	—	—

Примечание. W – средняя масса рыб, г; n – число обследованных особей, экз.; “–” – данные отсутствуют.

роста снижался в большинстве возрастных групп и это происходило на фоне сокращения численности популяции. Удельная скорость массового роста рыб с диапазоном 750–2500 г в 1960-х годах прошлого столетия по сравнению с периодом 2010–2020 гг. была выше на ~30% – 0.191 ± 0.032 и 0.116 ± 0.023 соответственно (рис. 3). Сравнение этих периодов представляет особый интерес, поскольку в 1960-х годах численность муксун также была сильно сокращена.

Если рассматривать изменения в росте отдельных генераций, то результаты выглядят еще более контрастными (рис. 4). Рыбы 1990–1995 гг.

рождения отстают по темпу роста от генераций 2000–2005 гг. рождения до 10-годовалого возраста. Затем темп роста у генераций 1990–1995 гг. становится более высоким. Отставание в росте у генераций 2010–2015 гг. рождения от поколений 1990–1995 и 2000–2005 гг. начинается в более раннем возрасте – 5+. Снижение плотности популяции, в отличие от 1980-х и 1990-х годов, не приводит к увеличению скорости роста у рыб более старшего возраста, что видно на примере особей муксун возраста 9 лет (рис. 5). Таким образом, в современный период темп роста обского

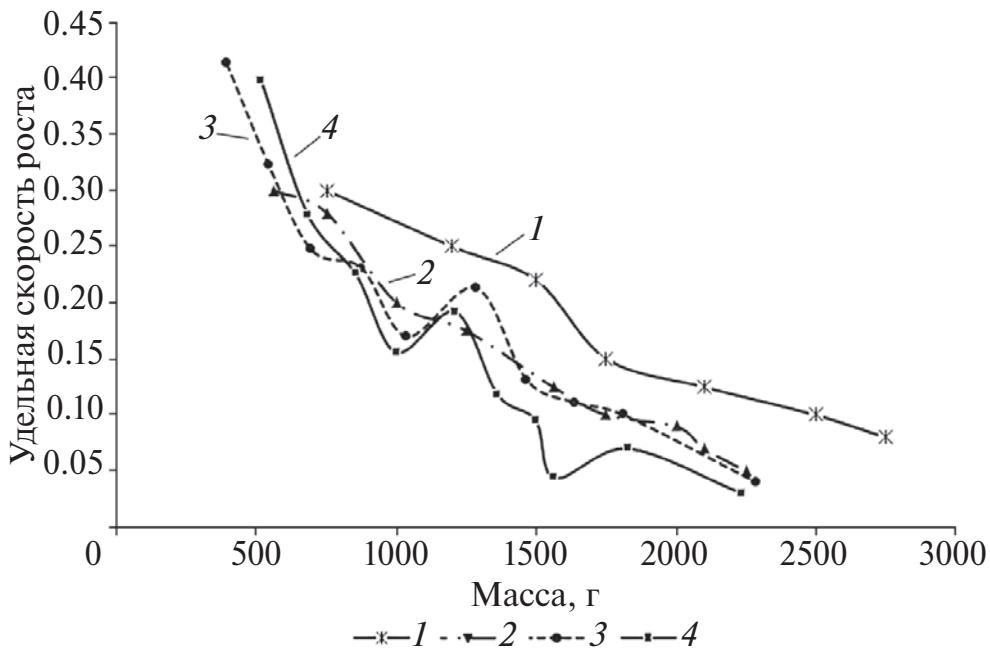


Рис. 3. Удельная скорость массового роста муксунов в зависимости от массы рыб за 1960–1966 (1), 1980–1989 (2), 2000–2009 (3) и 2010–2020 годы (4).

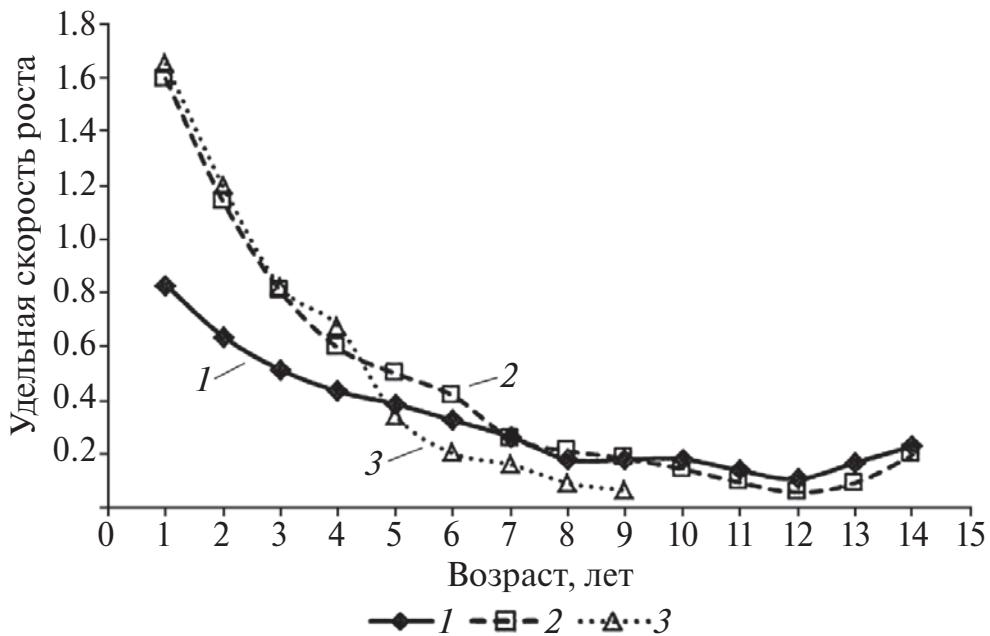


Рис. 4. Удельная скорость массового роста муксунов разных генераций за 1990–1995 (1), 2000–2005 (2), 2010–2015 годы (3).

муксунов в первые годы жизни возрос, а в старших возрастах снизился.

В многолетнем аспекте изменилась массовая и возрастная структура популяции муксунов (табл. 3, 4). Если раньше в нерестовом стаде доминировали особи 9+ – 11+, то в настоящее время – 7+ – 8+. В целом возрастная структура сократилась на пять групп, при этом абсолютное число рыб в пробе в возрасте 6+ – 8+ не возросло.

Таким образом, результаты свидетельствуют не только об уменьшении средней массы муксунов, но и об упрощении возрастной структуры его популяций. Сравнительно высокий темп роста муксунов отмечали лишь до середины 1970-х годов (табл. 3). Хотя анализ многолетних данных (2002–2019 гг.) по изменению удельной скорости роста свидетельствует, что и в настоящее время в популяции муксунов могут появиться рыбы с высокой

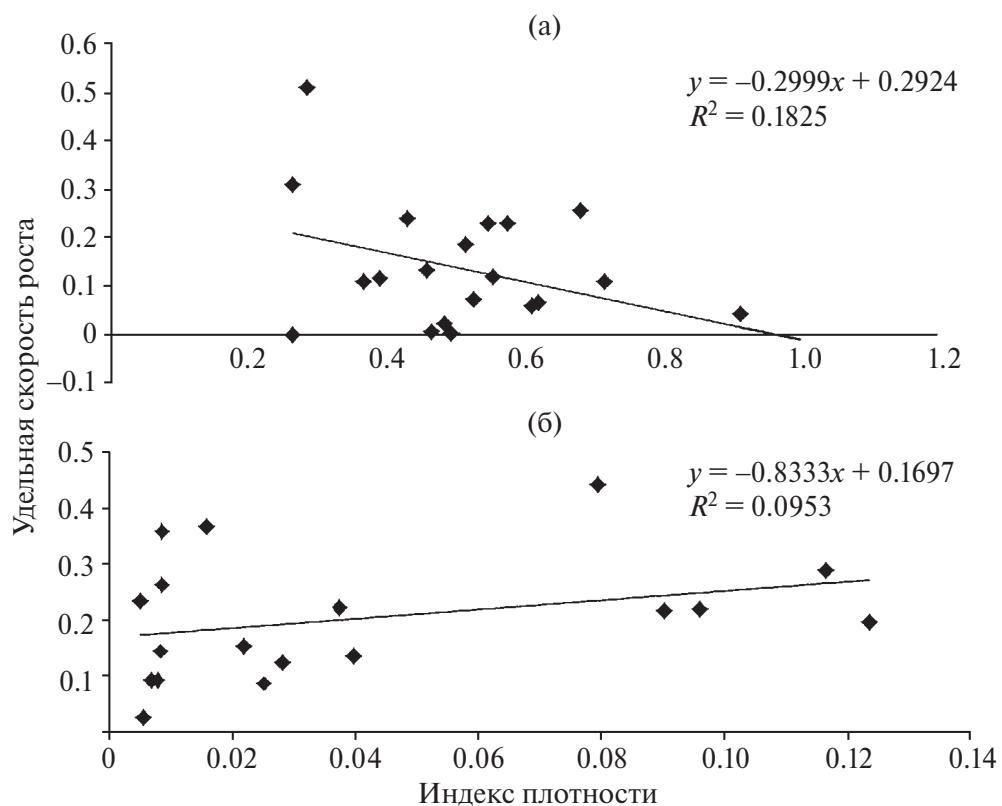


Рис. 5. Удельная скорость массового роста особей муксунна возраста 9 лет в зависимости от индекса плотности популяции за 1972–1988 и 1993–1996 годы (а); 2002–2019 годы (б).

Таблица 3. Средняя масса (г) муксунна в промысловых уловах бассейна р. Оби за разные периоды времени (фоновые данные Госрыбцентра)

Период	Возраст									
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1958–1960	796.5	1127.3	1395.0	1610.3	1822.7	2002.3	2277.3	—	—	—
1961–1965	1224.4	1403.8	1530.0	1729.8	1920.2	2087.8	2309.0	2561.5	—	—
1966–1970	1105.0	1416.7	1708.0	1921.7	2046.3	2212.7	2388.0	2686.0	—	—
1971–1975	675.0	982.0	1283.3	1573.5	1789.8	1954.0	2197.0	2508.3	—	—
1976–1980	610.5	966.6	1136.4	1281.0	1505.8	1693.8	1845.0	1958.0	2040.5	2373.8
1981–1985	783.8	998.8	1125.2	1222.0	1311.6	1370.4	1493.4	1671.4	1804.8	2023.6
1986–1989	734.0	1178.0	1198.3	1256.3	1350.8	1474.0	1531.0	1654.8	1736.3	—
1993–1995	979.3	1114.3	1167.7	1318.0	1581.7	1765.7	1910.0	2021.7	2175.0	2205.5
1996–2000	—	1027.4	1229.0	1420.6	1626.4	1768.0	1978.2	2091.0	2146.4	2540.5
2001–2005	1054.8	1151.0	1257.8	1408.2	1625.2	1745.7	1897.0	2122.5	2388.7	—
2006–2010	1140.0	1276.8	1402.6	1504.0	1694.6	1847.8	2103.0	2103.0	2335.0	—
2011–2015	962.9	1226.8	1416.0	1538.4	1712.4	1827.3	1989.3	2124.0	2371.5	—
2016–2020	756.4	819.6	1067.2	1181.4	1144.6	1397.5	—	—	—	—

Примечание. “—” – данные отсутствуют.

скоростью роста, численность таких рыб остается низкой (рис. 5).

Сравнение темпов роста у отдельных особей муксунна, имеющих близкую начальную скорость роста из генераций многоводных (1999, 2007 гг.)

и маловодных (2003 и 2011 гг.) лет (рис. 6), не позволяет говорить об их существенном различии. Можно отметить лишь некоторое снижение удельной скорости роста рыб в первый год жизни у генераций маловодных лет, в целом же общий ход кривых на графиках сходен.

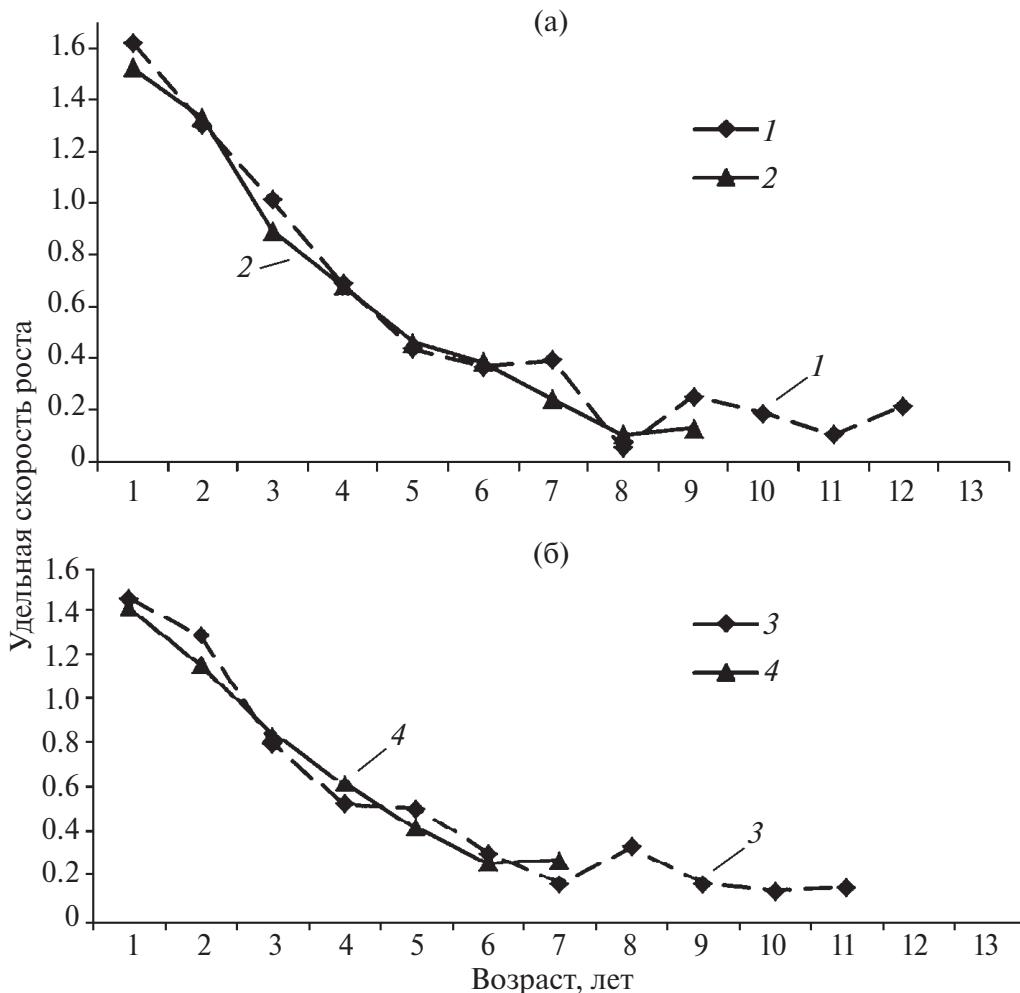


Рис. 6. Удельная скорость массового роста отдельных особей муксун с близким начальным темпом роста в многоводные (а) и маловодные годы (б). 1 – 1999, 2 – 2007; 3 – 2003, 4 – 2011 г.

Сокращение численности муксун сопровождается увеличением уловов ерша (*Gymnocephalus cernuus* L.) и карповых рыб, таких как язь (*Leuciscus idus* L.), плотва (*Rutilus rutilus* Pallas), елец (*Leuciscus leuciscus baicalensis* Dybowsky) и лещ (*Abramis brama* L.), объединенных на рис. 7 в одну группу.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наблюдаемое снижение темпа роста у полновозрелого муксунна отмечали задолго до начала 2000-х годов (Кочетков и др., 2016). Первоначально этот факт связывали с возрастающим загрязнением Обского бассейна (Князев, Крохалевский, 1995). Однако в современный период уровень загрязнения р. Оби существенно снизился (Уварова, 1989; Князева, 2016), поэтому очевидно современные изменения в росте обусловлены иными причинами.

Наиболее высокий темп роста у муксунна был в 1960-х годах, когда в Обской губе работала база

морского лова и численность многих популяций сигов была сильно сокращена. Высокий темп роста рыб в этот период мог быть обусловлен разреженной численностью популяций. Кроме того, в этот период численность карповых видов рыб не была столь высокой (рис. 7). В 1970-х и 1980-х годах, когда действовали многие ограничения рыболовства и численность сиговых возросла, как следствие, снизился темп их роста. Таким образом, в 1960–1980-х годах существовала естественная регуляционная связь между ростом и плотностью популяции, что доказано снижением темпа роста с увеличением численности рыбы (рис. 5а). Данная связь перестала прослеживаться, начиная с 2000-х годов, когда оба показателя стали снижаться (рис. 5б). Происходящие изменения свидетельствуют о наличии некоторого фактора или совокупности факторов, оказывающих достаточно сильное воздействие на популяцию. В качестве таких возможных значимых отрицательных факторов могут быть: увеличение межвидовой конкуренции; сокращение периода нагула

Таблица 4. Соотношение возрастных групп муксунна (%) в период его нерестовой миграции (р. Обь, Ханты-Мансийский р-н)

Год	Возраст										<i>n</i>
	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	
1949	—	—	—	3.5	18.6	53.4	18.1	5.7	0.7	—	4266
1951	—	—	10.7	28.0	38.5	16.2	5.1	1.0	0.1	0.4	701
1953	0.4	1.1	4.6	12.1	20.0	25.7	24.0	10.2	1.9	—	698
1955	1.8	6.6	13.8	26.5	22.0	13.4	7.4	5.9	2.2	0.4	486
1957	0.8	9.9	26.4	29.5	23.3	7.4	1.9	0.8	—	—	485
2019	5.6	37.8	30.0	23.3	3.3	—	—	—	—	—	90
2020	8.4	19.1	24.5	31.3	12.3	4.5	—	—	—	—	89

Примечание. *n* – число обследованных особей, экз.; “—” – данные отсутствуют; за 2019, 2020 гг. приведены данные авторов; остальные годы – по: (Москаленко, 1958).

муксунна в пойменных водоемах; высокая интенсивность селективного промысла.

Первые два фактора в значительной мере связаны с происходящими климатическими изменениями. С потеплением климата улучшились условия роста и воспроизводства различных представителей бореально-равнинного комплекса, что существенно изменило соотношение видов в северных районах Обского бассейна (Матковский, 2018; 2019в). Особенno возросла численность карповых (рис. 7), причем, даже ранее отсутствовавших видов (лещ). Поскольку муксун эврифаг, всех мирных рыб, обитающих в том же ареале, можно отнести к разряду его потенциальных конкурентов за кормовую базу. Наряду с карповыми, таковым может быть и ерш, достаточно массовый вид, потребляющий как зоопланктон, так и зообентос (Брусынина, 1970; Кияшко и др., 2016; Степанова, 2017). Ерш широко распространен во всей пресноводной части Обской губы, единственные участки, где его численность относительно невысокая, – северная часть губы, а также пойменные водоемы.

Карповые и окуневые виды в условиях потепления и снижения численности сиговых получают определенные преимущества в воспроизводстве и использовании кормовой базы водоемов и водотоков (Решетников, 1986; Новоселов, 2006; Болотова, 2018; Герасимов и др., 2018). Преимущество имеют виды, которые быстрее наращивают численность или у которых выше разность между рождаемостью и смертностью (Гиляров, 1990). Именно поэтому в северной части Обского бассейна наблюдается возросшая экспансия видов бореально-равнинного комплекса.

Тем не менее, наиболее выраженное увеличение численности карповых началось с 2005 г., то есть, когда процесс сокращения темпа роста у муксунна уже фиксировали (рис. 4). Поэтому увеличение конкурирующих видов могло служить лишь дополнительным отрицательным фактором.

Несомненно, потепление климата по-разному влияет на рост холоднолюбивой ихтиофауны. С одной стороны, увеличивается конкуренция с другими видами и сокращается период нагула в районе Кутопьюганских салм Обской губы (Дрягин, 1948) и в пойменных сорах при повышении температуры воды $>20^{\circ}\text{C}$ (Князев, Набоков, 1988). С другой стороны, потепление климата в арктической зоне должно положительно сказываться на кормовой базе и скорости обменных процессов в организме рыбы (Карамушко, 2020), а, следовательно, вести к возрастанию темпа роста. Поскольку эти два фактора в определенной степени нивелируют друг друга, можно предположить, что основная причина снижения темпа роста – многолетний высокоселективный промысел плавными сетями (Чупретов, Замятин, 1990). Обычно подобное воздействие называют эволюцией рыб, индуцированной промыслом (Law, Grey, 1989; Jennings et al., 1999; Hutchings, 2000; Heino, Godø, 2002; Dunlop et al., 2009; Мина, 2015). Ранее уже отмечали отрицательное влияние высокоселективного промысла на структуру популяций длинноцикловых видов рыб (Борисов, 1973; Dieckmann, Heino, 2007).

О высокой интенсивности плавного промысла свидетельствуют результаты мечения рыбы. Установлено, что эффективность одного плава достаточно низкая, и высокий уровень изъятия достигается использованием большого числа сетей (Полымский, 1986). Коэффициент уловистости плавной сети в отношении муксунна в среднем составляет 0.18 (Матковский, Филатов, 2003); для ряда других видов его значения варьируют в пределах 0.10–0.16 (Яржомбек, Бредихина, 2009). Интенсивность вылова муксунна такова, что половой зрелости и нерестилищ достигает весьма ограниченное число особей (Матковский, 2019а). Вместе с тем, при интенсивном неселективном промысле за счет разрежения популяции темп роста у рыб возрастает (Plaza et al., 2018), при этом увеличивается обеспеченность пищей.

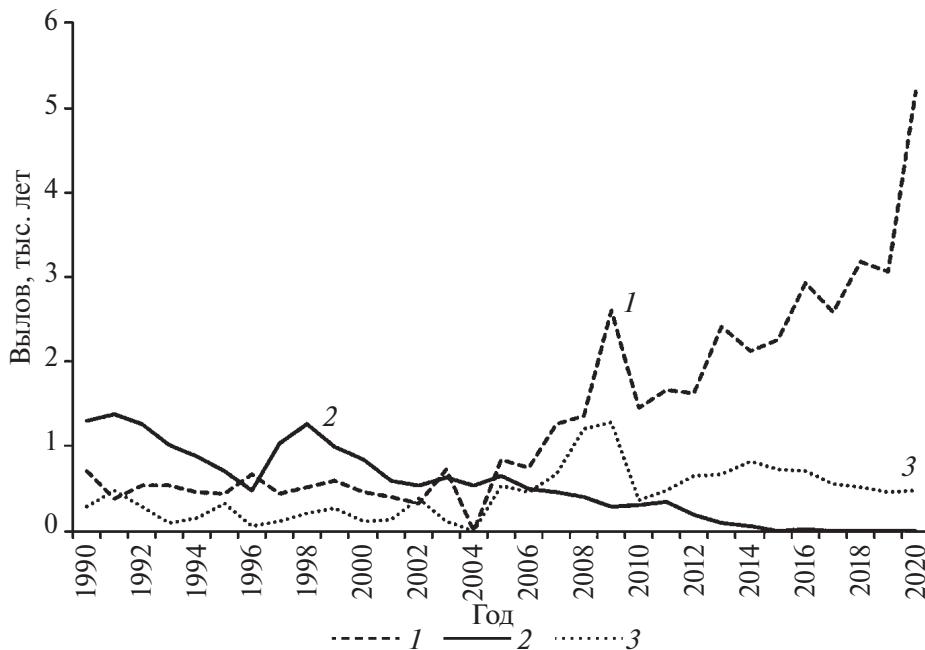


Рис. 7. Вылов муксунов, ерши и карповых видов рыб в водных объектах ЯНАО согласно ежегодной отчетности предприятий. 1 – карповые, 2 – муксун, 3 – ерш.

Таким образом, плотностная регуляция также служит одним из определяющих факторов роста (Никольский, 1965; Grant, Imre, 2005; Кузнецова, Бондаренко, 2007; Craig et al., 2007; Lobon-Cervia, 2007; Vincenzi et al., 2007; Котенев и др., 2009; Золотов, Дубинина, 2012; Gobin et al., 2016; Matte et al., 2020; Дьяков, 2021). При разрежении численности оказывается положительное влияние не только на рост, но и на выживаемость особей. Более высокая выживаемость генераций связана с лучшей обеспеченностью пищей и молоди, и производителей (Белянина, Макарова, 1965; Владимиров и др., 1965; Решетников, 1966, 1967; Решетников и др., 1971; Шатуновский, 1980).

У муксунов в связи с устойчивым снижением численности более высокой выживаемости потомства не прослеживается, как и не отмечен эффект так называемого компенсационного роста (Мина, Клевезаль, 1976; Trippel, 1995; Dieckmann, Heino, 2007; Кочетков и др., 2016). Все это предположительно связано с многолетним селективным воздействием промысла, когда на протяжении многих поколений из нерестового стада постоянно изымали самых быстрорастущих и, возможно, сильных особей. Итогом такого избирательного воздействия служат тугорослость с возрастом достижения половой зрелости, отсутствие в нерестовом стаде крупных и повторно нерестующих особей (Матковский, 2010).

Хотя скорость роста в первые годы жизни возрастает, тем не менее, ухудшение условий нагула, по-видимому, не способствует более раннему наступлению половой зрелости муксунов. Известно,

что созревание особей в большей степени определяется не возрастом и размерами, а предшествующей скоростью соматического роста и наступлением перехода от интенсивного белкового обмена к жировому (Строганов, 1962; Шатуновский, 1980; Швыдкий, 2000; Подушко, Шебанин, 2001; Morita, Fukuwaka, 2006; Dieckmann, Heino, 2007; Михеев, 2009; Чепуркина, 2011). Исходя из этого, напрашивается вывод, что необходимо накопления энергетических веществ для созревания гонад и совершения протяженной нерестовой миграции у молодых особей муксунов в возрасте 5 лет не происходит. Действительно, с уменьшением численности и средних размеров рыб снижается и способность особей достигать удаленных нерестилищ (Пирожников, 1949). Протяженность нерестовой миграции у муксунов в р. Оби – >2.5 тыс. км, и первыми к нерестилищам всегда поднимались наиболее крупные и сильные особи, хотя и мелкий муксун способен достигать наиболее верхних нерестилищ (Волгин, 1953).

В современный период снижение плотности популяции муксунов не гарантирует, что его особи с достижением половой зрелости будут расти быстрее (рис. 5б). Поскольку на рост муксунов оказывают влияние многие факторы (Матковский, Красноперова, 2022), которые в отдельных случаях по силе не уступают плотностной регуляции роста, то по этой причине в разные годы в диапазоне значений низкой плотности популяции наблюдается существенная вариабельность скорости роста. Аналогичную особенность ранее

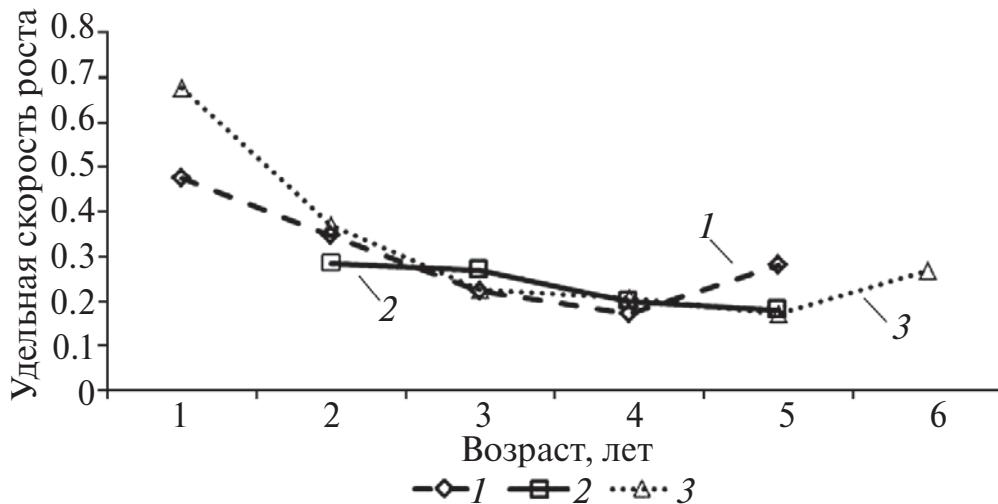


Рис. 8. Удельная скорость массового роста ряпушки Обской губы за 1991–2000 (1), 2001–2010 (2), 2011–2020 годы (3).

уже прослеживали на примере корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner (Подушко, 1970), ручьевой форели *Salmo trutta* L. (Лобон-Сервия, 2007), желтоперой камбалы *Limanda aspera* Pallas (Дьяков, 2021). Можно предположить, что у муксунна данный факт связан с двумя обстоятельствами. С одной стороны, со снижением плотности улучшаются условия обитания рыб. С другой стороны, оказывается селективное воздействие промысла, своеобразный многолетний искусственный отбор (Diaz Pauli, Heino, 2014; Мина, 2015) в сторону гетерозиготности (Алтухов, 1994). Причем, из-за совокупного влияния на рост многих факторов сложно выделить степень воздействия каждого из них (Дгебуадзе, 2001; Conover, Munch, 2002). Тем не менее, попытаемся разделить степень влияния факторов, связанных с потеплением климата и с селективностью промысла. Такая возможность существует, поскольку первые носят глобальный характер, а вторые – локальный. Кроме того, задача несколько упрощается поскольку, как отмечали, усиление межвидовой конкуренции произошло после начала снижения темпа роста муксунна, хотя численность конкурирующих видов имеет положительную динамику (рис. 7).

Из всех сиговых Обского бассейна наименьшее селективное воздействие испытывает ряпушка, поскольку этот вид не добывают плавными сетями. Поэтому аналогично муксуну рассмотрим многолетние изменения в удельной скорости роста и проанализируем наличие связи роста с плотностью популяции. Результаты свидетельствуют, что за последние 30 лет темп роста ряпушки в Обской губе не претерпел существенных изменений (рис. 8). Более того, у этого вида сохраняются естественные изменения в росте в зависимости от плотности популяции (рис. 9).

Влияние селективного рыболовства на рост обского муксунна подтверждают данные и по ленскому и енисейскому муксуну, популяции которых в меньшей степени испытывают такое воздействие (рис. 10). Промысел муксунна в этих бассейнах в основном ведется ставными сетями в губах и дельтах рек, кроме того, нерестовые миграции здесь гораздо менее протяженные, чем на р. Оби (Подлесный, 1958; Дормидонтов, 1963; Кириллов и др., 2019).

Таким образом, приоритетным фактором, оказывающим отрицательное влияние на изменение темпа роста муксунна, является многолетний высокоселективный промысел плавными сетями. Вследствие такого воздействия снижаются производственные и репродуктивные показатели популяции, сокращается ее возрастная структура, в нерестовых стадах преобладают впервые созревающие рыбы (табл. 4).

Поскольку численность популяции сокращается, несмотря на применяемые охранные меры, а часть фенотипической изменчивости обуславливается изменением генетической структуры (Мина, Клевезаль, 1976; Алтухов, 1994; Law, 2000; Stokes, Law, 2000; Conover, Munch, 2002), то можно предположить, что генетическое разнообразие сужается (Poulsen et al., 2006; Marty et al., 2015). Однако все это требует проведения специальных исследований.

Подобная выраженная тугорослость в результате интенсивного и длительного высокоселективного промысла отмечена единично. Своевобразным исключением служат экспериментальные работы (Conover, Munch, 2002; Walsh et al., 2006) и результаты моделирования (Bromaghin et al., 2011; Mollet et al., 2016), показывающие существенное снижение темпа роста. Снижение темпа роста проявляется даже при неинтенсивном, но длительном воздействии (Coltman, 2008).

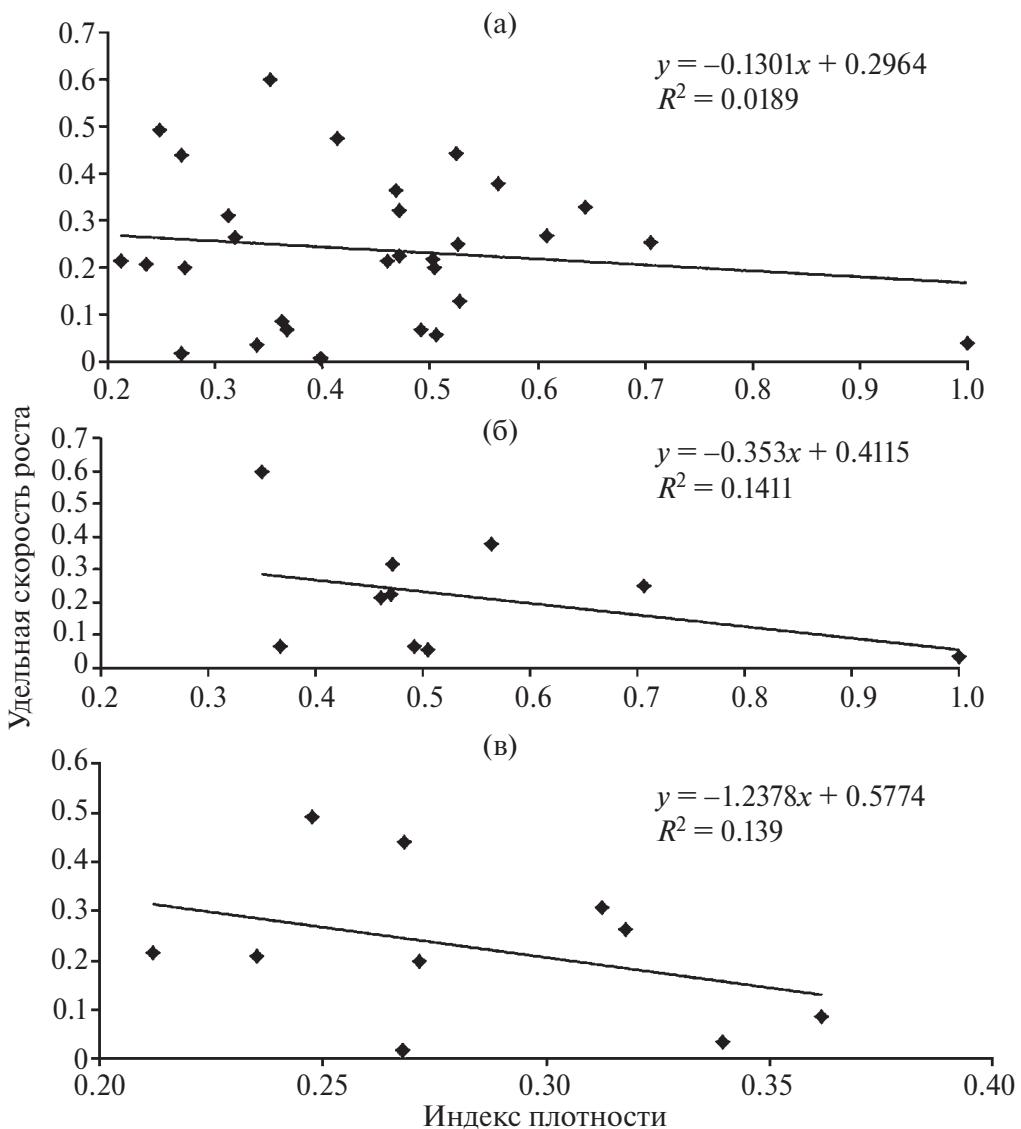


Рис. 9. Удельная скорость массового роста особей ряпушки возраста 3 лет в зависимости от индекса плотности популяции за 1991–2020 (а); 1991–2000 (б); 2011–2020 годы (в).

Обычно при высоком селективном воздействии происходит ускорение темпа роста в первые годы жизни (Hilborn, 2006; Hutchings, Fraser, 2008), что стимулирует более раннее наступление половой зрелости и последующее снижение темпа роста (Rijnsdorp, 1993; Алтухов, 1994; Trippel, 1995; Rochet, 1998; Grift et al., 2003; Olsen et al., 2004; Лукин и др., 2006; Шуст, Козлов, 2006; Зубова и др., 2015; Heino et al., 2015). Аналогичная ситуация наблюдается и у обского муксунна, различие лишь в отсутствии выраженного раннего наступления половой зрелости, что связано с ухудшением условий нагула рыбы. В итоге уровень естественного воспроизводства постепенно

снижается. Подобные популяции характеризуются низкой способностью к восстановлению (Walsh et al., 2006; Diaz Pauli, Heino, 2014). Существует мнение (Hutchings, Fraser, 2008; Marty et al., 2015), что вероятность возвращения признаков в исходное состояние низкая, поэтому справедливо считается, что подобные популяции не способны выдерживать высокointенсивный промысел (Dunlop et al., 2015).

Обсуждаемые фенотипические и структурные изменения в популяции муксунна произошли в результате 60-летнего селективного промысла. Отметим, что плавной промысел на р. Оби ведется с конца XIX в. (Варпаховский, 1896), однако

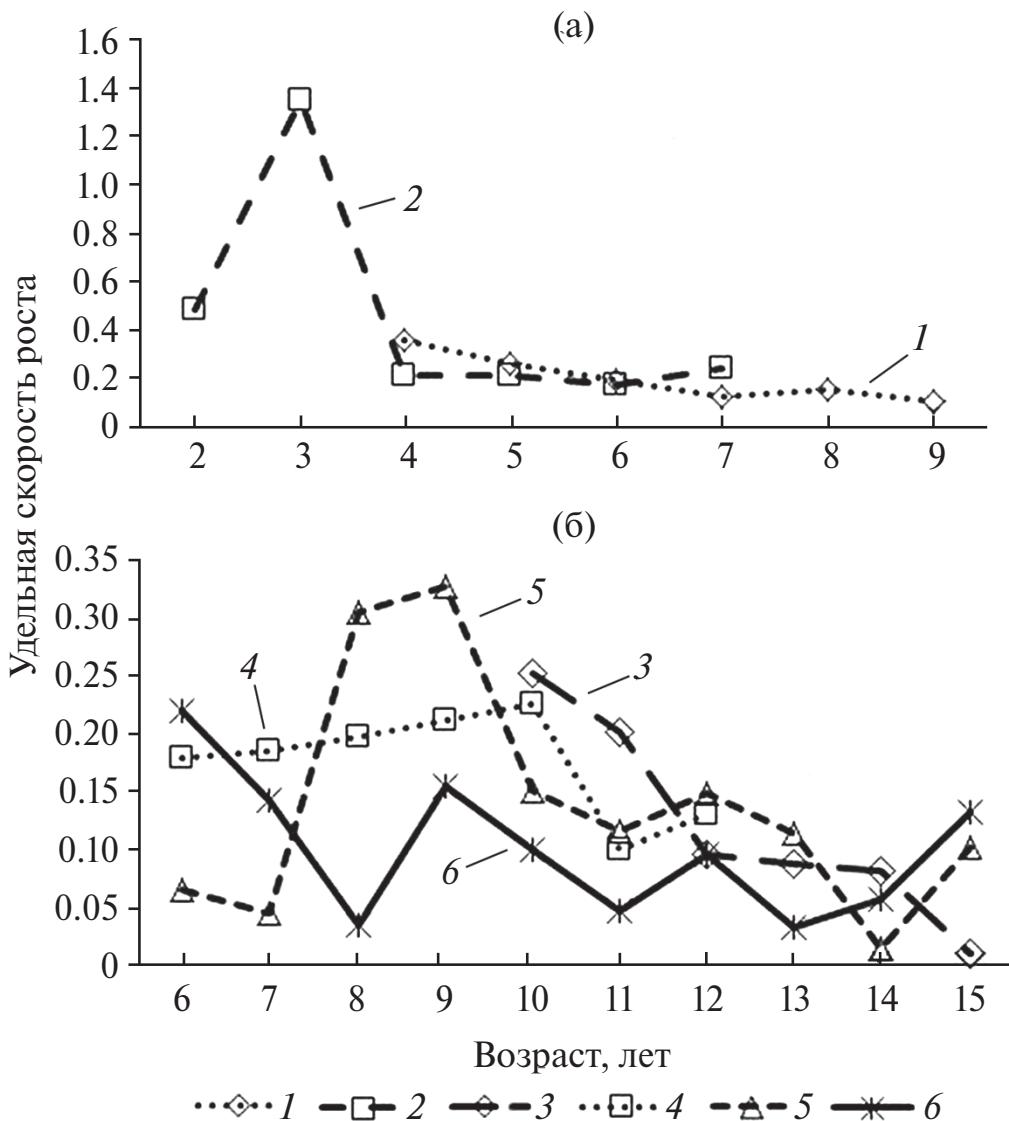


Рис. 10. Удельная скорость массового роста муксунна за разные годы в реках Енисее (а) и Лене (б) за 1944–1949 (1), 2022–2023 (2), 1925 (3), 1963 (4), 1998 (5) и 2016 годы (6).

наиболее интенсивно его стали применять только в 1960-х годах, до 1950-х преобладал неводной лов муксунна (Борисов, 1923; Ковалева, 1949). Поскольку тугорослость и омоложение нерестового стада муксунна имеют искусственную природу, можно предположить, что при прекращении интенсивного высокоселективного воздействия размерно-возрастная структура нерестового стада будет возвращаться в естественное для этого вида состояние.

Отмеченные негативные последствия для популяции муксунна могут быть устранены только путем реализации всего комплекса охранных и восстановительных мер (Матковский 2010, 2019а) при обязательном запрете высокоселективного рыболовства (Law, Grey, 1989; Алтухов, 1994; Law, 2007). Наибольший вред плавной промысел

наносит в период нерестовых миграций сигов. Прилавливаемые сиги, как правило, погибают. Восстановление популяции муксунна может занять многие десятилетия (Law, Grey, 1989; Hutchings, 2005; Shelton et al., 2006; Coltman, 2008; Enberg et al., 2009; Conover et al., 2009; Матковский, 2021). При этом спрогнозировать период восстановления в условиях изменившейся экосистемы сложно (Hocevar, Kuparinen, 2021). Начальный важный шаг — восстановление структуры популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В многолетнем аспекте на протяжении 2000–2020 годов на фоне сокращения численности популяции прослеживается тенденция уменьшения

средних размеров и темпа роста у особей обского муксунна. В современных условиях низкая плотность популяции не оказывает положительного влияния на темп роста половозрелого муксунна. Изменения в росте связаны с многолетним высокоселективным промыслом плавными сетями. Отрицательно влияет на рост муксунна и потепление климата посредством увеличения численности конкурирующих видов и сокращения периода нагула в пойменной системе и дельте р. Оби. Увеличение темпа роста фиксируется только в первые 4–5 лет жизни муксунна. При этом более раннее наступление половой зрелости в силу ухудшения условий нагула не происходит: в возрасте 6 лет созревают лишь единичные особи (Матковский, 2023).

Несмотря на многолетний период плавного промысла, муксун не адаптировался к оказываемому воздействию. Численность вида продолжает снижаться, сокращается размерно-возрастная структура, уменьшаются средние размеры и количество крупных быстрорастущих рыб в нерестовом стаде. В целом изменения идут в сторону тугорослости и к дальнейшему снижению репродуктивных и производственных показателей, поэтому без запрета плавного промысла восстановить структуру популяции не представляется возможным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.А. Захаренко и А.В. Шерышовой, сотрудникам Обь-Тазовского отдела за предоставленный материал по нерестовому стаду муксунна 2019–2020 гг. и сотрудникам Госрыбцентра С.И. Степанову и П.Ю. Савчуку за материалы по ряпушке Обской губы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П.* 1994. Генетические последствия селективного рыболовства // Генетика. Т. 30. № 1. С. 5.
- Белянина Т.Н., Макарова Н.П.* 1965. Некоторые закономерности распределения жира в организме рыб в связи с созреванием // Теоретические основы рыбоводства. М.: Изд-во “Наука”. С. 42.
- Болотова Н.Л.* 2018. Особенности антропогенных сукцессий разнотипных озерных экосистем // Тез. докл. междунар. конф. “Пресноводные экосистемы – современные вызовы” (10–14 сентября 2018 г.). Иркутск. С. 114.
- Борисов В.М.* 1973. Селекционное влияние промысла на структуру популяций длинноцикловых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 6(113). С. 1010.
- Борисов П.Г.* 1923. Обь-Иртышский водоем (промыслово-биологический очерк) // Рыб. хоз-во. Кн. IV. М.: Научрыббюро. С. 166.
- Борисов П.Г.* 1928. Рыбы реки Лены // Тр. комиссии по изучению Якутской автономной советской социалистической республики. Ленинград. Т. 9.
- Брусынина И.Н.* 1970. К изучению пищевых отношений рыб Обской губы / Биология и продуктивность водных организмов // Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР Уральский филиал. Свердловск. С. 8.
- Бурмистров Е.В., Кириллов А.Ф.* 2018. Состояние нерестового стада полупроходного муксунна *Coregonus muksun* реки Лена // Генезис научных воззрений в контексте парадигмы устойчивого развития: Сб. науч. статей по итогам междунар. науч.-практ. конф. (30–31 марта 2018 г.). Санкт-Петербург: Изд-во “КультИнформПресс”. С. 133.
- Варнаховский Н.А.* 1896. Рыбный промысел в бассейне реки Оби. Тобольск: Типография Епархиального братства.
- Владимиров В.И., Семенов К.И., Жукинский В.Н.* 1965. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых видов рыб // Теоретические основы рыбоводства. М.: Изд-во “Наука”. С. 19.
- Волгин М.В.* 1953. Наблюдения за производителями муксунна и сырка на Средней и Верхней Оби // Развитие рыбной промышленности Западной Сибири и проблемы гидробиологии. Третья науч. конф. Томск. гос. ун-та им. В.В. Куябышева. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. Т. 125. С. 69.
- Герасимов Ю.В., Крылов А.В., Айрапетян А.О. и др.* 2018. Трансформация экосистемы крупного горного озера (Севан, Армения) при разной степени антропогенной нагрузки // Тез. докл. Междунар. конф. “Пресноводные экосистемы – современные вызовы” (10–14 сентября 2018 г.). Иркутск. С. 154.
- Гиляров А.М.* 1990. Популяционная экология М.: Изд-во Мос. ун-та.
- Дгебуадзе Ю.Ю.* 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука.
- Дормидонтов А.С.* 1963. Запасы и промысел муксунна в р. Лене // Проблемы охраны природы Якутии // Докл. Второго республиканского совещ. по охране природы Якутии. Якутск: Якутск. книж. изд-во. С. 61.
- Дрягин П.А.* 1948. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 25. Вып. 2. С. 3.
- Дьяков Ю.П.* 2021. О внутривидовой конкуренции желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pallas, 1814) (Pleuronectidae) восточной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 61. С. 18.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2021.61.18-45>
- Золотов А.О., Дубинина А.Ю.* 2012. Линейный рост северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) в прикамчатских водах // Изв. ТИНРО (Тихоокеанского

- научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). Т. 171. С. 97.
- Зубова Е.М., Каулин Н.А., Терентьев П.М.** 2015. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L) (Coregonidae) Бабинской Имандры (оз. Имандра) // Биология внутр. вод. № 1. С. 81. <https://doi.org/10.7868/S0320965215010155>
- Карамушко Л.И.** 2020. Биоэнергетика и рост морских видов рыб Арктики. Апатиты: Изд-во ФИЦ Кольск. науч. центра РАН.
- Кириллов Ф.Н.** 1972. Рыбы Якутии. М.: Изд-во "Наука".
- Кириллов А.Ф.** 2002. Промысловые рыбы Якутии. М.: Науч. мир.
- Кириллов А.Ф., Бурмистров Е.В., Свешников Ю.А.** 2019. Зимний промысел рыб семейства Coregonidae в устьевой области дельты р. Лена (бассейн моря Лаптевых) // Тр. ВНИРО. Т. 175. С. 153.
- Кияшко В.И., Попова О.А., Решетников Ю.С.** 2016. Питание и трофические связи ерша // Обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). Систематика, морфология, образ жизни и роль ерша в экосистемах. М.: Тов-во науч. изданий. С. 92.
- Князев И.В., Крохалевский В.Р.** 1995. Ретроспективный анализ изменения темпа роста промысловых рыб Обь-Иртышского бассейна // Сб. науч. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 327. С. 79.
- Князев И.В., Набоков Н.А.** 1988. О продукции сиговых рыб в пойменной системе Нижней Оби // Пути повышения продуктивности и рационального использования рыбных ресурсов внутренних водоемов: Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. (19–20 декабря 1988 г.). Тюмень. С. 11.
- Князева Н.С.** 2016. Оценка уровня нефтяного загрязнения водоемов обского бассейна // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 3. № 3(11). С. 55.
- Ковалева М.П.** 1949. Техника рыболовства Обь-Иртышского бассейна // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 29. С. 177.
- Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н., Бондаренко М.В.** 2009. Исследование возрастного состава и роста трески *Gadus morhua morhua* Баренцева моря в связи с оценкой состояния ее запасов // Вопр. ихтиологии Т. 49. № 1. С. 52.
- Кочетков П.А., Коновалова Т.А., Янкова Н.В., Тунев В.Е.** 2016. Популяционные показатели муксuna (*Coregonus muksun* Pallas, 1814) реки Оби под воздействием промысла // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тез. девятого междунар. науч.-произв. совещ. (Тюмень, 1–2 декабря 2016 г.). Тюмень: ФГБНУ "Госрыбцентр". С. 55.
- Кузнецова Е.Н., Бондаренко М.В.** 2007. Долговременные изменения возрастного состава и темпа роста трески Баренцева моря // Рыбн. хоз-во. № 5. С. 66.
- Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Прищепа Б.Ф.** 2006. Влияние промысла на состояние популяций сига *Coregonus lavaretus* в озере Имандра // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 3. С. 370.
- Матковский А.К.** 2001. Алгоритмы метода "восстановленного запаса рыб" для изучения изменения промыслового запаса и прогнозирования общедопустимых уловов (ОДУ) на примере обского чира (*Coregonus nasus*) // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб: Матер. шестого Всерос. науч.-произв. совещ. Тюмень. С. 95.
- Матковский А.К.** 2006. Основные закономерности динамики численности муксuna *Coregonus muksun* р. Обь // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 3(27). С. 505.
- Матковский А.К.** 2010. Деградационные процессы в популяции муксuna реки Оби и необходимые меры по восстановлению его численности // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых: Матер. седьмого междунар. науч.-произв. совещ. (Тюмень, 16–18 февраля 2010 г.). Тюмень: Госрыбцентр. С. 176.
- Матковский А.К.** 2018. Результаты антропогенного воздействия на ихтиофауну Обь-Иртышского бассейна // Человек и север. Антропология, археология, экология: Матер. Всерос. науч. конф. (г. Тюмень, 2–6 апреля 2018 г.). Тюмень: ФИЦ Тюмен. науч. центр СО РАН. С. 539.
- Матковский А.К.** 2019а. Причины сокращения запасов полупроходных сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // Вестн. рыбозн. науки. Т. 6. № 1(21). С. 27.
- Матковский А.К.** 2019б. Ограничения и возможности использования вероятностной когортной модели для определения численности рыб // Вопр. рыболовства. Т. 20. № 2. С. 253.
- Матковский А.К.** 2019в. Происходящие изменения в ихтиоценозах Обь-Иртышского рыболовственного района под влиянием антропогенных факторов и глобального потепления климата // Проблемы обеспечения экологической безопасности и устойчивое развитие арктических территорий: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. II Юдахинские чтения (24–28 июня 2019 г., Архангельск). Архангельск. С. 488.
- Матковский А.К.** 2021. Определение эффективности работ по искусственному воспроизводству пеляди *Coregonus peled* в Обь-Иртышском бассейне // Рыбн. хоз-во. № 4. С. 53. <https://doi.org/10.37663/0131-6184-2021-4-53-60>
- Матковский А.К.** 2023. Изучение естественной смертности у муксuna и пеляди р. Обь путем построения зависимостей убыли численности генераций // Биология внутр. вод. № 3. С. 407. <https://doi.org/10.31857/S0320965223030154>
- Матковский А.К., Красноперова Т.А.** 2022. Рост муксuna *Coregonus muksun* в различных условиях водности р. Обь // Биология внутр. вод. № 3. С. 278. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030147>
- Матковский А.К., Филатов А.Ю.** 2003. Коэффициенты уловистости плавных сетей, применяемых в Обском бассейне при промысле муксuna //

- Инновации в науке и образовании – 2003: Междунар. науч. конф., посвящ. 90-летию высш. рыб.-хоз. образования в России (13–15 окт. 2003 г., Калининград). Калининград: Калининград. гос.-техн. ун-т. С. 35.
- Мина М.В.** 2015. Эволюционные аспекты рыбохозяйственных исследований // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 106.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** 1976. Рост животных. М.: Наука.
- Михеев В.П.** 2009. Осетровые рыбы могут стать основными объектами индустриального рыбоводства во внутренних водоемах России // Рыбн. хоз-во. № 1. С. 56.
- Москаленко Б.К.** 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ. Нов. серия. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во. Т. 1.
- Никольский Г.В.** 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Изд-во “Наука”.
- Новоселов А.П.** 2006. Результаты воздействия нефтяного загрязнения на сиговых рыб Печорского бассейна // Актуальные задачи защиты водных биологических ресурсов от негативного воздействия работ по освоению нефтегазовых месторождений. М.: ФГУ “МИК”. С. 198.
- Пирожников П.Л.** 1949. Полупроходные рыбы и речной сток // Изв. ТИНРО. Владивосток. Т. 29. С. 79.
- Подлесный А.В.** 1958. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. М.: Пищепромиздат. Т. 44. С. 97.
- Подушка С.Б., Шебанин В.М.** 2001. Некоторые особенности развития стерляди (*Acipenser ruthenicus*) и русского осетра (*Acipenser gueldenstaedti*) в условиях рыбоводного хозяйства // Бюл. Самарская Лука. № 11. С. 291.
- Подушки Ю.Н.** 1970. Связь биологических показателей и динамики численности азиатской корюшки *Ostmerus eperlanus dentex* Steindachner, размножающейся в р. Амур // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 5(64). С. 797.
- Полымский В.Н.** 1986. Естественная и промысловая смертность полупроходных сиговых рыб Обского бассейна в период анадромной миграции // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 243. С. 30.
- Решетников Ю.С.** 1966. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Изд-во “Наука”. С. 93.
- Решетников Ю.С.** 1967. Периодичность размножения у сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 6(47). С. 1019.
- Решетников Ю.С.** 1986. Синэкологический подход в динамике численности рыб // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука. С. 22.
- Решетников Ю.С., Белянина Т.Н., Паранюшкина Л.П.** 1971. Характер жиронакопления и созревание сигов // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Изд-во “Наука”. С. 60.
- Степанова В.Б.** 2017. Питание рыб в Обской губе Карского моря в подледный период // Вестн. рыбозн. науки. Т. 4. № 4(16). С. 94.
- Строганов Н.С.** 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ. Т. 1.
- Тюрин П.В.** 1927. О зависимости между длиной рыбы и ее весом // Тр. Сибирской ихтиол. лаб. Т. 2. Вып. 3. С. 3.
- Уварова В.И.** 1989. Современное состояние уровня загрязнения воды и грунтов некоторых водоемов Обь-Иртышского бассейна // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 305. С. 23.
- Усачев В.Ф., Прокачева В.Г., Бурда Н.Ю.** 2001. Характеристика затопления поймы Оби (на участке от с. Молчаново до устья). Справочное пособие (дополненное и уточненное). СПб.: ГГИ.
- Чепуркина М.А.** 2011. Особенности роста и развития Сибирского осетра из маточного стада, формируемого при использовании термальных подземных вод // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 5–6. С. 25.
- Чугунова Н.И.** 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР.
- Чупретов В.М., Замятин В.А.** 1990. К оценке запасов муксуна в Оби // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы / Сб. науч. тр. Сибирского отделения АН СССР. Новосибирск: “Наука”. Сиб. отд. С. 36.
- Шатуновский М.И.** 1980. Экологические закономерности обмена веществ у морских рыб. М.: Наука.
- Швыдкий Г.В.** 2000. Динамика физиологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в процессе генеративного роста // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 418.
- Шмальгаузен И.И.** 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Биомедгиз. С. 8.
- Шуст К.В., Козлов А.Н.** 2006. Изменения размерного состава уловов патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides* в результате многолетнего ярусного промысла в районе острова Южная Георгия и скал Шаг // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 6. С. 791.
- Яржомбек А.А., Бредихина О.В.** 2009. Основы промысловой ихтиологии. М.: Колос.
- Bromaghin J.F., Nielson R.M., Hard J.J.** 2011. A model of chinook salmon population dynamics incorporating size-selective exploitation and inheritance of polygenic correlated traits // Nat. Res. Model. V. 24(1). P. 1. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2010.00077.x>
- Coltman D.W.** 2008. Evolutionary rebound from selective harvesting // Trends in Ecol. and Evol. V. 23. № 3. P. 117. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.002>
- Conover D.O., Munch S.B.** 2002. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales // Science. V. 297(5578). P. 94. <https://doi.org/10.1126/science.1074085>

- Conover D.O., Munch S.B., Arnott S.A.* 2009. Reversal of evolutionary downsizing caused by selective harvest of large fish // Proc. R. Soc. B. V. 276. P. 2015. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0003>
- Craig J.K., Rice J.A., Nadeau D.A.* 2007. Density-dependent growth and mortality in an estuary-dependent fish: an experimental approach with juvenile spot *Leiostomus xanthurus* // Mar. Ecol. Progress Ser. V. 343. P. 251. <https://doi.org/10.3354/meps06864>
- Diaz Pauli B., Heino M.* 2014. What can selection experiments teach us about fisheries-induced evolution? // Biol. J. Linnean Soc. V. 111(3). P. 485. <https://doi.org/10.1111/bij.12241>
- Dieckmann U., Heino M.* 2007. Probabilistic Maturation Reaction Norms: Their History, Strengths, and Limitations // IIASA Interim Report. <https://pure.iiasa.ac.at/8448/Interim>.
- Dunlop E.S., Enberg K., Jørgensen C., Heino M.* 2009. Toward Darwinian fisheries management // Evol. Appl. P. 245. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00087.x>
- Dunlop E.S., Eikeset A.M., Stenseth N.C.* 2015. From genes to populations: how fisheries-induced evolution alters stock productivity // Ecol. Appl. V. 25 (7). P. 1860. <https://doi.org/10.1890/14-1862.1>
- Enberg K., Jørgensen C., Dunlop E. et al.* 2009. Implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery // Evol. Appl. V. 2(3). P. 394. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00077.x>
- Gobin J., Lester N.P., Fox M.G., Dunlop E.S.* 2016. Effects of changes in density-dependent growth and recruitment on sustainable harvest of lake whitefish // J. Great Lakes Res. V. 42(4). P. 871. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.05.003>
- Grant J.W.A., Imre I.* 2005. Patterns of density-dependent growth in juvenile stream-dwelling salmonids // J. Fish Biol. V. 67. P. 100. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00916.x>
- Grift R.E., Rijnsdorp A.D., Barot S. et al.* 2003. Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 257. P. 247. <https://doi.org/10.3354/meps257247>
- Heino M., Godø O.R.* 2002. Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries // Bull. Mar. Sci. V. 70. P. 639.
- Heino M., Pauli B.D., Dieckmann U.* 2015. Fisheries-induced evolution // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 46. P. 461. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054339>
- Hilborn R.* 2006. Faith-based fisheries // Fisheries. V. 31. P. 554.
- Hocevar S., Kuparinen A.* 2021. Marine food web perspective to fisheries-induced evolution // Evolutionary Applications. V. 14(10). P. 2378. <https://doi.org/10.1111/eva.13259>
- Hutchings J.A.* 2000. Numerical assessment in the front seat, ecology and evolution in the back seat: time to change drivers in fisheries and aquatic sciences? // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 208. P. 299.
- Hutchings J.A.* 2005. Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 62. P. 824. <https://doi.org/10.1139/f05-081>
- Hutchings J.A., Fraser D.J.* 2008. The nature of fisheries- and farming-induced evolution // Molecular Ecol. V. 17. P. 294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03485.x>
- Jennings S., Greenstreet S.P.R., Reynolds J.D.* 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life-histories // J. Anim. Ecol. V. 68. P. 617.
- Law R.* 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution // ICES J. Mar. Sci. V. 57. P. 659. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0731>
- Law R.* 2007. Fisheries-induced evolution: present status and future directions // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 335. P. 271. <https://doi.org/10.3354/meps335271>
- Law R., Grey D.R.* 1989. Evolution of yields from populations with age-specific cropping // Evol. Ecol. V. 3. P. 343. <https://doi.org/10.1007/BF02285264>
- Lobon-Cervia J.* 2007. Density-dependent growth in stream-living brown trout *Salmo trutta* L. // Funct. Ecol. V. 21(1). P. 117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01204.x>
- Marty L., Dieckmann U., Ernande B.* 2015. Fisheries-induced neutral and adaptive evolution in exploited fish populations and consequences for their adaptive potential // Evol. Appl. V. 8(1). P. 47. <https://doi.org/10.1111/eva.12220>
- Matte J.M., Fraser D.J., Grant J.W.A.* 2020. Density-dependent growth and survival in salmonids: Quantifying biological mechanisms and methodological biases // Fish and Fisheries. V. 21(3). P. 588. <https://doi.org/10.1111/faf.12448>
- Mollet F.M., Poos J.J., Dieckmann U., Rijnsdorp A.D.* 2016. Evolutionary impact assessment of the North Sea plaice fishery // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 73. P. 1. <https://dx.doi.org/10.1139/cjfas-2014-0568>
- Morita K., Fukuwaka M.-A.* 2006. Does size matter most? The effect of growth history on probabilistic reaction norm for salmon maturation // Evolution. V. 60. P. 1516. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01230.x>
- Olsen E.M., Heino M., Lilly G.R. et al.* 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod // Nature. V. 428. P. 932. <https://doi.org/10.1038/nature02430>
- Plaza G., Cerna F., Landaeta M.F. et al.* 2018. Daily growth patterns and age-at-recruitment of the anchoveta *Engraulis ringens* as indicated by a multi-annual analysis of otolith microstructure across development stages // J. Fish Biol. V. 93. № 2. P. 370. <https://doi.org/10.1111/jfb.13773>
- Poulsen N.A., Nielsen E.E., Schierup M.H. et al.* 2006. Long-term stability and effective population size in

- North Sea and Baltic Sea cod (*Gadus morhua*) // Mol. Ecol. V. 15. P. 321.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02777.x>
- Rijnsdorp A.D.* 1993. Fisheries as a large-scale experiment on life history evolution – disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice *Pleuronectes platessa* L. // *Oecologia*. V. 96. P. 391.
<https://doi.org/10.1007/BF00317510>
- Rochet M.J.* 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes // *ICES Journal of Marine Science*. V. 55. P. 371.
- Shelton P.A., Sinclair A.F., Chouinard G.A. et al.* 2006. Fishing under low productivity conditions is further delaying recovery of Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 63. P. 235.
<https://doi.org/10.1139/F05-253>
- Stokes T.K., Law R.* 2000. Fishing as an evolutionary force // *Marine Ecology Progress Series*. V. 208. P. 307.
- Trippel E.A.* 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries // *Bioscience*. V. 45. P. 759.
<https://doi.org/10.2307/1312628>
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D. et al.* 2007. Density-dependent individual growth of marble trout (*Salmo marmoratus*) in the Soca and Idrija river basins, Slovenia // *Hydrobiologia*. V. 583. P. 57.
<https://doi.org/10.1007/s10750-006-0470-z>
- Walsh M.R., Munch S.B., Chiba S., Conover D.O.* 2006. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery // *Ecol. Letters*. V. 9. P. 142.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00858.x>

Long-Term Changes in the Growth of Muksun *Coregonus muksun* in the Ob River

A. K. Matkovsky^{1, *}, T. A. Krasnoperova¹

¹Tyumen Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“Gosrybcenter”), Tyumen, Russia
 *e-mail: Matkovskiy@gosrc.ru

In the long-term aspect (from 2000 to 2020 years), there is a decrease in the growth rate of individuals of the muksun of the Ob River. These changes occur against the background of population decline, are unnatural and associated with long-term highly selective fishing and climate warming. As a result of climate warming, the feeding conditions of the muksun have worsened, as well as competition from other more thermophilic species has increased. Prolonged intensive and highly selective fishing is the main negative factor that has led to a change in the population size/age structure. In general, the changes are in the direction of stunting, and a further decrease in reproductive capacities of muksun specimens and productivity indicators of its population.

Keywords: muksun, growth rate, fishery selectivity, climate warming, population density

УДК 639.2.081.7(470)(282.2)

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ СУДАКА *Sander lucioperca* (Percidae) оз. НЕЧЕРИЦА (НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК “СЕБЕЖСКИЙ”, ПСКОВСКАЯ ОБЛ.)

© 2024 г. Ф. С. Лобырев^{a,*}, К. В. Кузишин^a, В. Р. Хохряков^b, Е. А. Кислица^a,
Е. А. Пивоваров^a, С. Д. Павлов^a

^aМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^bФедеральное государственное бюджетное учреждение

“Национальный парк “Себежский”, Псков, Россия

*e-mail: lobrev@mail.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 02.05.2024 г.

Исследованы размерно-возрастная и половая структуры популяции судака *Sander lucioperca* (L.) из оз. Нечерица (национальный парк “Себежский”), а также линейный рост с использованием метода обратного расчисления по формуле прямой зависимости Лео. Рост судака (см) демонстрирует линейную динамику, формально описываемую уравнением $L(t) = 5.4 \times x + 0.2$. Частоты длин отдельных возрастных групп распределены нормально, что соответствует классическим представлениям о росте рыб. Популяция представлена 13 возрастными классами, максимальная длина судака в выборке – 872 мм. Анализ пищевого комка показал наличие шести массовых видов рыб, отмеченных в улове, включая молодь самого судака; соотношение долей отдельных видов в рационе и улове свидетельствует об отсутствии элективности питания. По оценочным данным, доля судака в ихтиоценозе в период 1989–2022 гг. в оз. Нечерица возросла в ~8 раз. Проведен сравнительный анализ линейного роста судака из популяций различных ареалов обитания в условиях среды, различающихся по ряду величин ключевых параметров. Темпы роста судака из южных популяций в целом выше и более соответствуют асимптотическому росту, предельные размеры и продолжительность жизни в целом выше у северных популяций. Выдвинута гипотеза о причинах, вызывающих различия в характере и темпах линейного роста вида.

Ключевые слова: Себежский, судак, возраст, линейный рост, температура, широтность

DOI: 10.31857/S0320965224060117, **EDN:** WXMELM

ВВЕДЕНИЕ

Судак *Sander lucioperca* (L.) – вид с высокой степенью изменчивости внутривидовой структуры на ареале, что обусловлено его видовыми особенностями и обитанием в водоемах и водотоках разного типа и различных климатических зон (Танасийчук, 1974; Стрельников, 1996; Кушнаренко и др., 2004). Пространственная неоднородность условий обитания судака на отдельных участках ареала привела к формированию мозаичной системы локальных популяций с выраженным комплексом адаптаций, связанных с уникальными параметрами роста, возрастного состава, временем наступления полового созревания и повторностью нереста, а также с особенностями морфологии и воспроизводства (Крго-Ćetković, Stamenković, 1996; Ložys, 2003; Akbarzadeh et al.,

2009; Коваленко и др., 2014; Parés-Casanova, Cano, 2014). Сложная популяционная структура вида, сформированная помимо естественных причин антропогенными трансформациями среды обитания (фрагментация речных бассейнов плотинами ГЭС, изменение гидрологического режима и загрязнение) делает судака информативным модельным объектом для изучения процессов дивергенции и адаптации под влиянием природных и антропогенных факторов. В связи с этим важно отметить роль вида как тест-объекта и биоиндикатора загрязнения в условиях неуклонно возрастающей антропогенной нагрузки на природные экосистемы (Гладышев и др., 2001). В то же время, для анализа пространственно-временной изменчивости вида требуются количественные характеристики параметров популяций из природных водоемов и водотоков, не претерпевших

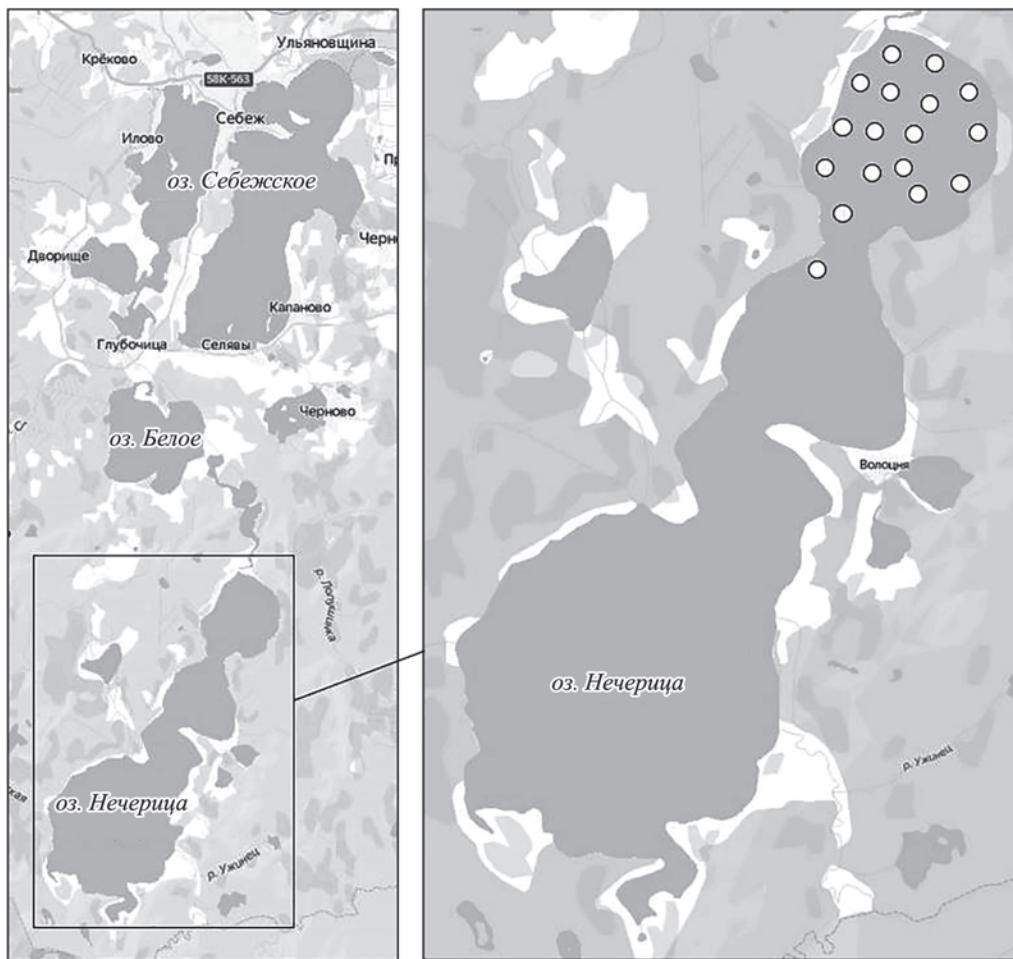


Рис. 1. Карта-схема района исследования – оз. Себежское (Себежский р-н, Псковская обл.); кружками отмечены станции отбора проб.

существенную антропогенную перестройку и которые могли бы рассматриваться как природные эталоны. Подобного рода стандартами могут считаться популяции судака из системы водоемов и водотоков Псковского Поозерья, принадлежащих бассейну р. Западная Двина. Часть водных объектов расположена на территории Национального парка “Себежский”, природоохранного, научно-исследовательского и эколого-просветительского учреждения федерального значения, одна из задач которого заключается в сохранении природного биоразнообразия наземных и водных экосистем (Александров, Курьянович, 2001).

Размерно-возрастные показатели считаются одними из ключевых индикаторов состояния популяции вида (Júza et al., 2023; Tesfaye et al., 2023), поскольку представляют собой интегрированный ответ организма на комплексное воздействие величин различных параметров среды обитания (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001). Вклады ряда факторов в формирование возрастной структуры популяции и характера роста не всегда удается разделить из-за нелинейной реакции

биологической системы на их совокупное воздействие (Бигон и др., 1989). Тем не менее, представляется возможным выявить ряд ключевых параметров среды, на фоне которых формируются конкретные популяционные показатели. Одним из наиболее распространенных подходов косвенной оценки влияния среды на структуру популяции и ростовые функции является сравнительный анализ размерно-возрастных показателей данного вида из регионов с различными климатическими условиями и водоемов разного типа (Lappalainen et al., 2003; Зыков, Иванов, 2008; Кузицин, 2016).

Цель работы – изучить размерно-возрастную и половую структуры популяции судака оз. Нечерница, дать анализ темпов роста на основе обратного расчисления длины, оценить относительное обилие вида в экосистеме и провести сравнительный анализ характера линейного роста судака в популяциях из регионов с разными климатическими условиями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран в период 22 сентября–2 октября 2022 г. в оз. Нечерица ($56^{\circ}13'$ с.ш., $28^{\circ}44'$ в.д.), расположенному в национальном парке “Себежский”. Озеро является последним в системе соединяющихся протоками озер: Себежское – Орано – Глыбочно – Белое – Озерявики – Нечерица, и вторым по размеру озером национального парка с площадью зеркала 12.8 км^2 и средней глубиной ~4 м. Длина оз. Нечерица 8.6 км, максимальная ширина 3.2 км; озеро состоит из трех частей площадью 2.3 км^2 , 2.1 км^2 и 7.7 км^2 . Соединяется через реки Свольна и Дрисса с р. Северная Двина. Озеро почти полностью окружено лесом, на восточном берегу расположена единственная д. Волоцня, ~8 домов. Рыбу отлавливали по всем глубинам северной части озера площадью 2.3 км^2 порядками жаберных сетей ячей 18, 25, 27, 30, 35, 40, 50, 60, 70 и 80 мм. Всего проведено 17 сетепостановок по различным трансектам акватории для охвата всей биотопической неоднородности водоема; сети всех размеров ячей выставляли на различной удаленности от берега и на всем диапазоне глубин (рис. 1). Сети ставили вечером и проверяли утром, продолжительность лова была в среднем 10 ч. Дно данного участка озера ровное, глубина ~5 м наблюдается на 80% всей акватории.

Биологический анализ проводили по стандартной методике (Правдин, 1966). Первичный анализ материала включал измерение массы и длины каждой особи – промысловой, по Смитту и зоологической, а также определение пола. На биоанализ взято 24 экз. самцов, 34 экз. самок, 12 экз. ювенильных особей. Тотально собрана чешуя для оценки возраста и обратного расчисления длины; чешую брали с одного и того же участка тела – под боковой линией в пределах проекции первого спинного плавника (Правдин, 1966). Вся рыба сфотографирована. Непосредственно после выборки улова проводили вскрытие желудков судака для анализа пищевого комка.

Для процедуры обратного расчисления широко используют формулы Ли (Чугунова, 1959; Мина, 1976) и прямой пропорциональности Леа (Ковтун, 1981; Lea, 1910). В первом случае требуется оценка длины тела рыбы на момент закладки первой чешуйной пластинки (Вовк, 1956; Чугунова, 1959), вычисляемая путем аппроксимации линейной или степенной функцией распределения длин рыб в зависимости от размеров чешуи, в результате чего кривая функции отсекает на оси ординат отрезок, равный искомой длине. Из-за определенных причин (см. “Результаты исследования”) для обратного расчисления длины судака использовали формулу прямой пропорциональности Леа:

$$l_i = \frac{l_{\pi} \times s_i}{s_{\pi}}, \quad (1)$$

где l_i и l_{π} – длины рыбы в i -м возрасте и в возрасте поимки соответственно, s_i и s_{π} – радиус чешуи в i -м возрасте и в возрасте поимки.

Чешую измеряли с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 (СССР), используя окуляр-микрометр; по результатам измерений строили график зависимости длины судака от продольного диаметра чешуи (рис. 2). Годовые приросты на чешуе определяли также в единицах окуляр-микрометра при одном и том же увеличении. Расчет проводили в программе Excel, статистическую обработку данных – в программе STATISTICA v. 10.

Темпы роста рассчитывали с помощью формулы для оценки удельной скорости роста Шмальгаузена–Броди, учитывающей нарастание длины по сложным процентам, то есть прирост в долях каждого последующего года оценивали с учетом долей прироста за предыдущий год (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001):

$$C_l = \frac{\lg l_1 - \lg l_2}{0.4343 \times (t_1 - t_2)}, \quad (2)$$

где C_l – удельный рост, l_1 и l_2 – средняя длина рыбы данного вида в моменты времени t_1 и t_2 , 0.4343 – коэффициент перевода натуральных логарифмов в десятичные. Поскольку шаг временной шкалы равен одному году (разность в скобке равна 1), формула (2) приобретает следующий вид:

$$C_l = \ln l_1 - \ln l_2 \quad (3)$$

Состав рациона судака оценивали по составу пищевого комка, исследуемого счетным методом (Шорыгин, 1952; Руководство..., 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В уловах отмечены следующие виды: плотва *Rutilus rutilus* (L.) – 932 экз. (~56% численности рыб в улове), окунь *Perca fluviatilis* (L.) – 265 экз. (~16% численности), густера *Blicca bjoerkna* (L.) – 218 экз. (~13%), лещ *Aramis brama* (L.) – 165 экз. (~10%), щука *Esox lucius* (L.) – 5 экз. (<1%), линь *Tinca tinca* (L.) – 4 экз. (<1%), красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.) – 5 экз. (<1%), язь *Leuciscus idus* (L.) – 3 экз. (<1%), ерш *Gymnocephalus cernuus* (L.) – 2 экз. (<1%), всего 1599 экз. Число судака *Sander lucioperca* в улове составило 70 экз., или ~4% от всей выборки рыб (1669 экз.).

Выборка судака включала 11 возрастных классов (табл. 1); доли идентифицированных самцов и самок были ~41% (24 экз.) и ~59% (34 экз.) соответственно. Гипотеза о равенстве выборочных долей самцов и самок проверена с использованием

Таблица 1. Фактическая и обратно расчисленная длина судака *Sander lucioperca* различных возрастных классов из оз. Нечерица

<i>n</i>	Возраст, лет	Фактическая длина, мм	Возраст, лет	Расчисленная длина, мм	Темп роста, доли*
—	0+	—	1	<u>77(9)</u> 52–98	—
—	1+	—	2	<u>135(15)</u> 101–172	0.345
—	2+	—	3	<u>191(24)</u> 130–236	0.259
1	3+	270	4	<u>245(30)</u> 185–338	0.184
19	4+	<u>281(25)</u> 246–318	5	<u>301(32)</u> 235–363	0.157
18	5+	<u>355(32)</u> 280–380	6	<u>340(32)</u> 274–425	0.116
17	6+	<u>371(12)</u> 350–390	7	<u>398(41)</u> 358–531	0.156
3	7+	<u>411(7)</u> 398–510	8	<u>433(57)</u> 397–593	0.120
1	8+	490	9	<u>513(65)</u> 430–632	0.090
3	9+	<u>508(36)</u> 481–701	10	<u>549(71)</u> 486–590	0.098
4	10+	<u>585(46)</u> 572–756	11	<u>613(73)</u> 520–630	0.108
2	11+	<u>632(113)</u> 610–633	12	<u>688(81)</u> 610–784	0.138
1	12+	772	13	787	0.097
1	13+	870	14	—	0.045

Примечание. *n* – объем выборки, экз.; над чертой – среднее значение и ошибка среднего (в скобках), под чертой – min–max; * – дана величина прироста при переходе от предыдущего возрастного класса к последующему.

теста хи–квадрат: значение $\chi^2 = 3.24$ меньше пороговой величины 3.84 при одной степени свободы для уровня значимости $\alpha = 0.05$, что позволяет принять нулевую гипотезу о равенстве долей обоих полов.

В оз. Нечерица судак питается разными видами рыб; в желудках обнаружено 16 экз. плотвы (~32% общего количества), 10 экз. густеры (~20%), 7 экз. окуня (~14%), 4 экз. ерша (~8%), 3 экз. судака (~6%) и 1 экз. леща (2%). Всего проанализировано 50 желудков. У 9 экз. судака (~18%) определить видовую принадлежность рыб в желудках не удалось; у 24 экз. (~48%) желудки были пустые.

Выбор формулы прямой пропорциональности Леа для процедуры обратного расчисления продиктован тем, что прямая линейной регрессии вместо оси ординат пересекает ось абсцисс, а кривая степенной функции выходит почти из нуля (рис. 2), что делает невозможным применение

формулы Ли. Удельная скорость роста судака оз. Нечерица, рассчитанная по формуле (3), представлена в табл. 1.

Для каждого возрастного класса проведено сравнение фактических длин судака и длин рыб, полученных обратным расчислением (рис. 3а). Средняя доля отклонения выборочных длин от обратно расчисленных составляет по модулю 6% со стандартным отклонением $SD = 2\%$, что является хорошим показателем адекватности результатов обратного расчисления. Кривая линейного роста с величинами стандартных отклонений длин по каждому возрастному классу совместно для фактических и расчисленных длин представлена на рис. 4, в дальнейшем данный график использован для сопоставления с кривыми скорости роста судака из других регионов. Аппроксимация распределения средних длин различных возрастных классов линейной функцией дает формальное

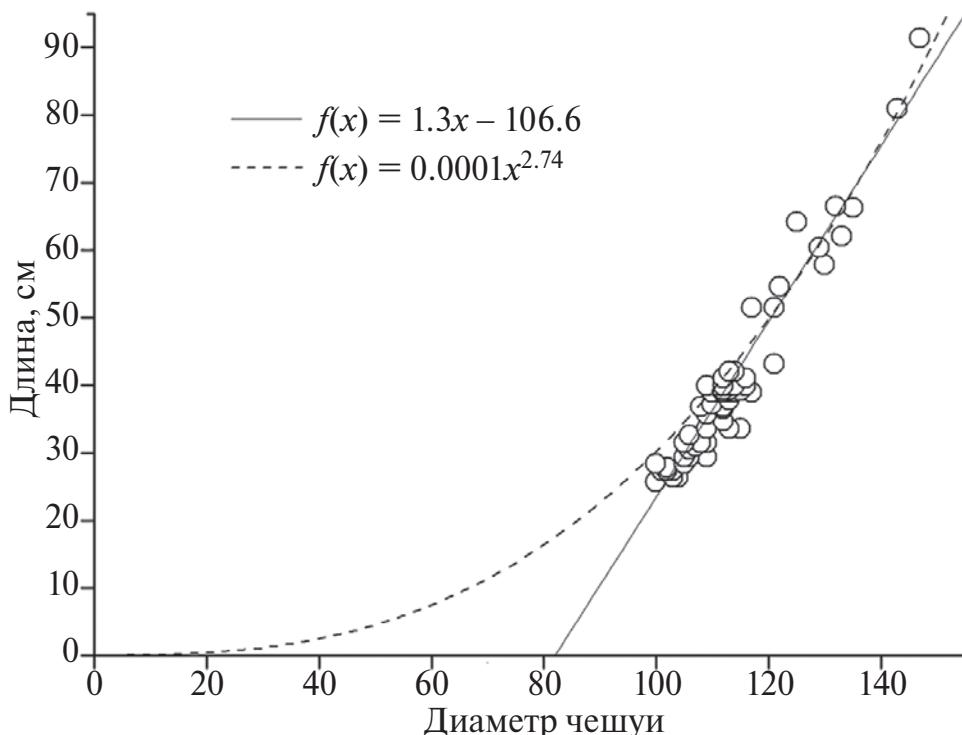


Рис. 2. Зависимость длины (см) судака *S. lucioperca* от продольного диаметра чешуи (единицы окуляр-микрометра), описанная линейной и степенной функциями.

уравнение линейного роста $L(t) = 5.4 \times x + 0.2$, $R = 0.99$, где $L(t)$ — длина судака в любой момент времени t , а 5.4 — коэффициент линейного роста (рис. 3б).

Распределение частот длин каждого возрастного класса (совместно выборочных и расчисленных) проверено на соответствие распределению Гаусса для уровня значимости $\alpha = 0.05$ с использованием теста Шапиро–Уилка; гипотезу H_0 принимали при $\alpha \leq p$. Для десяти возрастных классов принята гипотеза о соответствии распределений нормальному закону: возраст (1) год, объем выборки $n = 70$ экз., $p = 0.54$; возраст (2), $n = 70$ экз., $p = 0.88$; возраст (3), $n = 70$ экз., $p = 0.76$; возраст (4), $n = 70$ экз., $p = 0.44$; возраст (5), $n = 69$ экз., $p = 0.39$; возраст (6), $n = 50$ экз., $p = 0.55$; возраст (8), $n = 15$ экз., $p = 0.05$; возраст (9), $n = 12$ экз., $p = 0.24$; возраст (10), $n = 8$ экз., $p = 0.62$; возраст (11), $n = 8$ экз., $p = 0.57$. Для возраста (7) гипотеза H_0 отвергнута: $n = 8$ экз., $p = 0.00$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Реконструкция средних длин возрастных классов, не представленных в улове, а также возрастных классов, численность которых в улове мала, увеличивает выборку до статистически приемлемого объема и повышает вероятность получить несмещенные оценки линейного роста судака из оз. Нечерица. В частности, достоверность

оценок подтверждается сравнением фактических и расчисленных длин отдельных возрастных групп: средняя доля отклонений выборочных длин от расчисленных составляет по модулю 6% ($SD = 2\%$). Другой подход, результаты которого косвенно свидетельствуют о приемлемости оценок обратного расчисления, заключается в проверке распределений длин одновозрастных классов на нормальность. В основе анализа лежат общебиологические представления о характере роста рыб, а именно: частоты длин одновозрастной группировки одной экологической формы данного вида распределены нормально (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001; Carlson et al., 2010). Как показано выше, для десяти возрастных классов распределение частот длин подчиняется закону Гаусса, и только для возраста (7) лет гипотеза о нормальности отклонена. Несоответствие лишь одного из 11 распределенийциальному закону свидетельствует о случайному характере данного события, и общий результат можно считать удовлетворительным. Небольшая погрешность оценки при суммировании выборочных и расчисленных длин возможна, если принять во внимание факт, что обратное расчисление дает длину для возраста t^* , тогда как все особи в выборке имеют возраст t^+ .

Для количественной оценки параметров роста рыб широко используют уравнение линейного роста Берталанфи (Бивертон, Холт, 1969; Риккер, 1979), применение которого правомерно только в

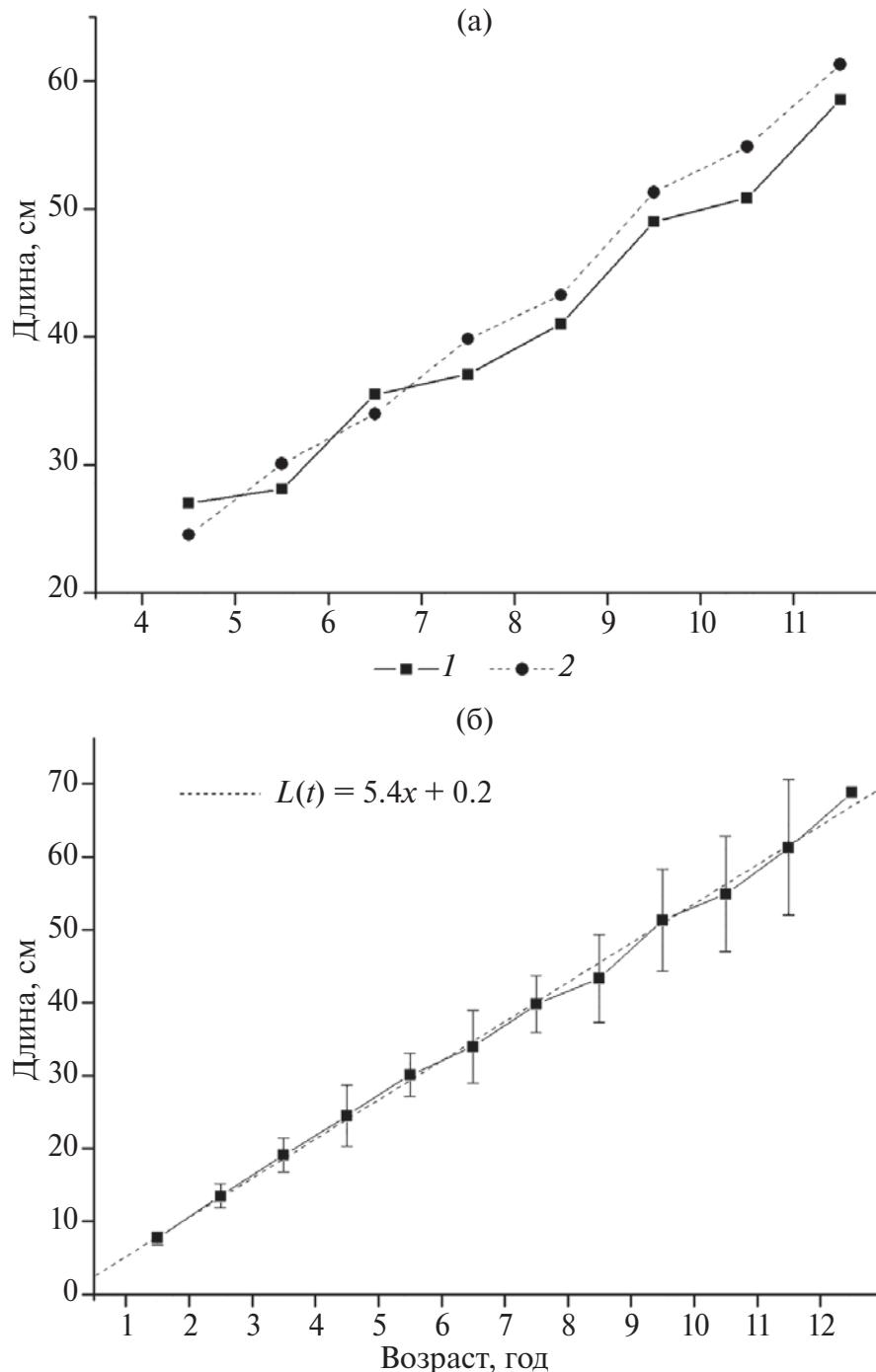


Рис. 3. Кривые линейного роста судака *S. lucioperca* оз. Нечерица (а), построенные на основании выборочных данных (1) и обратно расчисленных длин (2), и кривая линейного роста судака (б), построенная совместно для фактических и расчисленных длин, с величинами стандартных отклонений по каждому возрастному классу.

случае асимптотического роста. Аппроксимация распределения средних длин разновозрастных когорт судака оз. Нечерица (рис. 3б) функцией Берталланфи вида $L(t) = L_\infty (1 - \exp(-k(t - t_0)))$ в программе STATISTICA v. 10 дает неоправданно большую предельную длину, равную 6513 мм, а также очень маленький коэффициент роста $k = 0.008$ год⁻¹ ($t_0 = 0.438$). Такой результат, с одной

стороны, может поставить под сомнение точность оценки возраста, а с другой стороны, допустить характер роста, отличный от асимптотического. Для решения вопроса приведем литературные данные по линейному росту судака в регионах с различными климатическими условиями.

Рассмотрим четыре популяции судака из различных водоемов, включая оз. Нечерица. Два

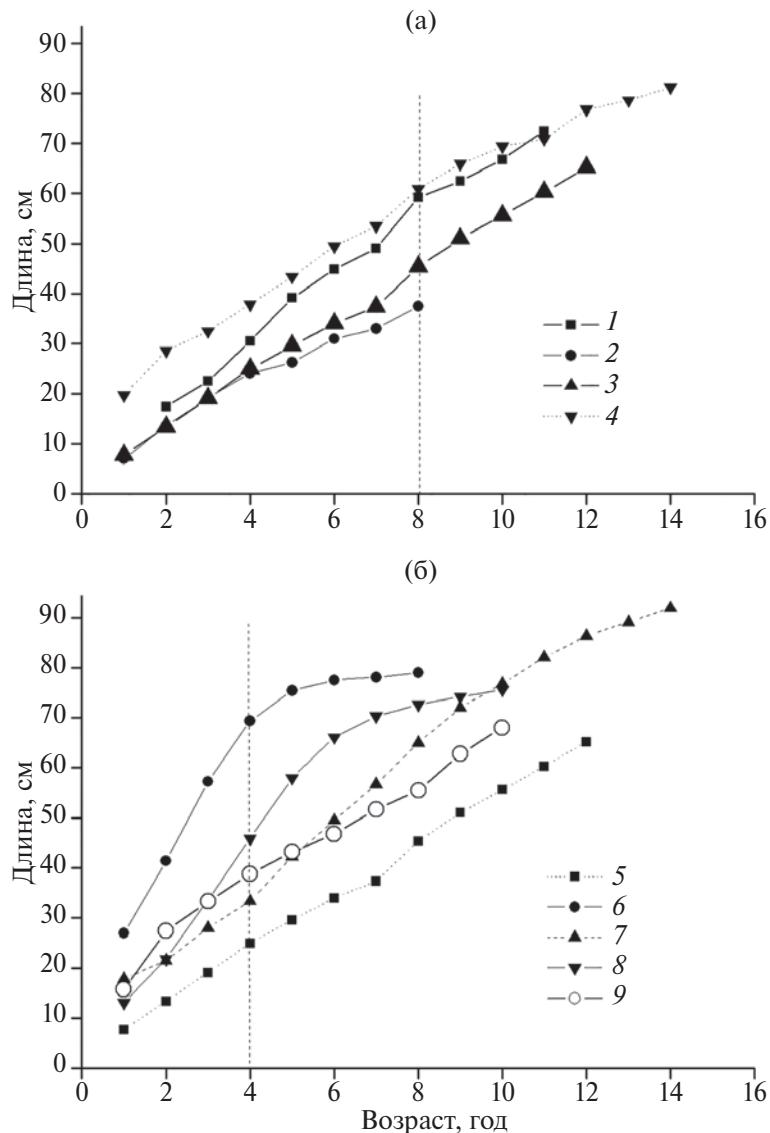


Рис. 4. Кривые линейного роста судака *S. lucioperca* из четырех различных водных объектов России и Финляндии (а), России и Франции (б). 1 – оз. Пюхяселькя, 2 – оз. Саахаярви, 3 – оз. Нечерица, 4 – р. Ахтуба, 5 – оз. Нечерица, 6 – дельта р. Рона, 7 – оз. Кастийон, 8 – оз. Треиньяк, 9 – Рыбинское водохранилище.

озера находятся в Финляндии: оз. Пюхяселькя (фин. Pyhäselkä) площадью 246 км² (62°20' с.ш., 29°33' в.д.) (Karjalainen et al., 1996), оз. Саахаярви (фин. Sahajärvi) площадью 2 км² (65°43' с.ш., 25°28' в.д.) (Vinni et al., 2009), оз. Нечерица (56°13' с.ш., 28°44' в.д.) (наши данные) и низовья р. Ахтуба (47°45' с.ш., 46°95' в.д.) (Кузищин и др., 2016); графики роста судака из четырех популяций представлены на рис. 4а. Аппроксимация распределений длин судака из двух озер Финляндии и р. Ахтуба функцией Берталанфи дает предельные длины – 8117 мм ($t_0 = -0.469$, $k = 0.007 \text{ год}^{-1}$) (оз. Пюхяселькя), 547 мм ($t_0 = -0.049$, $k = 0.138 \text{ год}^{-1}$) (оз. Саахаярви) и 1558 мм ($t_0 = 0.048$, $k = 1.867 \text{ год}^{-1}$) (р. Ахтуба). У судака из оз. Саахаярви предельная длина биологически достоверна, однако средняя продолжительность жизни

составляет ~40 лет – неправдоподобно большой временной интервал; в то же время у судака из оз. Нечерица, оз. Пюхяселькя и р. Ахтуба сами предельные длины L_∞ неоправданно велики. Таким образом, уравнение линейного роста Берталанфи не будет адекватной моделью для описания ростовых функций вида, для чего больше подходит линейная зависимость. Линейный характер роста также подтверждается и распределением долей удельного роста, рассчитанных по формуле Шмальгаузена–Броди (табл. 1). Учитывая, что предельную длину судака из оз. Нечерица нельзя получить аппроксимацией, подобная оценка взята из уловов. Максимальная длина судака из выборки составляет 872 мм при массе 7080 г, что, по-видимому, близко к предельной длине.

По опросным данным (источник: Хохряков В.Р.), масса судака из оз. Нечерица достигает 10 кг.

Как известно, при переходе от высоких широт к низким температура среды в целом возрастает, что определенным образом влияет на темпы роста рыбы как пойкилотермного организма (Никольский, 1974; Одум, 1986; Бигон и др., 1989). Тем не менее, темпы роста судака из оз. Пюхяселья схожи с темпами роста судака из р. Ахтуба, хотя озеро расположено на ~1600 км севернее. Далее, если сравнить линейные размеры судака, выбрав для удобства один возрастной класс, например, 8 лет (рис. 4а), то длины рыб окажутся разными и для популяций, обитающих условно в одном регионе. Например, средняя длина тела судака возраста 8 лет из оз. Пюхяселья на 37% превышает среднюю длину этого же возрастного класса из оз. Саахаярви, расположенного на 200 км южнее, а также на 23% превышает длину рыбы того же возраста из оз. Нечерица, расположенному на 500 км южнее.

Проведем сравнение линейного роста судака из оз. Нечерица с судаком из трех водных объектов Франции, находящихся на южной границе естественного ареала вида (рис. 4б): оз. Треиньяк площадью 1 км² (45°57' с.ш., 1°83' в.д.), оз. Кастийон площадью 5 км² (Argillier et al., 2012) – оба озера являются водохранилищами рек Везер и Верден соответственно; из каналов в дельте р. Рона шириной 14 м и глубиной 1 м (43°34' с.ш., 04°34' в.д.) (Poulet et al., 2003); а также судака из Рыбинского водохранилища площадью ~4580 км² и средней глубиной ~6 м (Герасимов и др., 2013).

Судак из оз. Треиньяк и дельты р. Рона (рис. 4б) демонстрирует ярко выраженный асимптотический рост: аппроксимация функцией Берталанфи этих распределений дает биологически адекватные предельные длины и коэффициенты роста: $L_{\infty} = 841$ мм и $k = 0.137$ год⁻¹ ($t_0 = -0.413$) для оз. Треиньяк и $L_{\infty} = 904$ мм и $k = 0.466$ год⁻¹ ($t_0 = -0.211$) для р. Рона. В то же время, для судака из оз. Кастийон получен оценочный предельный рост 5377 мм при очень маленьком коэффициенте роста $k = 0.014$ год⁻¹ ($t_0 = -1.063$), что биологически неправдоподобно. Таким образом, как и в случае с судаком из северных регионов, популяция оз. Кастийон демонстрирует скорее линейный рост, хотя, начиная с 10 лет, рост замедляется. Что касается линейных размеров одних и тех же возрастных классов, то, например, судак из р. Рона существенно крупнее такового из р. Ахтуба – в возрасте 4 лет разница почти в 2 раза. Тем не менее, судак в р. Ахтуба достигает тех же предельных размеров, что и в р. Рона, но только к 14 годам. В то же время, рост судака из р. Ахтуба схож с таковым из оз. Кастийон – разница в средних длинах в 14 лет не превышает 11%. Наконец, судак из Рыбинского водохранилища по темпам

роста схож с судаком из оз. Нечерица, о чем свидетельствуют почти параллельные кривые роста (рис. 4б).

Анализ, построенный на связи темпов роста с широтностью, не открывает всей полноты картины, если не учитывать площадь и глубину конкретного водоема – характеристик, в совокупности определяющих такие ключевые параметры, как трофический и кислородный показатели, степень эвтрофикации, видовое разнообразие, параметры плотности и т.д. (Keskinen, Marjomaki, 2003; Живоглядов, Лукьяннов, 2018). Как показано выше, судак из оз. Пюхяселья площадью 246 км² со средней глубиной 10 м значительно крупнее судака из оз. Саахаярви площадью 2 км² и средней глубиной 4 м, расположенного южнее. То же самое можно сказать о судаке из оз. Саахаярви при сравнении его с судаком из оз. Нечерица площадью 12.8 км² и средней глубиной 6 м, хотя в этом случае различия не столь существенны. Для популяций вида из Франции тенденции схожи: судак из оз. Кастийон площадью 5 км² крупнее и имеет большую продолжительность жизни, чем судак из оз. Треиньяк площадью 1 км², несмотря на более высокие темпы роста во втором случае. Судак из Рыбинского водохранилища в среднем на 30% длиннее такового из оз. Нечерица, расположенного на ~200 км южнее и меньшего по площади в ~352 раза (4580 км² и ~13 км² соответственно). Как и в вышеуказанных случаях, более крупная рыба обитает в большем по площади водоеме.

Следует отметить, что все рассматриваемые южные водные объекты, как и р. Ахтуба, проточные; наличие течения в целом стабилизирует кислородный режим даже при высокой температуре среды, что положительно влияет на рост рыб и выживаемость их молоди, которая у судака весьма чувствительна к изменению концентрации кислорода (Frisk et al., 2012).

Помимо широтности и размера водоема немаловажное значение имеет близость относительно теплого моря, смягчающего климат, особенно в высоких широтах. Так, районы центральной Сибири, лежащие на одной широте с Финляндией и выходящие за границы естественного ареала обитания судака, характеризуются значительно более жестким климатом, где судак хотя и успешно акклиматизирован, однако скорость его роста и предельные размеры существенно ниже, чем в популяциях–донорах (Семенченко, Подорожник, 2014; Ростовцев и др., 2016). Следует отметить, что южные популяции судака в целом показывают более высокие темпы роста и более выраженный асимптотический рост по

сравнению с популяциями из северных регионов. Анализ данных из ряда работ (Ablak, Yilmaz, 2004; Milardi et al., 2011; Pe'rez-Bote, Roso, 2012; Nolan, Britton, 2018a) показал, что выраженный асимптотический рост судака имеет место только в низких широтах, тогда как рост, близкий к линейному, в разной степени наблюдается по всей широте ареала. Данные по оз. Нечерица частично подтверждают это положение. Достойно внимания и то, что в низких широтах судак достигает большей предельной длины при слабо выраженным асимптотическом росте, чем при характерном асимптотическом. Это может быть связано с быстрым “разгоном” темпов роста и впоследствии столь же резким торможением, что характерно для асимптотического роста, в результате чего ростовой потенциал организма расходуется быстрее (Tytler, Calow, 1985). В случае роста, близкого к линейному, плавный “разгон” темпов роста сохраняет его равномерность на протяжении всей жизни, позволяя при прочих равных достигать большей предельной длины. Следует отметить, что в целом чем меньше продолжительность жизни судака, тем менее выражен асимптотический рост.

Помимо абиотических параметров среды, темпы роста могут быть связаны с плотностными характеристиками популяций как самого судака, так и видов, формирующих ихтиоценоз. Согласно исследованиям Псковского отделения ГосНИИ озерного и речного рыбного хозяйства, доля судака оз. Нечерица в общей численности всех видов в 1998 г. составляла ~0.5% (Александров, Афанасьев, 1998), тогда как по уловам 2022 г. она достигала ~4%. При условии репрезентативности выборок можно заключить, что доля судака в ихтиоценозе в период 1989–2022 гг. возросла в 8 раз. Причем, увеличение доли вида возможно как вследствие увеличения численности самого судака, так и уменьшения численности других видов рыб, например, леща. Окончательный вывод о состоянии запасов в ретроспективе можно сделать только на основании анализа оценок общей численности и биомассы, поскольку именно плотностные характеристики служат ключевыми показателями обилия всех видов в ихтиоценозе.

Количественные доли различных видов в рационе и улове судака следующие: плотва 32 и 56%, густера 24 и 13%, окунь 14 и 16%, лещ 2 и 10%, судак 6 и 4% соответственно. Сопоставление долей по окуню и судаку демонстрирует их высокую схожесть в рационе и улове; для плотвы, густеры и леща существенные различия между долями в пищевом комке и улове можно отнести на счет небольшой по численности выборки, приводящей к смещению выборочной оценки относительно генерального значения. На это указывают противоположные по величине колебания долей одних и тех же видов в улове и в пищевом комке. В частности, доля плотвы в улове (32 и 56%) в ~0.57 раз больше,

чем в комке, а доля густеры (13 и 24%) в 0.54 раза меньше. Также следует отметить, что судак в определенной степени ограничивает и собственную численность в экосистеме, поскольку любой хищник регулирует численность видов, входящих в его рацион, следовательно, при наличии каннибализма и свою собственную (Меншуткин, 1971; Nolan, Britton, 2018b; Rahmdei, Falahatkar, 2021).

Интерпретация связи линейных размеров различных возрастных групп с широтностью, размером водного объекта и его кормностью может показаться слишком простой, поскольку факторов, влияющих на рост, существенно больше. Для понимания комплексного характера воздействия параметров среды на размерно-возрастные характеристики популяции необходимо изучение конкретного водного объекта, что позволит принять во внимание вклад каждого отдельного фактора, а также выявить ключевые параметры, в первую очередь определяющие динамику роста. Например, в направлении с севера на юг уменьшаются энергетические затраты на обменные процессы у пойкилотермных организмов и рыб (Бигон и др., 1989), но также снижается количество растворенного в воде кислорода. Уменьшение концентрации кислорода, помимо прямого физиологического воздействия, связанного, в частности, с угнетением репродуктивных функций (Lappalainen et al., 2003) и с энергетическими тратами на аэрацию жаберного эпителия (Frisk et al., 2012), ведет к изменению видового состава биоты и, следовательно, количества и качества корма (Specziár, Bíró, 2003; Стерлигова и др., 2012; Pe'rez-Bote, Roso, 2012; Boussebaa et al., 2020). В то же время, наличие течения способствует перемешиванию, стабилизирующему кислородный режим по всей толще воды, что может частично нивелировать влияние повышенной температуры на концентрацию растворенного кислорода. Если в южных районах относительно высокая температура сочетается с большой площадью водоема, вследствие чего повышается разнообразие биотопов с различными количественными комбинациями факторов среды, то темпы роста и продолжительность жизни могут быть высокими (Argillier et al., 2012). Значимое влияние оказывает и органическое загрязнение. Оно почти всегда приводит к эвтрофикации, снижающей концентрацию растворенного кислорода, что, в свою очередь, замедляет темпы роста преимущественно младших возрастных групп рыб (Sandström, Karås, 2002; Frisk et al., 2012). Наконец, важным фактором оказывается и промысел, в той или иной мере всегда меняющий средний размер возрастных классов (Герасимов и др., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распределение средних длин судака различных возрастных классов из оз. Нечерица

хорошо аппроксимируется линейной функцией $L(t) = 5.4 \times t + 0.2$, $R = 0.99$. Популяция судака представлена 13 возрастными классами, где максимальная выборочная длина составляет 872 мм. Рост происходит на фоне совместного воздействия климатических факторов, связанных с широтностью, а также размером и кормностью водоема. Доля судака в выборке 2022 г. достигала 4% общей численности, что в 8 раз превышает его долю в оз. Нечерница в 1998 г. и свидетельствует о достаточно высокой относительной численности судака в ихтиоценозе. В пищевом комке судака обнаружено шесть массовых видов рыб, включая молодь самого судака: их соотношение и сравнение с теми же видами в выборке предположительно указывают на отсутствие элевтичности в рационе питания. При достаточно высоком обилии судак может выступать регулятором собственной численности. Отсутствие промысловой нагрузки и источников загрязнения позволяет допустить, что популяция судака из оз. Нечерница не испытывает сильного антропогенного воздействия, что дает возможность рассматривать ее как природный эталон популяции данного вида в Псковском Поозерье.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность директору Национального парка “Себежский” Надежде Николаевне Подоплекиной за всестороннюю поддержку исследований, и Виталию Тихонову за помощь в организации быта и сбора материала, а также всем инспекторам и сотрудникам Национального парка “Себежский”, участвовавшим в полевых работах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках плановых научных исследований, проводимых Национальным парком “Себежский”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием выделено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Ю.В., Курьянович В.И.** 2001. Миноги (*Petromyzonidae, Cyclostomata*) и рыбы (*Pisces*). Биоразнообразие и редкие виды национального парка “Себежский” // Тр. Санкт-Петербург. обва естествоиспытателей. Т. 4. С. 199.
- Александров Ю.В., Афанасьев Е.А.** 1998. Биологическое обоснование любительского и спортивного рыболовства на водоемах государственного национального природного парка “Себежский”. Отчет Псковского отделения ГосНИОРХа. <https://github.com/Feodor1974/Sebezhsky-fish-biomass-1990year>
- Бивертон Р., Холт С.** 1969. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.** 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. Т. 2.
- Вовк Ф.И.** 1956. О методике реконструкции роста рыб по чешуе // Тр. биол. ст. “Борок” АН СССР. Вып. 2.
- Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н.** 2013. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 53. С. 57. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010050>
- Гладышев М.И.** 2001. Биоманипуляция как инструмент управления качеством воды в континентальных водоемах (обзор литературы 1990–1999 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 3.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука.
- Живоглядов А.А., Лукьянов С.В.** 2018. Оценка современного состояния популяции судака *Sander lucioperca* бассейна Азовского моря // Вопр. рыболовства. Т. 19. Вып. 4. С. 405.
- Зыков Л.А., Иванов В.П.** 2008. Эколо-географическая изменчивость роста судака *Sander lucioperca* (L.) в границах ареала // Вестн. АГТУ. Т. 3. Вып. 44. С. 26.
- Коваленко Е.О., Пашинова Н.Г., Москул Г.А.** 2014. Морфологическая характеристика судака (*Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)) Краснодарского водохранилища // Тр. КГАУ. № 5(50). С. 58.
- Ковтун А.А.** 1981. Возраст и линейный рост осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 6. С. 1030.
- Кузицин К.В., Самойлов К.Ю., Груздева М.А., Павлов Д.С.** 2016. Распределение, структура популяции и некоторые биологические особенности судака *Sander lucioperca* руслового участка реки Ахтуба (Волго-Ахтубинская водная система) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. Вып. 5. С. 534. <https://doi.org/10.7868/S0042875216050088>
- Кушинаренко А.И., Фомичев О.А., Сидорова М.А. и др.** 2004. Состояние запасов и прогноз добычи полу-проходных рыб на 2005 год // Рыбхоз. исслед. на Каспии. Результаты НИР за 2003 год. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 293.
- Меништукин В.В.** 1971. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука.
- Мина Г.А., Клевезаль Г.А.** 1976. Рост животных. М.: Наука.
- Никольский Г.В.** 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Одум Ю.** 1986. Экология. М.: Мир. Т. 2.
- Правдин И.Ф.** 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.

- Риккер Ю.Е.* 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Ростовцев А., Интересова Е.А., Бабкина И.Б. и др.* 2016. Уловы, возраст и рост обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в бассейне Средней Оби // Вестн. НГАУ. Вып. 3(40). С. 105.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР.
- Семенченко Н.Н., Подорожник Е.В.* 2014. Обыкновенный судак *Sander lucioperca* (L.) р. Амур: результаты акклиматизации // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 6. С. 611.
- Стерлигова О.П., Рюкшиев А.А., Ильмаст Н.В.* 2012. Сравнительная биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) озер Онежского и Выгозера // Биология внутр. вод. № 2. С. 55. <https://doi.org/10.1134/S1995082912020149>
- Стрельников А.С.* 1996. Состояние популяции судака *Stizostedion lucioperca* Рыбинского водохранилища в условиях новых коммерческих отношений // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 4. С. 481.
- Танасийчук В.С.* 1974. Об адаптивных возможностях судака *Stizostedion lucioperca* (L.) // Вопр. ихтиологии. Т. 14. Вып. 5(88). С. 806.
- Чугунова Н.И.* 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И.И.* 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. М.: Биомедгиз. С. 8.
- Шорыгин А.А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат.
- Ablak O., Yilmaz V.* 2004. Growth properties of pikeperch (*Sander lucioperca* (L., 1758)) living in Hirfanli dam lake // Turk. J. Vet. Anim. Sci. V. 28. P. 455.
- Akbarzadeh A., Farahmand H., Shabani A.A. et al.* 2009. Morphological variation of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in the southern Caspian Sea, using a truss system // J. Appl. Ichthyol. V. 25. P. 576. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01308.x>
- Argillier C., Barral M., Irz P.* 2012. Growth and diet of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in two French reservoirs // Arch. Pol. Fish. V. 20(3). P. 191. <https://doi.org/10.2478/v10086-012-0024-0>
- Boussebaa M., Ferrat L., Ouahab S. et al.* 2020. Food preferences of Pike Perch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in Morocco. E3S Web of Conferences. 150. 02011. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202015002011>
- Carlson S., Kottas A., Mangel M.* 2010. Bayesian analysis of size-dependent overwinter mortality from size-frequency distributions // Ecology. V. 91(4). P. 1016. <https://doi.org/10.1890/09-0252.1>
- Frisk P., Skov V., Steffensen J.* 2012. Thermal optimum for pikeperch (*Sander lucioperca*) and the use of ventilation frequency as a predictor of metabolic rate // Aquaculture. V. 324. P. 151. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.10.024>
- Jůža T., Blabolil P., Čech M., Draštík V. et al.* 2023. Distribution patterns, annual density changes, growth and mortality of pikeperch (*Sander lucioperca* (L., 1758)) fry following oligotrophication of a reservoir // Ecol. Freshwater. Fish. V. 32(4). P. 724. <https://doi.org/10.1111/eff.12718>
- Karjalainen J., Lehtonen H., Turunen T.* 1996. Variation in the relative year-class strength of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in two Finnish lakes at different latitudes // Ann. zool. fenn. V. 33. P. 437.
- Keskinen T., Marjomäki T.J.* 2003. Growth of pikeperch in relation to lake characteristics: total phosphorus, watercolour, lake area and depth // J. Fish Biol. V. 63(5). P. 1274. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00249.x>
- Krpo-Ćetković J., Stamenković S.* 1996. Morphological differentiation of the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) populations from the Yugoslav part of the Danube // Ann. zool. fenn. V. 33. P. 711.
- Lappalainen J., Dörner H., Wysujack K.* 2003. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) – a review // Ecol. Freshwater. Fish. V. 12. P. 95. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00005.x>
- Lea E.* 1910. On the method used in the herring investigation. Publ. Circonference du Cons. Perm. Int. pour l'Expl. De la Mer. № 30.
- Ložys L.* 2003. Seasonal migrations of pikeperch (*Sander lucioperca*) from the Curonian Lagoon to the Baltic Sea and advantages of the phenomenon // Acta Zool. Lituanica. V. 13. № 2. P. 188. <https://doi.org/10.1080/13921657.2003.10512562>
- Milardi M., Lappalainen J., Malinen T., Vinny M., Ruuhijärvi J.* 2011. Problems in managing a slow-growing pikeperch *Sander lucioperca* (L.) population in Southern Finland // Knowl. and Man. Aquat. Ecosyst. V. 400. P. 1. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011010>
- Nolan E.T., Britton J.* 2018a. Spatial variability in the somatic growth of pikeperch *Sander lucioperca*, an invasive piscivorous fish // Ecol. Freshwater. Fish. V. 28(2). P. 1. <https://doi.org/10.1111/eff.12456>
- Nolan E.T., Britton J.R.* 2018b. Diet of invasive pikeperch *Sander lucioperca*: developing non-destructive tissue sampling for stable isotope analysis with comparisons to stomach contents analysis // Knowl. Manag. Aquat. Ec. V. 419. P. 1. <https://doi.org/10.1051/kmae/2018037>
- Parés-Casanova P.M., Cano L.* 2014. Preliminary study of isometry in pikeperch (*Sander lucioperca*) from Ivars and Vilasana lake, Spain // Ann. Exp. Biol. V. 2. № 3. P. 12.
- Pe'rez-Bote J.L., Roso R.* 2012. Growth and length-weight relationships of *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Alca'ntara Reservoir, south-western Spain: comparison with other water bodies in Eurasia // J. Appl. Ichthyol. V. 28. P. 264. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01918.x>
- Poulet N., Forgeois S., Critelli A.J. et al.* 2003. Life history traits of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in the

- southern outskirts of its distribution area // Conference: Percis III: The 3rd International Percid Fish Symposium At: Madison. USA. <https://www.researchgate.net/publication/258110519>
- Rahmdei K.J., Falahatkar B. 2021. Adaptation of pikeperch (*Sander lucioperca*) to formulated diets: A review // Fish. Aquat. Life. V. 29. P. 1. <https://doi.org/10.2478/aopf-2021-0001>
- Sandström A., Karås P. 2002. Effects of eutrophication on young-of-the-year freshwater fish communities in coastal areas of the Baltic // Environ. Biol. Fishes. V. 63(1). P. 89. <https://doi.org/10.1023/A:1013828304074>
- Specziár A., Bíró P. 2003. Population structure and feeding characteristics of Volga pikeperch, *Sander volgensis* (Pisces, Percidae), in Lake Balaton // Hydrobiologia. V. 506. P. 503.
- Tesfaye M., Souza A., Soukalová K. et al. 2023. Somatic growth of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in relation to variation in temperature and eutrophication in a Central Europe Lake // Fish. Res. V. 267. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106824>
- Tyler P., Calow P. 1985. Fish Energetics. New Perspectives. CROOM HELM, London & Sydney.
- Vinni M., Lappalainen J., Malinen T., Lehtonen H. 2009. Stunted growth of pikeperch *Sander lucioperca* in Lake Sahajärvi, Finland // J. Fish Biol. V. 74. P. 967. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02181.x>

Population Growth and Age Structure of the Pikeperch *Sander lucioperca* (Percidae) from the Lake Necheritsa (Sebezhsky National Park, Pskov Oblast)

F. S. Lobyshev^{1,*}, K. V. Kuzishchin¹, V. R. Khokhryakov², E. E. Kislytsa¹, E. A. Pivovarov¹, S. D. Pavlov¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²Sebezhsky National Park, Pskov, Russia

*e-mail: lobyshev@mail.ru

The size, age, sex structures of pikeperch *Sander* (L.) from Lake Necheritsa (Sebezhsky National Park) have been studied, as well as linear growth using back-calculation according to the Leo direct dependence function. Growth of pikeperch is described formally by linear equation $L(t) = 5.4 \times x + 0.2$ (cm). The length frequencies of individual age groups are normally distributed, which corresponds to ideas about linear fish growth. The population is represented by 13 age classes, the maximum length of an individual in the sample is 872 mm. The analysis of the diet showed the presence of 6 mass fish species observed in the catch, including the young pikeperch; the ratios of individual species in the diet and the sample indicates an absence of electivity of nutrition. According to the estimates, the proportion of pikeperch in the ichthyocenosis in the period 1989–2022 in the Lake Necheritsa has increased by ~ 8 times. A comparative analysis of the linear growth of pikeperch from populations of different regions under environmental conditions, differing in a number of values of key parameters, is carried out. Growth rates of pikeperch from southern populations are generally higher and more consistent with asymptotic growth, while the size limits and life expectancy are generally higher in northern populations. A hypothesis has been tested about the causes of differences in the nature of linear growth.

Keywords: Sebezhsky, age, linear growth, temperature, latitude

УДК [597.541-15:576.895.132](262.5+262.54)

ВЛИЯНИЕ МИГРАЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА НА ИХ ЗАРАЖЕННОСТЬ НЕМАТОДОЙ *Hysterothylacium aduncum* В РАЗНЫЕ СЕЗОНЫ

© 2024 г. А. В. Завьялов^{a,*}, Е. Н. Сибирцова^a

^aИнститут биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

*e-mail: andrey-zavyalov@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.12.2023 г.

После доработки 04.04.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

Рассмотрено влияние преднерестовых и постнерестовых миграций планктофагов и ихтиофагов на степень зараженности нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) в северной части Азово-Черноморского бассейна. Впервые выявлено снижение показателей зараженности взрослой нематодой у сельди при ее зимовке в Черном море по сравнению с аналогичными показателями в период постнерестовых миграций после нереста в Азовском море. По мнению авторов, основная причина различий зараженности мигрирующих и планктофагов, и ихтиофагов – переход рыб на другой рацион питания, одна из косвенных причин – разница в величине солености в разных акваториях северной части Черного и Азовского морей.

Ключевые слова: планктофаг, ихтиофаг, личинки нематоды, экологические группы, нерестовые миграции, паразитарная система

DOI: 10.31857/S0320965224060121, **EDN:** WXGTMQ

ВВЕДЕНИЕ

Анизакидная нематода *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802), космополитный эндопаразит гидробионтов, обладает широкой специфичностью к хозяевам и уникальной экологической пластичностью (Yoshinaga et al., 1987; Keie, 1993; Iglesias et al., 2002; Гаевская, 2005), обитая в акваториях с разной соленостью и температурным режимом. Присутствует в половозрелой форме у ихтиофагов, в личиночной – у планктофагов (Гаевская и др., 2010).

Паразитарная система *H. aduncum*, являясь неотъемлемой частью многих водных биоценозов Азово-Черноморского бассейна (Завьялов и др., 2021), включает в данном регионе ~50 видов рыб в качестве хозяев (Мосесян и др., 2021).

Кроме многочисленных работ по изучению межсезонной, межгодовой и региональной динамики зараженности паразитом промысловых видов рыб Азово-Черноморского бассейна (Николаева, 1963; Николаева, Найденова, 1964; Лозовский и др., 2009; Попюк, 2011; Мосесян и др., 2021), также исследованы изменения структуры популяции паразита, обусловленные промысловым переловом одного из основных промежуточных хозяев – шпрота (Корнийчук, Завьялов,

2005), и особенности функционирования паразитарной системы нематоды в Черном море (Гаевская и др., 2010; Завьялов, 2021). Однако влияние на степень зараженности промысловых видов рыб такого важнейшего аспекта паразитохозяиных отношений как преднерестовые и постнерестовые миграции до сих пор остается недостаточно освещенным. При этом миграции предполагают изменения и в рационе питания, и в интенсивности действия важного абиотического фактора – солености, что радикально определяет особенности функционирования паразитарной системы *H. aduncum* в целом.

Цель работы – изучить влияние сезонных миграций на зараженность нематодой *H. aduncum* некоторых промысловых видов рыб (основных хозяев паразита), совершающих нерестовые и зимовальные миграции в различных районах Азово-Черноморского бассейна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследования отбирали в разных районах у крымского побережья и в акватории Азовского моря в 2015, 2016 и 2019–2022 гг. (рис. 1). Исследовали три промысловых вида рыб:

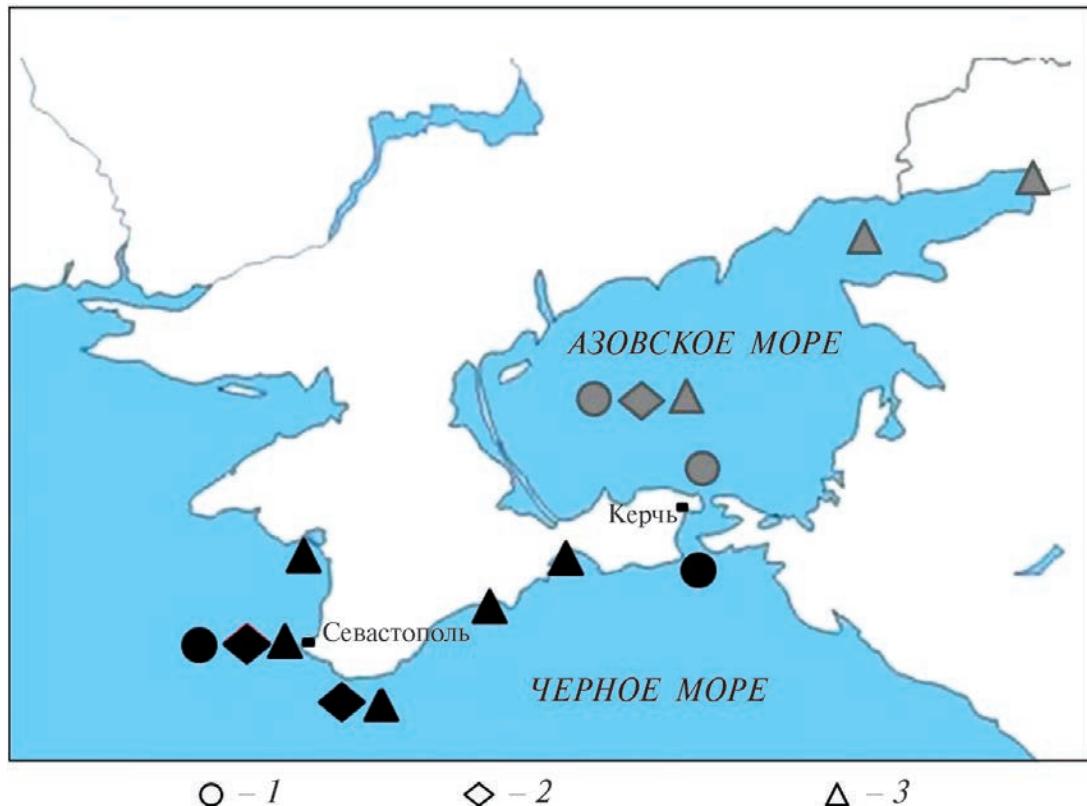


Рис. 1. Районы отбора проб. 1 – хамса, 2 – ставрида, 3 – сельдь в летне-осенний (серый цвет) и зимне-весенний (черный цвет) периоды.

европейский анчоус (хамса) *Engraulis encrasicholus* (Aleksandrov, 1927), обитающий в зимне-весенний период у юго-западного побережья Крыма и Кавказа (г. Анапа, г. Геленджик), в летне-осенний период в акватории Азовского моря и в Керченском предпроливье; ставрида *Trachurus ponticus* (Aleev, 1956) – в зимне-весенний период у Южного берега Крыма и у юго-западного побережья Крыма, в летне-осенний период в Азовском море; сельдь *Alosa immaculata* (Bennett, 1835) – в зимне-весенний период у юго-западного побережья Крыма (район г. Севастополь), в Каламитском заливе и у Южного берега Крыма, в летне-осенний период в Азовском море и Таганрогском заливе. Отбор проб в зимне-весенне время соответствовал местам зимовки рыб.

Пробы европейского анчоуса (хамсы) и ставриды в Черном море отбирали из промысловых тралов и из орудий прибрежного лова (ставные неводы), в Азовском море – при лампарных и траловых съемках с борта рыболовного судна “Илия”. Возраст рыб определяли по отолитам: у хамсы выделены две модальные размерно-возрастные группы – 1+, 2+ (двухлетки и двухгодовики), у ставриды – 2+, 3+ (трехлетки и четырехлетки) (Сказкина, 1965).

При отборе проб сельди использовали одноразмерных особей, соответствующих возрасту полных пяти лет. Всего исследовано 2903 экз. (табл. 1).

Вскрытие рыб, сбор, фиксацию и дальнейшую обработку паразитов производили по общепринятым методикам (Быховская-Павловская, 1985) с определением следующих показателей зараженности: интенсивность инвазии, экстенсивность инвазии, индекс обилия. Личинок и взрослых нематод *H. aduncum* идентифицировали морфометрически с учетом видовых и родовых признаков (Гаевская, 2005). Проведен статистический анализ (Лакин, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Европейский анчоус – теплолюбивый мигрирующий планктофаг и наиболее значимый промысловый вид Азово-Черноморского бассейна, является вторым основным промежуточным хозяином *H. aduncum*. Рыба заражена личинками третьей стадии (L3), локализующимися в полости тела. Весной европейский анчоус массово заходит из Черного моря в Азовское море через Керченский пролив (Чащин, 1997); Васильева, 2007; Мессеян, 2021; Zuyev, Skuratovskaya, 2023). После зимовки показатели зараженности рыбы личинками *H. aduncum* достаточно высоки (табл. 2), что отмечали и ранее (Завьялов и др., 2023) с акцентом на

Таблица 1. Число исследованных экземпляров рыб, отобранных в разные сезоны в период 2015–2016 и 2019–2022 гг.

Вид	<i>n</i>		Всего
	ЗВ	ЛО	
<i>Engraulis encrasicholus</i>	540	600	1140
<i>Trachurus ponticus</i>	1200	486	1686
<i>Alosa immaculata</i>	27	50	77
Всего	1767	1136	2903

Примечание. *n* – число исследованных рыб, экз.; экз.; ЗВ – зимне-весенний период (до преднерестовой миграции); ЛО – летне-осенний период (миграции к местам зимовки).

некоторые региональные различия интенсивности инвазии у Южного берега Крыма и побережья Кавказа. В Азовском море и частично в Таганрогском заливе происходит его нерест (Троицкий, 1973) и последующий за ним нагул (Таганрогский залив и Азовское море) (рис. 2а). Одновременно наблюдается очищение организма рыб от личинок паразита: параметры интенсивности и экстенсивности инвазии снижаются в 4.25 и 2.7 раза соответственно, показатели индекса обилия – в ~5 раз (табл. 2).

Следующим важнейшим объектом паразитарной системы *H. aduncum* в Черном море является ставрида как основной ее сочлен. Ставрида, как и европейский анчоус, – теплолюбивый вид, не-рестящийся летом. Ставрида северного стада зимует у Южного берега Крыма и у юго-западного побережья Крыма (район г. Севастополь) (Алеев, 1957), а также у берегов Кавказа (рис. 1), выполняя функцию и промежуточного, и окончательного хозяина *H. aduncum* (Николаева, 1963). В отличие от ставриды Босфорского стада, в подавляющем большинстве случаев она заражена не взрослыми особями нематод, а личинками третьей и четвертой стадий (L3 и L4). Во время зимовки ставрида слабо питается, но имеет высокие показатели зараженности (табл. 2). Часть популяции ставриды северного стада, как и хамса, заходит в Азовское море, где в течение нагульного периода очищается от паразитов (Николаева, 1963; Николаева, Найденова, 1964). В летне-осенний период до зимовальной миграции через Керченский пролив (рис. 2б) значения интенсивности и экстенсивности инвазии снижаются в 6 и 51.25 раза соответственно, показатели индекса обилия – в 15 раз (табл. 2).

Противоположная картина наблюдается при анализе зараженности ихтиофага – сельди как основного сочлена паразитарной системы нематоды в Черном море (окончательного хозяина). Следует отметить, что это сельдь, мигрирующая в весенний период из Черного моря через Азовское море в р. Дон на нерест, и сельдь, зимующая у Южного берега Крыма и северо-западных

Таблица 2. Показатели зараженности исследованных рыб в преднерестовый (над чертой) и постнерестовый (под чертой) периоды

Вид	ИИ	ЭИ	ИО
<i>Engraulis encrasiculus</i> *	1–34	35	3.80 ± 0.77
<i>Trachurus ponticus</i> *	1–8	13	0.77 ± 0.16
	6–64	82	24 ± 35
<i>Alosa immaculata</i> **	1–12	1.6	1.6 ± 0.78
	1–32	60	10 ± 0.28
	18–86	100	56 ± 0.11

Примечание. ИИ – интенсивность инвазии, экз.; ЭИ – экстенсивность инвазии, %; ИО – индекс обилия, экз./особь.

*Заражение личинками нематод;

**Заражение взрослыми нематодами.

берегов Крыма (район г. Севастополя) (рис. 2в). Сельдь как окончательный хозяин паразита заражена взрослыми нематодами. Рыбы, которые идут на зимовку из Азовского моря, имеют высокие показатели зараженности (табл. 2). В течение 3–4 мес. зимовки в Черном море происходит постепенное понижение этих показателей до значений нерестовой миграции: показатели интенсивности инвазии, экстенсивности инвазии и индекса обилия снижаются в 18, 17 и 5.6 раза соответственно (табл. 2). Таким образом, в отличие от хамсы и ставриды, сельдь во время зимовки в Черном море очищается от паразитов. Это происходит и у юго-западного побережья Крыма, и в Керченском проливе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Факт снижения степени зараженности рыб нематодой *Hysterothylacium aduncum* после нереста в Азовском море зарегистрирован еще в работах 1960-х годов (Николаева, 1963; Николаева, Найденова, 1964), однако в настоящей работе впервые показано снижение показателей зараженности сельди в зимовальный период в Черном море, по сравнению с аналогичными показателями в период нагула в Азовском море и во время постнагульной миграции к местам зимовки в Черном море.

Поскольку сельдь относится к хищникам, можно предположить, что во время нагула, питаясь хамсой, которая в Азовском море минимально заражена паразитом, сельдь также должна иметь низкие показатели зараженности. Тем не менее, результат оказался противоположным. Это вполне объяснимо, поскольку в Азовском море сельдь питается и другими планктонфагами – атериной (*Atherina* spp.), тюлькой (*Clupeonella cultriventris*, Nordmann, 1840), молодью бычка (Gobiidae gen. spp.) и шпротом (*Sprattus sprattus*, Risso, 1827),



Рис. 2. Схема нерестовых и зимовых миграций хамсы (а), ставриды (б) и сельди (в). Стрелка показывает направление миграции, 1 – преднерестовые миграции, 2 – постнерестовые миграции.

заходящими в Азовское море через Керченский пролив (Дерипаско и др., 2011). К сожалению, у нас нет данных о зараженности этих видов рыб нематодой в Азовском море, но, по-видимому, передача инвазионного начала к окончательному хозяину паразита и его аккумуляция могут происходить не только через анchoуса, но и через весь спектр параксенных хозяев (хозяев из разных экологических групп, параллельно участвующих в реализации жизненного цикла паразита на конкретном его этапе) *H. aduncum* в Азовском море.

Показано (Завьялов, 2011), что во всех случаях миграций фиксируются относительно резкие колебания зараженности рыбы фоновым паразитом. Следовательно, миграции прямо или косвенно влияют на интенсивность инвазии *H. aduncum* у рыб. Чтобы понять механизм влияния сезонных миграций рыб на степень их зараженности паразитом, необходимо оценить два важнейших аспекта: изменение рациона питания исследуемых рыб; изменение солености при перемещении рыб из Черного моря в Азовское и обратно.

Рацион питания. Основу кормовой базы хамсы составляют зоопланктонные организмы из отрядов Copepoda, Cladocera, личинки Cirripedia, Decapoda, Mysidacea, а также личинки моллюсков и червей (Дроздов, 2011).

В работе (Завьялов, 2021) копепода *Acartia tonsa* Dana, 1849 описана как первый промежуточный хозяин *H. aduncum*. По данным (Матишов и др., 2015), в различных районах Азовского моря, кроме северо-восточного, в летний период в планктонном сообществе доминируют копеподы (37–72%), а доля кладоцер и личинок донных гидробионтов варьирует от 1–8% и до 62%. Учитывая это, можно считать здесь первым промежуточным хозяином нематоды, в основном, теплолюбивую копеподу *A. tonsa*, лидирующую по численности среди копепод. В работе (Загородня и др., 2023) показано, что в летний период доминируют *A. tonsa*, *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 г., *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 г. и *Oithona davisae* Ferrari

F.D. & Orsi, 1984. Следовательно, хамса, питаюсь в Азовском море преимущественно *A. tonsa*, инвазируется и выступает в качестве основного второго промежуточного хозяина паразита. В зимнее время, находясь в Черном море, рацион хамсы радикально меняется: на шельфе доминируют эвритермные *A. clausi*, *Paracalanus parvus* Claus, 1863 и *Pseudocalanus elongatus* Boeck, 1865 наряду с *Oithona davisae* Ferrari F.D. & Orsi, 1984 (Темных, 2018; Загородня и др., 2023; Мирзоян и др., 2023). У берегов Крыма в рационе хамсы доминирует холодолюбивый комплекс кормового зоопланктона, в Азовском море – теплолюбивые и эвритермные виды копепод.

Более высокие величины зараженности ставриды в Черном море в преднерестовый период, по сравнению с таковыми у хамсы, можно объяснить более широким спектром питания ставриды. Рацион старшевозрастных особей ставриды более разнообразный, чем у хамсы, и включает ракообразных и мелких рыб (в том числе и хамсу), а также шпрота, тюльку, атерину, песчанку и бычков (Алеев, 1957).

Сельдь питается в Черном море, в основном, хамсой, атериной, шпротом и молодью бычков (Троицкий, 1973). Во время нереста в р. Дон сельдь питается слабо. Во время нагула, сразу после нереста сельдь скатывается в Таганрогский залив и Азовское море, где усиленно питается планктофагами – хамсой, шпротом, атериной, тюлькой. В этот период происходит активная передача инвазионного начала от второго промежуточного хозяина к окончательному (от планктофага к сельди). Зараженность сельди нематодой *H. aduncum* в постнерестовый (нагульный) период достигает 100% (Казарникова, 2021).

По мнению авторов настоящей работы, очищение сельди от взрослых нематод в Черном море объясняется тем, что сельдь заражается личинками *H. aduncum* (L3 и L4) во время нагула в Таганрогском заливе и Азовском море, следуя после нереста из р. Дона, и возвращается с уже

созревшими взрослыми нематодами в Черном море. Личинки *H. aduncum* созревают в течение 3–4 мес. с весны до осени и становятся полово-зрелыми нематодами, локализуясь только в кишечнике рыб, аналогично процессам инвазии у мерланга (Завьялов, 2013). Поэтому показатели зараженности сельди перед зимовкой максимальны. За зиму количество взрослых паразитов естественным способом сокращается и становится минимальным к марта-апрелю.

Соленость. В последнее время отмечается стремительное повышение солености в Черном море (Бердников и др., 2023). По данным (Моссеян и др., 2021), с повышением среднегодовой солености воды в Азовском море с 13.1 до 13.8‰ происходит повышение показателей зараженности хамсы личинками паразита. По-видимому, более высокие величины солености в Черном море способствуют формированию условий, наиболее благоприятных для инвазии хамсы, а, следовательно, и ставриды личинками паразита.

Таким образом, изучены особенности зараженности как в преднерестовый, так и в постнерестовый период у разных сочленов паразитарной системы *H. aduncum* из разных экологических групп – европейского анчоуса (планктофага – второго промежуточного, дополнительного хозяина), ставриды (планктофага и ихтиофага как второго, так и окончательного хозяина), сельди (ихтиофага – окончательного хозяина).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мигрирующие планктофаги в Азовском море очищаются от личинок нематод *H. aduncum*, в период зимовки в Черном море их зараженность личинками паразита постепенно повышается. Ихтиофаги интенсивно заражаются в Таганрогском заливе и Азовском море в постнерестовый (нагульный) период, в течение зимовки в Черном море происходит их постепенное очищение от взрослых паразитов. Основная причина различий в зараженности мигрирующих планктофагов и ихтиофагов – переход рыб на другой рацион питания. Одной из косвенных причин различий в степени зараженности мигрирующих рыб может быть разница в величине солености разных акваторий северной части Черного и Азовского морей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам и членам экипажей судов Южной рыболовецкой компании под руководством Ю.П. Линник и П.Ю. Линник, команде РС “Илия”, бригаде рыбаков прибрежного лова № 3 под руководством Ю.И. Шагинова колхоза “Путь

Ильича” за предоставленный материал для исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ФИЦ Института биологии Южных морей в рамках научно-исследовательских работ № гос. регистрации: 124022400148-4 и № гос. регистрации 124030100137-6. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. 1957. Ставриды (*Trachurus*) морей СССР // Тр. Севастополь. биол. ст. Т. 9. С. 167.
- Бердников С.В., Кулыгин В.В., Дацкевич Л.В. 2023. Причины стремительного роста солености воды Азовского моря в XXI веке. Морской гидрофизический журнал. 39 (6). С. 760–778.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. АН СССР, Зоол. ин-т. Л.: Наука.
- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Черного моря: определитель морских, солоноватых, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО.
- Гаевская А.В. 2005. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Гаевская А.В., Корничук Ю.М., Мачековский В.К. и др. 2010. Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в Черном море. Морской экол. журн. Т. 9(2). С. 37.
- Дерипаско О.А., Изергин Л.В., Демьяненко К.В. 2011. Рыбы Азовского моря. Бердянск: Изд-во ООО “Интер–М”. С. 288.
- Дроздов В.В. 2011. Многолетняя изменчивость рыбопромысловых ресурсов Черного моря: тенденции, причины и перспективы // Уч. зап. РГМУ. № 21. С. 137.
- Завьялов А.В., Кузьминова Н.С. 2011. Особенности зараженности мерланга *Merlangius merlangius euxinus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) у юго-западного побережья Крыма в различные годы // Рыбн. хоз-во. № 1. С. 51.
- Завьялов А.В. 2021. Особенности функционирования паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) в Черном море: Автореф. Дис. канд. биол. наук: ФИЦ “Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН”. Севастополь. 25 с.
- Завьялов А.В., Самотой Ю.В., Сибирцова Е.Н. 2023. Региональные различия зараженности европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* в зимний период у берегов

- Крыма и Кавказа // Биология внутр. вод. № 4. С. 541.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223040253>
- Загородня Ю.А., Драпун И.Е., Галаговец Е.А. и др.** 2023. Сезонные изменения численности, биомассы и видового разнообразия зоопланктона в открытом море у берегов Крыма (Черное и Азовское моря) // Океанология. Т. 63(2). С. 255.
<https://doi.org/10.31857/S0030157423010173>
- Казарникова А.В.** 2021. Анализ эпизоотического состояния рыб дельты Дона и восточной части Таганрогского залива в современных условиях // Наука юга России. Т. 17(1). С. 97.
<https://doi.org/10.7868/S25000640210109>
- Корничук Ю.М., Завьялов А.В.** 2005. Изменения структуры популяции нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Anisakidae), обусловленные промысловым ловом черноморского шпрота // Вестн. зоологии. Отдельный выпуск. 19(1). С. 189.
- Лакин Г.Ф.** 1973. Биометрия. М.: Высш. шк.
- Лозовский В.Л.** 2009. Роль черноморского краба *Carcinus aestuarii* (Decapoda, Porthunidae) в жизненных циклах некоторых гельминтов // Zoocenosis — 2009 : Биоразнообразие и роль животных в экосистемах : 5 -я междунар. науч. конф. (г. Днепропетровск, 12–16 окт. 2009 г.). – Днепропетровск, – С. 249–250.
- Матищов Г.Г., Игнатьев С.М., Загородня Ю.А. и др.** 2015. Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. // Вестн. Южного науч. центра. Т. 11(3). С. 81.
- Мирзоян З.А., Надолинский В.П., Мартынюк М.Л., Надолинский Р.В.** 2023. Трофические основы формирования запасов хамсы в Азовском море // Водные биоресурсы и среда обитания. 6(2). С. 78–96.
<http://journal.azniirkh.ru, www.azniirkh.ru>
- Мосесян Г.В., Дудкин С.И., Стрижакова Т.В.** 2021. Оценка зараженности хамсы *Engraulis encrasicolus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* // Рыб. хоз-во. № 6. С. 25.
- Николаева В.М.** 1963. Паразитофауна локальных стад некоторых пелагических рыб Черного моря // Тр. Севастопол. биол. ст. Т. 16. С. 387.
- Николаева В.М., Найденова Н.Н.** 1964. Нематоды пелагических и придонно- пелагических рыб морей Средиземноморского бассейна // Тр. Севастополь. биол. ст. Т. 17. С. 125.
- Попюк М.П.** 2011. Паразитофауна трёх массовых видов пелагических рыб во время миграции через Керченский пролив // Морск. экол. журн. – Отд, вып. № 2. С. 73–79.
- Сказкина Е.П.** 1965. Различие азовской и черноморской хамсы по отолитам // Вопр. ихтиологии. Т. 4(37). С. 600.
- Темных А.В.** 2018. Видовая хорологическая структура мезопланктона северной части Черного моря: Авт-тореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 25 с.
- Троицкий С.К.** 1973. Рассказ об Азовской и Донской рыбе. Ростов: Ростиздат.
- Чашин А.К.** 1997. Основные результаты исследований пелагических ресурсов Азово-Черноморского бассейна // Тр. ЮГНИРО. № 43. С. 60.
- Iglesias R., Valero A., Galvez L., Benitez R., Adroher F.J.** 2002. In vitro cultivation of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) from 3- stage larvae to egg-laying adults // Parasitology. V. 125(5.) P. 467–475.
- Koie M.** 1993 Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi 1802) (Nematoda: Ascaridoides, Anisakidae) // Can. J. Zool. Vol. 71(7). P. 1289–1296.
- Yoshinaga T., Ogawa K., Wakabayashi H.** 1987. New record of third-stage larvae of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in a freshwater lake in Hokkaido, Japan // Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr. – V.53(1). P. 63-65.
- Zuyev G., Skuratovskaya E.** 2023. Population Structure of European Anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) (Engraulidae: Pisces) in the Azov-Black Sea Basin // Thalassas. V. 39(1). P. 115.
<https://doi.org/10.1007/s41208-023-00529-6>

Influence of Migrations of Some Azov-Black Sea Basin Fish Species on Their Invasion with the Nematode *Hysterothylacium aduncum* in Different Seasons

A. V. Zavyalov¹, * E. N. Sibirtsova¹

¹*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences,
Sevastopol, Russia*

*e-mail: andrej-zavyalov@yandex.ru

The paper examines the influence of pre-spawning and post-spawning planktophagous and ichthyophagous fish migrations on the invasion degree of nematode *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi., 1802) in the northern part of the Azov-Black Sea basin. For the first time, a decrease in the parameters of invasion with an adult nematode in herring during its wintering in the Black Sea has been shown, compared with similar indicators during the period of post-spawning migration after spawning in the Azov Sea. According to the authors, the diet change is the main cause of the difference in the invasion rate of migrating planktophagous as well as ichthyophagous fish. The authors consider that one of the indirect reasons for the differences in the invasion values of migrating fish is the inequality in salinity in disparate water areas of the northern parts of the Black and Azov Seas.

Keywords: planktophagous fish, ichthyophagous fish, nematode larvae, ecological groups, spawning migrations, parasitic system

УДК 597.5

ВЫСОКАЯ ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИЗОТОПНОГО СОСТАВА АЗОТА МЫШЦ У РЫБ РОДА *Cyprinion* (*Cyprinidae*) БЛИЖНЕГО ВОСТОКА

© 2024 г. Б. А. Лёвин^{a, b, *}, Дж. Кайя^c, А. С. Комарова^{a, b}, М. А. Лёвина^{a, d}, О. Л. Розанова^b, А. В. Тиунов^b

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,

пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^bИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

^cУниверситет Реджепа Тайипа Эрдогана, Ризе, Турция

^dЧереповецкий государственный университет, Череповец, Вологодская обл., Россия

*e-mail: borislyovin@gmail.com

Поступила в редакцию 17.11.2023 г

После доработки 10.07.2024 г.

Принята к публикации 12.07.2024 г.

В выборках трех видов карловых рыб, *Cyprinion macrostomus* (перифитонофаг), *Cyprinion kais* (бентофаг) и *Luciobarbus schejch* (вседядный), собранных в небольшом притоке верхнего течения р. Тигр (Турция), обнаружена значительная изменчивость изотопного состава азота и углерода (величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) в тканях белых мышц. Исключительно низкое значение (1.7‰) и аномально широкая внутривидовая изменчивость (от 1.7 до 15.8‰) величины $\delta^{15}\text{N}$ отмечены в тканях перифитонофага *C. macrostomus*. Все особи были собраны синхронно на одной станции, однако широкий диапазон внутривидовой изменчивости величин $\delta^{15}\text{N}$ говорит о гетерогенности выборки и участии разных процессов в формировании изотопного состава тканей рыб. Исследованный водоток находится в зоне земледелия с интенсивной химизацией и загрязнением реки подвижными формами азота, что могло быть причиной понижения величины $\delta^{15}\text{N}$ у рыб-резидентов малой реки. Более высокие (близкие к ожидаемым) величины $\delta^{15}\text{N}$, вероятно, свойственны особям, недавно мигрировавшим из более крупного водотока для нереста. Роль загрязнения водных экосистем и миграций могут недоучитываться в исследованиях трофической экологии рыб с применением изотопного анализа.

Ключевые слова: стабильные изотопы углерода и азота, трофические отношения, антропогенное загрязнение, лотические экосистемы

DOI: 10.31857/S0320965224060134, **EDN:** WWWYOU

ВВЕДЕНИЕ

Анализ соотношения стабильных изотопов в тканях живых организмов успешно применяется при изучении трофической экологии отдельных видов и пищевых сетей как в наземных, так и водных экосистемах (Vanderklift, Ponsard, 2003; Gladyshev, 2009; Boecklen et al., 2011; Potapov et al., 2019). Чаще всего для этих целей используют изотопный состав азота (соотношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, или величина $\delta^{15}\text{N}$) и углерода (соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, или величина $\delta^{13}\text{C}$). Метод используется как дополнение к классическим и молекулярным методам изучения питания, так и в качестве независимого инструмента определения трофических ниш организмов и видов. Этому способствует

невысокая скорость обмена макроэлементов, составляющая для позвоночных несколько недель или месяцев в зависимости от типа ткани или органа. В частности, у карловых рыб “изотопное равновесие” с пищей может быть достигнуто в течение 5–6 мес. в мышечных тканях, а период полувыведения азота составляет ~1.5 мес. (Winter et al., 2019). Таким образом, анализ соотношения стабильных изотопов может служить в качестве интегрального показателя преобладающего рациона или типа питания за весьма длительный период времени. Фактически, введен термин “изотопная ниша” (Newsome et al., 2007). Особенно информативен изотопный состав азота, поскольку тяжелый азот (^{15}N) закономерно накапливается



Рис. 1. Станция сбора материала на р. Акчай (Akçayır), притоке р. Батман (Batman) в бассейне р. Тигр, провинция Диарбакыр (Diyarbakır), Турция.

в пищевых сетях, в силу чего по величине $\delta^{15}\text{N}$ можно определить трофическую позицию организма (McCutchan et al., 2003; Vanderklift, Ponsard, 2003).

Несмотря на большой опыт использования изотопного состава гидробионтов в трофической экологии, сведения об изотопном составе рыб в разных экосистемах и его изменении под влиянием разных факторов, включая антропогенные, еще далеки от полноты. Об этом свидетельствует и обнаруженный нами аномально широкий диапазон индивидуальной изменчивости значений $\delta^{15}\text{N}$ у карповых рыб рода *Cyprinion* Heckel 1843, собранных синхронно в одной локации.

Цель настоящей работы – сообщить о феномене высокой изменчивости величины $\delta^{15}\text{N}$ у карповых рыб и рассмотреть возможные причины этого явления.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отлов рыб проводили в начале июля 2022 г. в р. Акчай (рис. 1), правом притоке р. Батман (бассейн р. Тигр) у г. Батман в провинции Диарбакыр (Турция, 37.8655° с.ш., 40.9890° в.д.) при помощи электролова SAMUS 1000. Река длиной ~30 км, мелководна в районе отлова рыб (~50 см), вода мутная, температура воды $+27.5^{\circ}\text{C}$. Почти вся площадь бассейна находится в зоне интенсивного растениеводства, вода из реки используется на ирригационные цели. В улове отмечены четыре вида рыб – *Garra rufa* (Heckel 1843) ($n = 1$), *Cyprinion macrostomus* Heckel 1843 ($n = 25$), *C. kais* Heckel 1843 ($n = 13$) и *Luciobarbus schejch* Heckel 1843 ($n = 4$). Рыб доставляли живыми в лабораторию. После эвтаназии с применением раствора гвоздичного масла рыб фотографировали

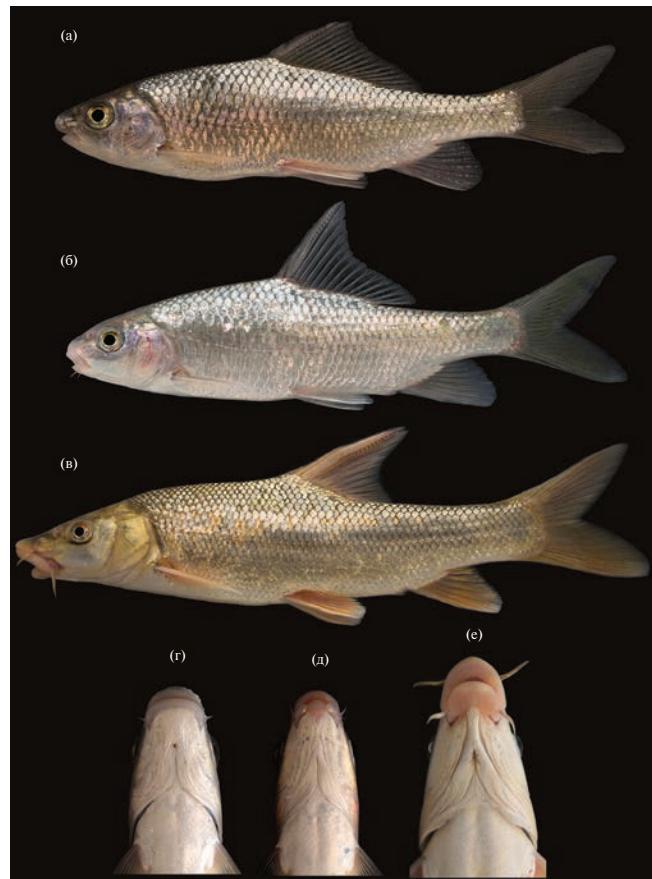


Рис. 2. Внешний вид карповых рыб из р. Акчай (бассейн р. Тигр) и их ротовых аппаратов (вид снизу): а, г – *Cyprinion macrostomus* ($SL = 125$ мм); б, д – *C. kais* ($SL = 114$ мм); в, е – *Luciobarbus schejch* ($SL = 168$ мм) соответственно.

с использованием фотокамеры Nikon D5300 (Nikon Corporation, Токио, Япония), измеряли стандартную длину SL (мм), определяли пол и степень развития гонад. С дорзальной стороны тела под спинным плавником извлекали ткани белых мышц и помещали в пробирки с этанолом при соотношении объема спирта к объему тканей 10 : 1. Предыдущие исследования показали, что различия изотопного состава высушенных (нефиксированных) и фиксированных в этаноле мышц несущественны, особенно в отношении $\delta^{15}\text{N}$ (Arrington, Winemiller, 2002; Britton et al., 2019; Durante et al., 2020). Для изотопного анализа пробы мышц высушивали при 60°C , затем гомогенизировали. Анализировали три вида рыб, различающиеся пищевыми стратегиями – соскребыватель-перифитонофаг *Cyprinion macrostomus*, соскребыватель-бентофаг *C. kais* и всеядный вид усачей *Luciobarbus schejch* (Coad, 2021) (рис. 2). Вид *Garra rufa* не использовали в анализе из-за недостаточности выборки. Гомогенизированные образцы взвешивали на аналитических весах Mettler Toledo MX5 с точностью до 2 мкг и упаковывали в оловянные капсулы. Масса проб тканей варьировала от 274 до 424 мкг. Изотопный анализ

проводили в Центре коллективного пользования Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва) с помощью элементного анализатора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus (Thermo Fisher Scientific, США). Изотопный состав азота и углерода (величины $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) выражали в тысячных долях (δ , ‰) отклонения от международного эталона (атмосферный азот и Vienna PeeDee Belemnite соответственно): $\delta X_{\text{образец}} (\%) = [(R_{\text{образец}}/R_{\text{эталон}}) - 1] \times 1000$, где X – элемент (азот или углерод), R – молярное соотношение тяжелого и легкого изотопов соответствующего элемента. Лабораторные стандарты были откалиброваны с помощью референтных материалов Международного агентства по атомной энергии (МАГАТЭ) USGS 40 и USGS 41 (глутаминовая кислота). Воспроизводимость измерений составила $\pm 0.2\%$. Совместно с определением изотопного состава во всех образцах определяли содержание азота и углерода (в %), а также соотношение C/N. Массовое соотношение C/N в тканях рыб не превышало 3.2. В связи с полученными неординарными результатами все аналитические процедуры (навеска, заворачивание и измерение изотопного состава) выполняли повторно для всех проб. Медианное значение разницы первого и второго измерений составили 0.06‰.

Статистический анализ и построение графиков проводили в среде R-studio v. 4.1.1 (RStudio Team, 2021). Базовая описательная статистика получена с помощью функции *summarytools* (Comtois, 2018). Для сравнения нескольких выборок по одному признаку применяли непараметрический тест Краскела–Уоллиса с post hoc тестом Данна (Dunn): функция *kWallPairsDunnTest* в библиотеке *PMCMRplus* (Pohlert, 2021). Библиотеку *ggplot2* (Wickham, 2016) использовали для вычисления корреляции Пирсона и построения графиков. Количественную оценку и сравнение изотопных трофических ниш по величинам $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ проводили путем расчета показателя SEAc (corrected standard ellipse area) – скорректированной площади стандартного эллипса с поправкой на малый размер выборок (Jackson et al., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Стандартная длина рыб (*SL*) у *C. macrostomus*, *C. kais* и *L. schejch* была 64–134 мм (средняя – 105.4 ± 16.2 [SD]), 72–144 мм (средняя – 99.1 ± 19.3) и 157–193 мм (средняя – 174.0 ± 15.3) соответственно. Доля половозрелых особей *C. macrostomus* и *C. kais* составила 92.0 и 92.3%, соотношение полов – 7F:16M и 6F:6M соответственно; особи *L. schejch* были неполовозрелыми (2F:2M). Половозрелые особи обоих видов рода *Cyprinion* имели гонады разной стадии зрелости (II–IV). Величины $\delta^{15}\text{N}$ в мышечной

ткани рыб варьировали в крайне широких пределах: 1.7–15.8‰ (средняя 6.6 ± 4.1 [SD]‰) у *C. macrostomus*, 6.4–13.0‰ (средняя 9.7 ± 2.3 ‰) у *C. kais*, 7.1–11.5‰ (средняя 8.5 ± 2.0 ‰) у *L. schejch*. Абсолютные значения $\delta^{13}\text{C}$ варьировали также в широких пределах: от –28.0 до –20.4‰ (средняя – 24.0 ± 1.6 ‰) у *C. macrostomus*, от –29.5 до –21.5‰ (средняя – 25.1 ± 2.4 ‰) у *C. kais*, от –24.5 до –19.5‰ (средняя – 22.6 ± 2.2 ‰) у *L. schejch*. Стандартные эллипсы изотопных ниш существенно перекрывались для всех анализируемых видов (рис. 3). Достоверное различие обнаружено только между средними величинами $\delta^{15}\text{N}$ ($p = 0.047$) *C. macrostomus* и *C. kais* с более высоким содержанием ^{15}N у последнего. Корреляции между величинами $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ и длиной не обнаружено ($p > 0.11$; рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Разные водоемы могут значительно различаться по изотопному составу гидробионтов, что связано с целым рядом факторов: размером экосистемы (Finlay, 2001), условиями освещенности (Allan, Castillo, 2007), сезонными изменениями (Doi, 2009), характером донных отложений (Vadeboncoeur et al., 2006), соотношением автохтонного и аллохтонного поступлений (Doi, 2009), а также различиями в уровне антропогенного воздействия (Post, 2002; Power et al., 2013; De Carvalho et al., 2020). Однако наше исследование выявило аномально широкую внутривидовую вариацию изотопного состава мышечной ткани рыб, прежде всего величин $\delta^{15}\text{N}$, в пределах одной станции, чего ранее не отмечали.

Различие между трофическими уровнями по величине $\delta^{15}\text{N}$ в водных экосистемах составляет в среднем 2.3–3.0‰ (McCutchan et al., 2003; Vanderklift, Ponsard, 2003). Это подтверждается недавними исследованиями ряда симпатрических видов или экоморф карповых рыб, относящихся к разным филетическим линиям (например, Kanaya et al., 2009; Levin et al., 2019; Komarova et al., 2021). С другой стороны, показано (Nahon et al., 2020), что разные условия содержания (плотность посадки, режим кормления) карпа *Cyprinus carpio* L. и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в прудовых условиях за 9 мес. привели к существенному изменению величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$, хотя различия между группами с разными условиями содержания не превышали 5.5‰.

Наиболее неожиданным результатом нашего исследования является высокая внутривидовая вариация величин $\delta^{15}\text{N}$, отмеченная у *Cyprinion macrostomus*. Рыбы одного размерного класса, пойманные в одно время и на одной станции, демонстрируют крайне широкий диапазон индивидуальных значений (1.7–15.8‰). Согласно

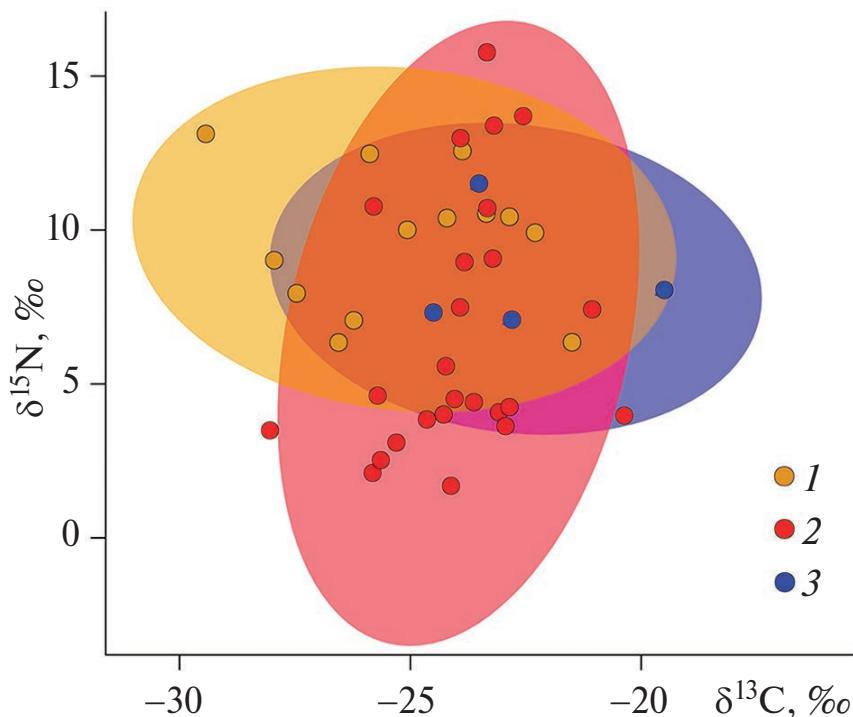


Рис. 3. Стандартные эллипсы изотопных ниш с 95%-ным доверительным интервалом. 1 – *Cyprinodon kais*, 2 – *C. macrostomus*, 3 – *Luciobarbus schejch*.

литературным данным, подобный диапазон характерен для целых многовидовых сообществ. Ниже мы выборочно приводим результаты опубликованных исследований с наибольшими пределами изменчивости величин $\delta^{15}\text{N}$ у рыб.

У 20 видов африканских рыб из 10 семейств (оз. Альберт, Уганда), относящихся к разным трофическим уровням, диапазон средних значений $\delta^{15}\text{N}$ составил от $3.7 \pm 0.0\text{\textperthousand}$ у детритофагов до $11.6 \pm 0.5\text{\textperthousand}$ у рыбоядов (Campbell et al., 2005). Сходные пределы межвидовой изменчивости величин $\delta^{15}\text{N}$ ($2.8\text{--}9.3\text{\textperthousand}$) обнаружены в выборке из 32 видов цихловых рыб из оз. Танганьика, относящихся к пяти трофическим гильдиям (альгофаги, бентофаги, зоопланктофаги, рыбояды и лепидофаги) (Wagner et al., 2009). В тканях белых мышц карповых рыб Северной Америки (изучено 50 видов разных трофических специализаций из разных водоемов двух штатов) средние величины $\delta^{15}\text{N}$ варьировали от 6.3 ± 0.3 до $18.3 \pm 0.0\text{\textperthousand}$ (Burress et al., 2016). В исследовании пресноводных рыб Центральной и Западной Индии (44 вида, относящиеся к 16 семействам с преобладанием видов из семейства карповых) пределы изменчивости $\delta^{15}\text{N}$ составили от 5.9 ± 0.0 до $17.2 \pm 0.0\text{\textperthousand}$ (Mondal, Bhat, 2021).

Помимо необычно широкой внутривидовой изменчивости, необходимо также отметить очень низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ у нескольких особей *C. macrostomus*, достигающие минимума в $1.7\text{\textperthousand}$. Насколько нам известно, такую низкую величину

$\delta^{15}\text{N}$ у рыб ранее не регистрировали. В опубликованных работах минимальные величины $\delta^{15}\text{N}$ ($3.5\text{--}4.5\text{\textperthousand}$) обнаружены у альгофагов и детритофагов (например, Campbell et al., 2005; Wagner et al., 2009; Britton et al., 2019). По сравнению с другими совместно обитающими видами карповых, *C. macrostomus* – высокоспециализированный перифитонофаг (Coad, 2021). Недавние исследования показали, что перифитонофаги имеют высокий уровень $\delta^{15}\text{N}$ (Levin et al., 2021; Komarova et al., 2022), часто сопоставимый с таковым у рыбоядных видов рыб, поэтому высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ у отдельных особей *C. macrostomus* не вызывают удивления. Предположительно, высокое содержание ^{15}N у перифитонофагов объясняется наличием специфической микрофлоры, необходимой для переваривания одноклеточных водорослей, богатых белком, и составляющих существенную часть перифитонных матов (Levin et al., 2021). В большей степени вызывает удивление расширение изменчивости в сторону наименьших значений – в том числе минимальных ($<3.0\text{\textperthousand}$). Такой размах изменчивости трудно объяснить сезонными, размерными, половыми или иными локальными различиями, включая возможное расхождение в пищевых специализациях.

Мы полагаем, что обнаруженный феномен аномально высокой изменчивости значений $\delta^{15}\text{N}$ может быть обусловлен сочетанием как минимум, двух факторов: (1) высоким уровнем антропогенного загрязнения реки формами подвижного

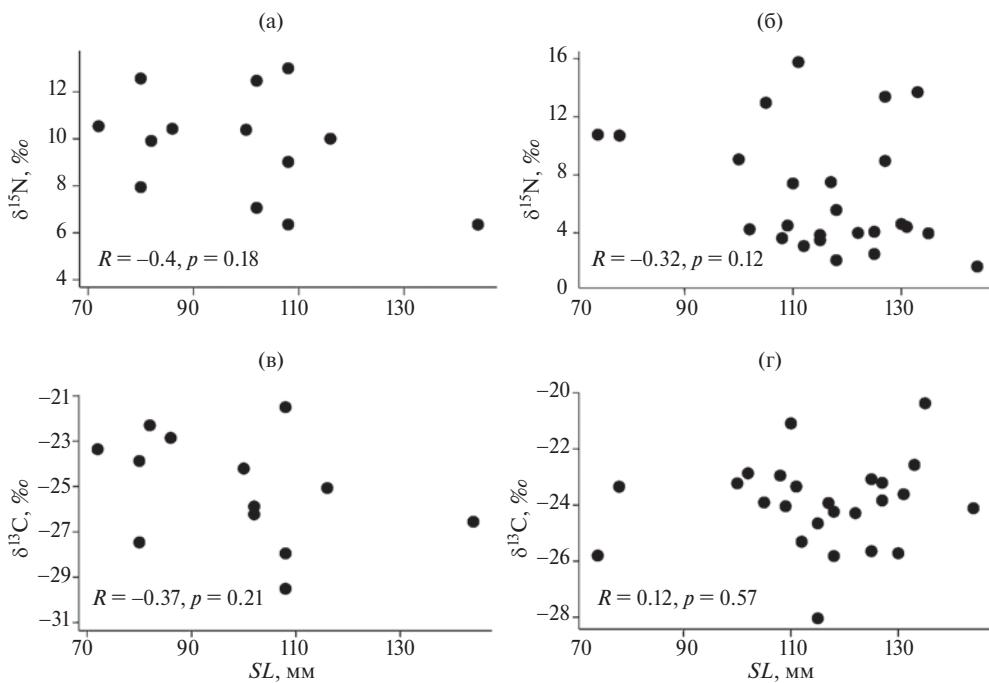


Рис. 4. Связь $\delta^{15}\text{N}$ (а, б) и $\delta^{13}\text{C}$ (в, г) с длиной тела у *Cyprinodon kais* (а, в) и *C. macrostomus* (б, г).

азота, приводящими к снижению величин $\delta^{15}\text{N}$ в тканях гидробионтов и (2) попадания в выборку рыб-мигрантов с нормальным уровнем $\delta^{15}\text{N}$ из крупной р. Батман, притоком которой является р. Акчай. Водосбор р. Акчай почти полностью находится в зоне интенсивного растениеводства. Регион долины р. Тигр относится к орошающим земледельческим районам с активной химизацией земледелия (Al-Ansari et al., 2019). Широкое использование азотных удобрений приводит к попаданию в речные воды подвижных форм азота. В ряде публикаций (Lee et al., 2018; de Carvalho et al., 2020) было показано, что высокое содержание нитратов и аммония ассоциировано с аномально высокими и низкими величинами $\delta^{15}\text{N}$ в тканях гидробионтов, включая рыб. В частности, для аммонийного азота характерны низкие величины $\delta^{15}\text{N}$, высокие концентрации аммония в воде ассоциированы с низкими величинами $\delta^{15}\text{N}$ тканей гидробионтов, достигая минусовых значений в перифитоне и 5‰ в тканях сома-перифитонофага *Hypostomus* (de Carvalho et al., 2020).

Характерно, что в нашем исследовании необычно низкие индивидуальные значения $\delta^{15}\text{N}$ также были обнаружены у перифитонофага, то есть вида, специализирующегося на питании водорослевыми обрастаниями. Принимая во внимание вышеизложенное, и наряду со специфическим запахом аммиака от речной воды (Б.А. Левин, личное наблюдение), можно сделать предварительный вывод о значительном загрязнении исследованной реки формами подвижного азота.

В тканях мышц карповых рыб “изотопное равновесие” достигается в течение нескольких месяцев (Winter et al., 2019) и необычно низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ не могли стать следствием кратковременных локальных аномалий. Наряду с континуальностью распределения величин $\delta^{15}\text{N}$ в выборке *C. macrostomus*, это предполагает наличие в нашей выборке особей, питавшихся на участках с разным уровнем содержания ^{15}N в перифитоне. По-видимому, широкий диапазон вариации величин $\delta^{15}\text{N}$ – следствие миграций рыб из крупной р. Батман в ее приток р. Акчай и разного по длительности пребывания рыб в этом загрязненном притоке. В пользу данного предположения свидетельствуют близость места сбора материала к устью р. Акчай (<2 км), широкий разброс величин $\delta^{13}\text{C}$, отражающий разнообразие условий произрастания перифитона, а также наличие у *C. macrostomus* длительного порционного нереста, который в условиях бассейна р. Тигр продолжается с мая по август (Faghani Langroudi, Mousavi Sabet, 2018). Конкретных сведений о миграциях *C. macrostomus* в литературе нет, однако локальные миграции в нерестовый период являются обычным явлением для карповых рыб.

Выявленная нами внутривидовая изменчивость величин $\delta^{15}\text{N}$ в какой-то степени близка к таковой в исследовании Бриттона с соавт. (Britton et al., 2019). Авторами этой работы обнаружены существенные различия величин $\delta^{15}\text{N}$ между выборками вида-перифитонофага цихловых *Tropheus brichardi* Nelissen & Thys van den Audenaerde, 1975, собранных с разных станций

оз. Танганьика, с различным уровнем антропогенного воздействия. Медианные величины $\delta^{15}\text{N}$ кратно различались между станциями, а общий диапазон внутривидовой изменчивости *T. brichardi* составил от 3.8 до 15.8‰ (реконструирован из графика в работе Britton et al., 2019). Это близко к значениям, полученным в нашем исследовании (1.7–15.8‰).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлена аномально высокая изменчивость изотопного состава азота в популяции *Cyprinion macrostomus*. Ранее подобную внутривидовую изменчивость у рыб обнаруживали для разных станций с различным уровнем антропогенного загрязнения, однако в нашем случае, аномально широкое распределение отмечено на одной станции. Причина обнаруженного феномена, по-видимому, связана с гетерогенностью выборки, состоящей из особей с разной временной экспозицией антропогенному загрязнению подвижными формами азота в связи с нерестовыми миграциями. Полученные нами предварительные данные показали, что при реконструкции трофических сетей в водных объектах с помощью изотопного анализа роль миграций рыб может недоучитываться. Безусловно, требуется дальнейшее изучение этого вопроса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны О.Н. Артаеву (ИБВВ РАН) за фотографирование рыб, Р. Санда и Я. Вукич (Национальный музей Чешской Республики) за помощь в сборе материала, администрации Университета Битлис Эрен за предоставленную инфраструктуру для предварительной обработки материала в лабораторных условиях. Мы благодарны анонимным рецензентам за ценные замечания и советы при подготовке рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 19-14-00218 “Адаптивная радиация и видеообразование у карповых рыб в условиях симпатрии”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Al-Ansari N., Jawad S., Adamo N., Sissakian V.* 2019. Water quality and its environmental implications within Tigris and Euphrates rivers // *J. Earth Sci. and Geotech. Engin.* V. 9. P. 57.
- Allan J.D., Castillo M.M.* 2007. Detrital energy sources // *Stream ecology: Structure and function of running waters.* Dordrecht: Springer. P. 135.

Arrington D.A., Winemiller K.O. 2002. Preservation effects on stable isotope analysis of fish muscle // *Transactions of the American Fisheries Society.* V. 131. P. 337. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131<0337:PEOSIA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<0337:PEOSIA>2.0.CO;2)

Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A., James A.C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* V. 42. P. 411. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>

Britton A.W., Murrell D.J., McGill R.A. et al. 2019. The effects of land use disturbance vary with trophic position in littoral cichlid fish communities from Lake Tanganyika // *Freshwater Biol.* V. 64. № 6. P. 1114. <https://doi.org/10.1111/fwb.13287>

Burress E.D., Holcomb J.M., Bonato K.O., Armbruster J.W. 2016. Body size is negatively correlated with trophic position among cyprinids // *Royal Soc. Open Sci.* V. 3. Art. 150652. <https://doi.org/10.1098/rsos.150652>

Campbell L.M., Wandera S.B., Thacker R.J. et al. 2005. Trophic niche segregation in the Nilotic ichthyofauna of Lake Albert (Uganda, Africa) // *Environ. Biol. Fish.* V. 74. P. 247. <https://doi.org/10.1007/s10641-005-3190-8>

Coad B.W. 2021. Carps and Minnows of Iran (Families Cyprinidae and Leuciscidae). V. I: General Introduction and Carps (Family Cyprinidae). [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://briancoad.com/Species%20Accounts/Carps%20of%20Iran%2010Sept2opt1.pdf>. Дата обновления: 21.01.2024.

Comtois D. 2018. Summarytools: Tools to Quickly and Neatly Summarize Data. R Package Version 0.8. 7/2018. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=summarytools>. Дата обновления: 20.05.2022.

De Carvalho D.R., Alves C.B.M., Flecker A.S. et al. 2020. Using $\delta^{15}\text{N}$ of periphyton and fish to evaluate spatial and seasonal variation of anthropogenic nitrogen inputs in a polluted Brazilian river basin // *Ecol. Indicators.* V. 115. Art. 106372. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106372>

Doi H. 2009. Spatial patterns of autochthonous and allochthonous resources in aquatic food webs // *Population Ecol.* V. 51. № 1. P. 57. <https://doi.org/10.1007/s10144-008-0127-z>

Durante L.M., Sabadel A.J., Frew R.D. et al. 2020. Effects of fixatives on stable isotopes of fish muscle tissue: implications for trophic studies on preserved specimens // *Ecol. Appl.* V. 30. № 4. Art. e02080. <https://doi.org/10.1002/eap.2080>

Faghani Langroudi H., Mousavi Sabet H. 2018. Reproductive biology of lotak, *Cyprinion macrostomum* Heckel, 1843 (Pisces: Cyprinidae), from the Tigris River drainage // *Iran. J. Fish Sci.* V. 17. P. 288.

Finlay J.C. 2001. Stable-carbon-isotope ratios of river biota: implications for energy flow in lotic food webs // *Ecology.* V. 82. Is. 4. P. 1052. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1052:SCIRO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1052:SCIRO]2.0.CO;2)

- Gladyshev M.I.* 2009. Stable Isotope Analyses in Aquatic Ecology (a review) // J. Siberian Federal Univ. Biol. V. 2. № 4. P. 381.
- Jackson A.L., Parnell A.C., Inger R., Bearhop S.* 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER0—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R // J. Anim. Ecol. V. 80. P. 595. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Komarova A.S., Golubtsov A.S., Levin B.A.* 2022. Trophic diversification out of ancestral specialization: An example from a radiating African cyprinid fish (genus *Garra*) // Diversity. V. 14. № 8. Art. 629. <https://doi.org/10.3390/d14080629>
- Komarova A.S., Rozanova O.L., Levin B.A.* 2021. Trophic resource partitioning by sympatric ecomorphs of *Schizopygopsis* (Cyprinidae) in a young Pamir Mountain Lake: preliminary results // Ichthyol. Res. V. 68. P. 191. <https://doi.org/10.3390/d14080629>
- Kanaya G., Yadrenkina E.N., Zuykova E.I. et al.* 2009. Contribution of organic matter sources to cyprinid fishes in the Chany Lake—Kargat River estuary, western Siberia // Marine and Freshwater Res. V. 60. P. 510.
- Lee K.Y., Graham L., Spooner D.E., Xenopoulos M.A.* 2018. Tracing anthropogenic inputs in stream food webs with stable carbon and nitrogen isotope systematics along an agricultural gradient // Plos One. V. 13. P. e0200312. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200312>
- Levin B.A., Casal-López M., Simonov E. et al.* 2019. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in an East African river // Freshwater Biol. V. 64. P. 1721. <https://doi.org/10.1111/fwb.13364>
- Levin B.A., Komarova A.S., Rozanova O.L., Golubtsov A.S.* 2021. Unexpected diversity of feeding modes among chisel-mouthed Ethiopian *Labeobarbus* (Cyprinidae) // Water. V. 13. № 17. Art. 2345. <https://doi.org/10.3390/w13172345>
- McCutchan Jr.J.H., Lewis Jr.W.M., Kendall C., McGrath C.C.* 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // Oikos. V. 102. Is. 2. P. 378. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- Mondal R., Bhat A.* 2021. Investigating the trophic ecology of freshwater fish communities from central and eastern Indian streams using stable isotope analysis // Community Ecol. V. 22. P. 203.
- Nahon S., Roussel J.M., Jaeger C. et al.* 2020. Characterization of trophic niche partitioning between carp (*Cyprinus carpio*) and roach (*Rutilus rutilus*) in experimental polyculture ponds using carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes // Aquaculture. V. 522. Art. 735162. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735162>
- Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L.* 2007. A niche for isotopic ecology // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 5. Is. 8. P. 429. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Pohlert T.* 2021. Package ‘PMCMRplus’. R Package Version 1.9.2.2021. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cran.r-project.org/web/packages/PMCMRplus/index.html>. Дата обновления: 10.12.2023.
- Post D.M.* 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // Ecology. V. 83. Is. 3. P. 703. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2)
- Potapov A.M., Tiunov A.V., Scheu S.* 2019. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition // Biol. Rev. V. 94. № 1. P. 37. <https://doi.org/10.1111/brv.12434>
- Power M.E., Holomuzki J.R., Lowe R.L.* 2013. Food webs in Mediterranean rivers // Hydrobiologia. V. 719. P. 119. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1510-0>
- RStudio Team.* 2021. RStudio: Integrated Development for R; RStudio, PBC: Boston, MA, USA [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.rstudio.com>. Дата обновления: 01.02.2024.
- Vadeboncoeur Y., Kalf J., Christoffersen K., Jeppesen E.* 2006. Substratum as a driver of variation in periphyton chlorophyll and productivity in lakes // J. North Amer. Benthol. Soc. V. 25. № 2. P. 379. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[379:SAA DOV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[379:SAA DOV]2.0.CO;2)
- Vanderklift M.A., Ponsard S.* 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis // Oecologia. V. 136. № 2. P. 169. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1270-z>
- Winter E.R., Nolan E.T., Busst G.M., Britton J.R.* 2019. Estimating stable isotope turnover rates of epidermal mucus and dorsal muscle for an omnivorous fish using a diet-switch experiment // Hydrobiologia. V. 828. № 1. P. 245. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3816-4>
- Wickham H.* 2016. Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer: Berlin/Heidelberg, Germany.
- Wagner C.E., McIntyre P.B., Buels K.S. et al.* 2009. Diet predicts intestine length in Lake Tanganyika’s cichlid fishes // Functional Ecol. V. 23. Is. 6. P. 1122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01589.x>

Large Intraspecies Variation in Stable Isotope Composition of the Muscle Tissues in Fish of the Genus *Cyprinion* (cyprinidae) from Middle East

B. A. Levin^{1, 2, *}, Cüneyt Kaya³, A. S. Komarova^{1, 2}, M. A. Levina^{1, 4},
O. L. Rozanova², A. V. Tiunov²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Sciences,

Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow Russia

³Recep Tayyip Erdogan University, Rize, Turkey

⁴Cherepovets State University, Cherepovets, Russia

*e-mail: borislyovin@gmail.com

Significant individual variation of nitrogen and carbon isotope composition ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values) in white muscle tissues was found in samples of three cyprinid fish species, *Cyprinion macrostomus* (periphytonophage), *Cyprinion kais* (benthophage), and *Luciobarbus schejch* (omnivore), collected in a small tributary of the upper Tigris system (Turkey). In particular, exceptionally low value (1.7‰) and abnormally wide intraspecific variability (from 1.7 to 15.8‰) of $\delta^{15}\text{N}$ were observed in *C. macrostomus*. Despite samples were collected synchronously and syntopically, very broad range of $\delta^{15}\text{N}$ values points out possible heterogeneity of the samples. The studied watercourse is located in the zone of agriculture with intensive chemicalization and pollution of the river by mobile forms of nitrogen (mostly ammonium) could play a significant role in lowering $\delta^{15}\text{N}$ values, especially in the periphytonophage. Along with that, fish with high (normal) $\delta^{15}\text{N}$ values are supposedly recent migrants that came from a large river for joint spawning with resident fish. The pollution of water bodies as well as the presence of migrations should be taking into account in stable isotope analyses-based studies on trophic ecology of fishes.

Keywords: stable isotopes of nitrogen and carbon, trophic relationships, anthropogenic pollution, lotic ecosystems

УДК 574.5

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О ЦИАНОТОКСИНАХ И ГЕНАХ ИХ БИОСИНТЕЗА В ФИТОПЛАНКТОНЕ МЕЗОТРОФНОГО оз. ПЛЕЩЕЕВО (РОССИЯ) В ПЕРИОД ЦВЕТЕНИЯ ВОДЫ ЦИАНОБАКТЕРИЕЙ *Gloeotrichia echinulata*

© 2024 г. С. И. Сиделев^{a, b, *}, Л. Г. Корнева^b, Е. Н. Чернова^c, Е. Г. Сахарова^b

^aЯрославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

^bИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^cСанкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: Sidelev@mail.ru

Поступила в редакцию 03.11.2023 г.

После доработки 05.03.2024 г.

Принята к публикации 14.05.2024 г.

Впервые приведены данные о цианобактериальных токсинах и генах их биосинтеза в фитопланктона мезотрофного оз. Плещеево (Ярославская обл.) в период “цветения” воды цианобактерией *Gloeotrichia echinulata* (Smith et Sowebry) Richter. В фитопланктона озера методом хромато-масс-спектрометрии обнаружено присутствие гепатотоксинов микроцистинов, а в ДНК, выделенной из планктона, методом ПЦР детектирован ген *mcuE* биосинтеза этих цианотоксинов. В период проведения исследования других типов цианотоксинов (цилиндроспоромопсин, анатоксин-а, сакситоксины) и наличия генов их синтеза в фитопланктоне не идентифицировано. В 30 колониях *G. echinulata*, изолированных из озера, гены *mcuA* и *mcuE* биосинтеза микроцистинов отсутствовали, что согласуется с их неспособностью к продуцированию цианотоксина. Показана потенциальная способность к биосинтезу микроцистинов цианобактерии *Microcystis aeruginosa* и видов рода *Dolichospermum*, обитающих в озере, с использованием молекулярных методов. Обсуждаются вопросы токсичности *Gloeotrichia echinulata* и необходимость дальнейшего долгосрочного мониторинга токсигенных цианобактерий в оз. Плещеево.

Ключевые слова: цианотоксины, микроцистины, токсичные цианобактерии, *Gloeotrichia echinulata*, оз. Плещеево, гены *mcu*

DOI: 10.31857/S0320965224060145, **EDN:** WWUNBI

ВВЕДЕНИЕ

Токсичные цианобактериальные “цветения” воды (англ. cyanHAB, cyanobacterial Harmful Algae Blooms) характерны для эвтрофных и гипертрофных пресных водоемов, что связано с загрязнением воды соединениями азота и фосфора и усугубляется глобальным потеплением климата (Huisman et al., 2018; Chorus, Welker, 2021; Зайцева, Медведева, 2022; Александров, Смирнова, 2023). В последнее время вызывают научный интерес сообщения о массовом развитии потенциально токсигенных цианобактерий в олиготрофных и мезотрофных водах с низким содержанием биогенных элементов (Lepistö et al., 2005; Ernst et al., 2009; Vareli et al., 2009), поскольку они не

согласуются с классической концепцией эвтрофирования озер. Одним из таких примеров являются случаи массовых вспышек обилия цианобактерии *Gloeotrichia echinulata* (Smith et Sowebry) Richter, которая часто вызывает цветение воды в олиго- и мезотрофных озерах (Carey et al., 2007, 2012). Традиционно *G. echinulata* включают в список токсичных видов цианобактерий (Ingram, Prescott, 1954; Горюнова, Демина, 1974; Кондратьева, Коваленко, 1975; Codd et al., 1989; Skulberg et al., 1993; Metcalf, Codd, 2012; Nowruzi, Porzani, 2021). Некоторые случаи отравления животных при употреблении воды и появления кожных раздражений при купании у людей связывали с массовым развитием *G. echinulata* (Ingram, Prescott, 1954; Cronberg et al., 1999; Carey et al., 2012). Токсический эффект штамма *G. echinulata* UTEX 1303 на инфузории *Paramecium caudatum* Ehr. был

Сокращения: AN-а – анатоксин-а, CYN – цилиндроспоромопсин, MC – микроцистины, STX – сакситоксины.

продемонстрирован в лабораторных экспериментах, однако токсический агент не был выделен и идентифицирован (Ransom et al., 1978). Известно, что цианобактерии способны продуцировать разнообразные метаболиты, проявляющие токсические и аллелопатические свойства в отношении позвоночных и беспозвоночных животных, водных растений и микроводорослей (Chorus, Welker, 2021). По биологической активности в отношении млекопитающих цианобактериальные токсины принято классифицировать на гепатотоксины (>250 вариантов микроцистинов (MC)), цитотоксины (цилиндроспермопсин (CYN)), нейротоксины – антоксин-а (AN-а) и сакситоксины (STX), а также дерматотоксины (Chorus, Welker, 2021). Показано, что все эти метаболиты нересомно синтезируются в клетках цианобактерий с участием сложных мультиферментных комплексов, информация о которых закодирована в генных кластерах. Присутствие “генов токсичности” в клетках свидетельствует о потенциальной способности цианобактерий продуцировать соответствующие токсические метаболиты (Pearson et al., 2016).

Озеро Плещеево – одно из самых больших и чистых озер средней полосы России. Входит в состав национального парка, образованного в 1988 г., и представляет собой уникальный водоем в историческом, хозяйственном, рекреационном, научном и природоохранном аспектах. Озеро является источником питьевого водоснабжения для населения г. Переславль-Залесский. В последние годы (2014–2016 гг.) экологическое состояние озера по показателям фитопланктона было удовлетворительным, оно характеризовалось как стablyно мезотрофное, олиго-бета-мезосапротробное с невысокими биомассами цианобактерий (Сахарова, 2019). Однако, начиная с 2017 г., в оз. Плещеево ежегодно наблюдают “цветения” воды, вызванные вспышками вегетации *G. echinulata* (рис. 1а), и локальные заморы рыбы. Ранее подобное явление для озера не отмечали (Экосистема..., 1989; Костина, 1992; Сахарова, 2019; Сиделев, Баназарова, 2020). Особая озабоченность местных властей и жителей связана с возможной токсичностью глеотрихии. Поскольку литературные данные о токсичности *G. echinulata* весьма противоречивы, важной задачей было определение присутствия цианотоксинов в оз. Плещеево и выяснение возможности *G. echinulata* продуцировать токсины.

Цель работы – исследовать присутствие разных типов цианотоксинов и определить их вероятных производителей молекулярными методами в мезотрофном оз. Плещеево в период массового развития *G. echinulata*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования. Озеро Плещеево – димитический водоем ледникового происхождения,

расположено на юге Ярославской обл. между Нерльской низменностью и северными склонами Клинско-Дмитровской гряды в пределах 56°43'31"–56°48'26" с.ш. и 38°42'20"–38°50'36" в.д. (Экосистема..., 1989). Площадь акватории при среднемноголетнем уровне озера 137.31 мБС составляет 50.8 км² (Рохмистров, 1992). Озеро имеет овальную форму с хорошо развитой литоральной зоной, достигающей ~21% площади акватории. Максимальная глубина в центральной глубоководной части озера 24.3 м. Донные отложения представлены в мелководной части озера средними и мелкими песками, в глубоководной – илами (Экосистема..., 1989). Воды озера среднеминерализованы (~300 мг/л), нейтральные, относятся к кальциевой группе гидрокарбонатного класса, характеризуются высокой прозрачностью, достигающей до 5.5 м (Экосистема..., 1989). Средняя за вегетационный сезон биомасса фитопланктона в озере в разные годы варьировала от 1.0 до 3.5 мг/л (Экосистема..., 1989; Костина, 1992; Сахарова, 2019). Для ее сезонной динамики характерно два максимума: весенний, с доминированием диатомовой водоросли *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim., и летний, когда лидировали динофитовые водоросли и цианобактерии. По средним количественным характеристикам бактерио- и фитопланктона оз. Плещеево относится к мезотрофному типу с эвтрофными участками (Копылов, Косолапов, 2007; Сахарова, 2019).

Обработка проб фитопланктона. Для оценки таксономического состава, численности и биомассы фитопланктона в начале июля и в конце августа 2021 г. отбирали пробы из поверхностного слоя воды. Для количественного учета водорослей фитопланктон концентрировали методом прямой фильтрации 0.5 л воды под давлением последовательно через мембранные фильтры с диаметром пор 5 мкм и 1.2 мкм. Пробы струяли до объема 5 мл и консервировали раствором Люголя с добавлением формалина, хромовой и ледяной уксусной кислот (Кузьмин, 1975). Помимо этого, для сбора фитопланктона использовали горизонтальное траление (~100 м) в поверхностном слое воды планктонной сетью с размером ячей газа 64 мкм. Количественную оценку фитопланктона проводили с использованием светового микроскопа “Микромед 3 (вар. 3-20М)” в счетной камере “Учинская-2” объемом 0.01 мл. Для определения биомассы использовали обычный счетно-объемный стереометрический метод (Кузьмин, 1975). Линейные размеры клеток получали путем измерения клеток каждого встреченного организма. К доминирующему относили виды, биомасса которых составляла ≥10% суммарной биомассы фитопланктона.

Хромато-масс-спектрометрический анализ цианотоксинов. Пробы для определения внутриклеточных цианотоксинов представляли собой

сконцентрированную сеткой и высушеннную биомассу фитопланктона. Проанализированы две пробы, собранные в озере 20 августа 2018 г. и 24 августа 2021 г. Для анализа MC, AN-а и CYN пробы высущенной биомассы предварительно обрабатывали 75%-ным метанолом в ультразвуковой ванне (Chernova et al., 2016; Sidelev et al., 2020). Производные STX извлекали из биомассы под действием ультразвука с использованием смеси 4 mM формиатного буфера с pH 3.5 и ацетонитрила с добавкой формиатного буфера (95:5, v/v) в соотношении 40:60 согласно (Halme et al., 2012).

При анализе использовали системы ВЭЖХ Prominence LC-20 (Shimadzu, Kyoto, Japan) в сочетании с масс-спектрометром LTQ Orbitrap XL (Thermo Fisher Scientific, Waltham, Massachusetts, USA). Разделение MC, CYN и AN-а проводили на колонке Thermo Hypersil Gold RP C18 (100 мм × 3 мм, 3 мкм) с предколонкой Hypersil Gold (Thermo Fisher Scientific, Waltham, Massachusetts, USA) в режиме градиентного элюирования (0.2 мл/мин) смесью воды и ацетонитрила, содержащих 0.05% муравьиной кислоты. Производные соединения STX анализировали по методу, модифицированному в работе (Halme, 2012), используя колонку SeQuant ZIC-HILIC (100 мм × 2.1 мм, 3.5 мкм) с предколонкой SeQuant ZIC-HILIC (20 мм × 2.1 мм) (Merck, Darmstadt, Germany) в режиме градиентного элюирования. Подвижная фаза состояла из двух компонентов: 4 mM буфер аммония формиата с pH 3.5 и ацетонитрил с добавкой аммония формиатного буфера (95 : 5, v/v).

Масс-спектрометрический анализ проводили в условиях электрораспылительной ионизации в режиме детектирования положительных ионов. Целевые соединения идентифицировали на основании точного измерения массы ионов (разрешение 30 000, точность в пределах 5 ppm) и хроматографических времен удерживания. Для количественного определения применяли метод внешнего стандарта. Подробная информация об использованных реактивах и стандартах опубликована ранее (Чернова и др., 2016; Chernova et al., 2016; Chernova et al., 2017; Sidelev et al., 2020).

Молекулярно-генетические методы. Сетную пробу планктона, отобранную из озера 24 августа 2021 г. в период “цветения” воды цианобактерией *Gloeotrichia echinulata*, использовали для выделения метагеномной ДНК с помощью набора реагентов Diatom DNA Prep 200 (ООО Лаборатория Изоген, Россия) согласно инструкции фирмы-производителя. ПЦР для детекции цианобактерий генов *tcyE*, ответственного за синтез MC, проводили с помощью родоспецифичных праймеров *tcyE-F2/MictcyE-R8* (*Microcystis*), *tcyE-F2/AnamcyE-12R* (*Dolichospermum*) и *tcyE-F2/tcyE-plaR3* (*Planktothrix*), позволяющих дифференцировать продуцентов

на родовом уровне непосредственно из природных проб со смешанным составом цианобактерий (Vaitomaa et al., 2003; Rantala et al., 2006). Также был проведен поиск генов *aoaA*, *anaC* и *stxA*, отвечающих у цианобактерий за синтез CYN, AN-а и STX, с использованием соответствующих праймеров *CatF1/CatR1*, *anaC-genF/anaC-genR* и *sxtaf/sxtar* (Ballot et al., 2010; Rantala-Ylinen et al., 2011; Baron-Sola et al., 2012). Характеристики праймеров приведены в табл. 1. Амплификацию специфических участков генов синтеза цианотоксинов проводили в термоциклире CFX96 Touch (Bio-Rad, США) с применением готовой смеси реагентов GenPak PCR Core (ООО Лаборатория Изоген, Россия) в объеме 20 мкл по следующей программе: предварительная денатурация ДНК при 95°C в течение 3 мин, затем 40 циклов амплификации – 95°C в течение 30 с, 58°C в течение 30 с и 72°C в течение 1 мин, последний этап – элонгация при 72°C в течение 10 мин. В качестве положительных контролей использовали ДНК цианобактерий *Microcystis aeruginosa* штамм RCC 7806, *Planktothrix agardhii* штамм NIVA-CYA 126 и *Dolichospermum lemmermannii* (природные колонии из оз. Рюмниково, Ярославская обл.), производящие MC, а также CYN-синтезирующую *Aphanizomenon* sp. штамм 10E9 и STX-продуцирующую *Aphanizomenon* sp. штамм AB59. В отрицательной контрольной реакции использовали ДНК цианобактерии, не производящей исследуемых цианотоксинов (альгологически чистая культура *Gloeocapsa* sp.). Продукты ПЦР фракционировали электрофоретически в 1.5%-ном агарозном геле и анализировали в УФ-свете после окрашивания бромистым этидием при помощи гель-документирующей системы Gel Doc XR+ (Bio-Rad, США).

Дополнительно для видовой идентификации вероятных продуцентов MC 10 колоний *Microcystis aeruginosa* и 30 колоний *Gloeotrichia echinulata* были отобраны из планктонных проб, собранных в озере 18 августа 2016 г. и 24 августа 2021 г. соответственно. Для проведения “одноколониевой” ПЦР (single colony PCR) использовали методику из работы (Kurtmayer, 2017). Кратко, колонии рандомно отбирали с использованием бинокуляра и пипетки Пастера. Каждую колонию трижды промывали стерильной водой, проверяли отсутствие других потенциально токсичных цианобактерий, используя микроскоп (Axioscop 40L, Carl Zeiss, Germany), и помещали в отдельные стерильные пробирки. ДНК напрямую выделяли из каждой очищенной колонии с использованием ионообменной смолы Chelex-100 (набор InstaGene Matrix, Bio-Rad, США) согласно инструкции производителя. Присутствие ДНК *Gloeotrichia echinulata* в образцах после ее выделения, а также отсутствие ингибиторов ПЦР проверяли с помощью амплификации фрагмента гена *nifH*, кодирующего одну из субъединиц (Fe-белок)

Таблица 1. Характеристика праймеров

Праймер	Ген-мишень	Последовательность нуклеотидов праймера (5'→3')	Размер ПЦР-продукта (пн)	Литературный источник
mcyE-F2 AnamcyE-12R	<i>mcyE</i> (<i>Dolichospermum</i>)	GAAATTTGTGAGAAGGTGC CAATCTCGGTATAGCGGC	250	Vaitomaa et al., 2003
mcyE-F2 MicmcyE-R8	<i>mcyE</i> (<i>Microcystis</i>)	GAAATTTGTGAGAAGGTGC CAATGGGAGCATAACGAG	250	Vaitomaa et al., 2003
mcyE-F2 mcyE-plaR3	<i>mcyE</i> (<i>Planktothrix</i>)	GAAATTTGTGAGAAGGTGC CTCAATCTGAGGATAACGAT	250	Rantala et al., 2006
nifHf nifHr	<i>nifH</i>	CGTAGGTTGCGACCCTAACGGCTGA GCATACATGCCATCATTCACC	350	Gugger et al., 2005
sxtaf sxtar	<i>stxA</i>	GCGTACATCCAAGCTGGACTCG GTAGTCCAGCTAAGGCACTTGC	600	Ballot et.al., 2010
CatF1 CatR1	<i>aoaA</i>	AGATGGTGCTTATTTGAAC TCTTCACAGATGACCTTCTT	881	Baron-Sola et al., 2012
anaC-genF anaC-genR	<i>anaC</i>	TCTGGTATTCACTCCCCTSTAT CCCAATAGCCTGTCAAA	366	Rantala-Ylinen et al., 2011
mcyA-Cd 1F mcyA-Cd 1R	<i>mcyA</i>	AAAATTAAAAGCCGTATCAA AAAAGTGTATTAGCGGCTCAT	297	Hisbergues et al., 2003
HEPF HEPR	<i>mcyE</i>	TTGGGGTTAACCTTTGGG- CATAGTC AATTCTTGAGGCTGTAAATCGGGTTT	472	Jungblut, Neilan, 2006

нитрогеназы у азотфиксирующих цианобактерий. ПЦР проводили с праймерами *nifHf/nifHr* (Gugger et al., 2005). После этого в образцах ДНК, выделенной из *G. echinulata*, проводили поиск двух генов биосинтеза МС (*mcyA* и *mcyE*) с помощью универсальных к гепатотоксичным цианобактериям праймеров *mcyA-Cd 1F/mcyA-Cd 1R* (Hisbergues et al., 2003) и *HEPF/HEPR* (Jungblut, Neilan, 2006). В случае с колониями *Microcystis aeruginosa* использовали *Microcystis*-специфичные праймеры *mcyE-F2/MicmcyE-R8* для детекции гена *mcyE* биосинтеза МС.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фитопланктон. В июле 2021 г. общая биомасса фитопланктона в поверхностном слое оз. Плещеево варьировала от 0,6 до 68 мг/л. На всех участках доминировала цианобактерия *Gloeotrichia echinulata*, биомасса которой составляла от 23 до 99% суммарной биомассы фитопланктона (табл. 2). Ей сопутствовали миксотрофные фитофлагелляты из золотистых *Dinobryon divergens* Imhof (4–11%) и динофитовых *Peridinium cinctum* Ehr. (11–22%). В августе 2021 г., наряду с *Gloeotrichia echinulata*, из цианобактерий доминировал *Dolichospermum* sp. (рис. 1).

Хромато-масс-спектрометрический анализ цианотоксинов. В двух пробах, отобранных 20.08.2018 г. и 24.08.2021 г. в период “цветения” воды *Gloeotrichia echinulata*, были обнаружены следовые количества внутриклеточных МС. Содержание МС

не превышало десятков нанограмм токсина на грамм сухой массы собранной биомассы фитопланктона. В августе 2018 г. в образце присутствовало два варианта МС: МС-RR и [D-Asp³]МС-RR (рис. 2). Идентифицированные структуры были подтверждены с помощью фрагментных спектров (рис. 3). В пробе фитопланктона с большим количеством макроскопических колоний *G. echinulata*, отобранный в августе 2021 г., было детектировано следовое количество наиболее токсичного варианта микроцистинов – МС-LR. Внутриклеточные AN-a, STX и CYN в пробах из оз. Плещеево не были обнаружены.

ПЦР анализ генов биосинтеза цианотоксинов. В ДНК, выделенной из планктона оз. Плещеево, амплифицировали специфичные для *Microcystis* и *Dolichospermum* участки гена микроцистинсинтетаз *mcyE* (рис. 4). Гены, ответственные за биосинтез МС у видов *Planktothrix* (*mcyE*) (рис. 4), гены синтеза AN-a (*anaC*), STX (*sxtA*) и CYN (*aoaA*) в “планктонной” ДНК не были детектированы. Количество ДНК, выделенной из каждой отдельной колонии *Microcystis aeruginosa* или *Gloeotrichia echinulata*, оказалось достаточно для проведения ПЦР. Как показано на рис. 5а, наличие ДНК цианобактерии *G. echinulata* в пробирках и отсутствие ингибирования ПЦР было подтверждено успешной амплификацией участка гена *nifH*, кодирующего одну из субъединиц нитрогеназы у азотфикссирующих цианобактерий. Однако молекулярный анализ колоний *G. echinulata* с

Таблица 2. Состав и биомасса (мг/л) цианобактерий в фитопланктоне оз. Плещеево

Вид	Станция						
	1	2	3	4	5	6	7
Июль 2021 г.							
<i>Dolichospermum</i> sp.	0.017	0.034	0.019	0.016	0.005	0.007	0.002
<i>Gloeotrichia echinulata</i>	0.369	1.305	0.199	0.148	0.188	1.143	67.772
Август 2021 г.							
<i>Dolichospermum</i> sp.	—	0.637	—	0.822	—	0.979	—
<i>Gloeotrichia echinulata</i>	—	66.987	—	7.372	—	0	—

Примечание. 1 – глубоководная центральная котловина; 2 – исток р. Векса; 3 – глубоководная оконечность центральной котловины; 4 – юго-восточная часть озера, литораль у водозабора; 5 – выход р. Трубеж; 6 – юго-западная часть озера, между Ботиком Петра I и р. Еглевка; 7 – траление планктонной сетью ~100 м; “—” – данные отсутствуют.

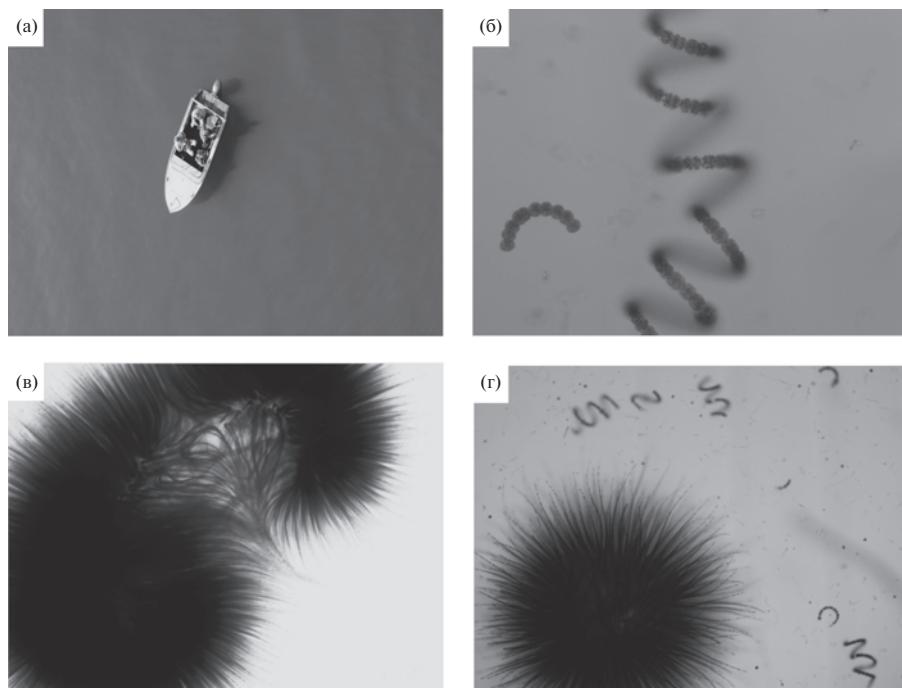


Рис. 1. Озеро Плещеево: а – цветение воды *G. echinulata* (фото А.И. Цветкова); б – трихом *Dolichospermum* sp. в фитопланктоне (проба от 24.08.2021 г.); в, г – колонии *G. echinulata* в фитопланктоне (проба от 24.08.2021 г.) (фото Л.Г. Корневой).

использованием универсальных праймеров НЕР и *mcyACd* подтвердил отсутствие в ДНК этой цианобактерии генов *mcyE* и *mcyA*, необходимых для синтеза МС (рис. 5б, 5в). Напротив, все проанализированные 10 колоний *Microcystis aeruginosa*, изолированные из оз. Плещеево, содержали ген *mcyE* биосинтеза МС (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Впервые в фитопланктоне оз. Плещеево был проведен поиск цианотоксинов и их продуцентов с использованием молекулярных и масс-спектрометрических методов. Оба методических подхода показали согласующиеся результаты. В фитопланктоне озера выявлено присутствие опасных для животных и людей гепатотоксинов МС и

генов их биосинтеза. Других типов цианотоксинов, в частности, цито- и нейротоксинов, в период исследования не обнаружено.

Поскольку *Gloeotrichia echinulata* традиционно относится к токсичным видам (Ingram, Prescott, 1954; Codd et al., 1989; Skulberg et al., 1993; Nowruzi, Porzani, 2021), мы предполагали, что эта цианобактерия могла быть продуцентом МС в оз. Плещеево. В последние годы здесь отмечают масовые вспышки развития *G. echinulata*, что вызывает тревогу местных жителей, поскольку водоем является источником питьевого водоснабжения г. Переславль-Залесский. Неожиданным результатом оказалось обнаружение лишь следовых количеств МС в проанализированных образцах сетевых проб, что плохо согласовалось с высокой биомассой *G. echinulata*. Молекулярный анализ

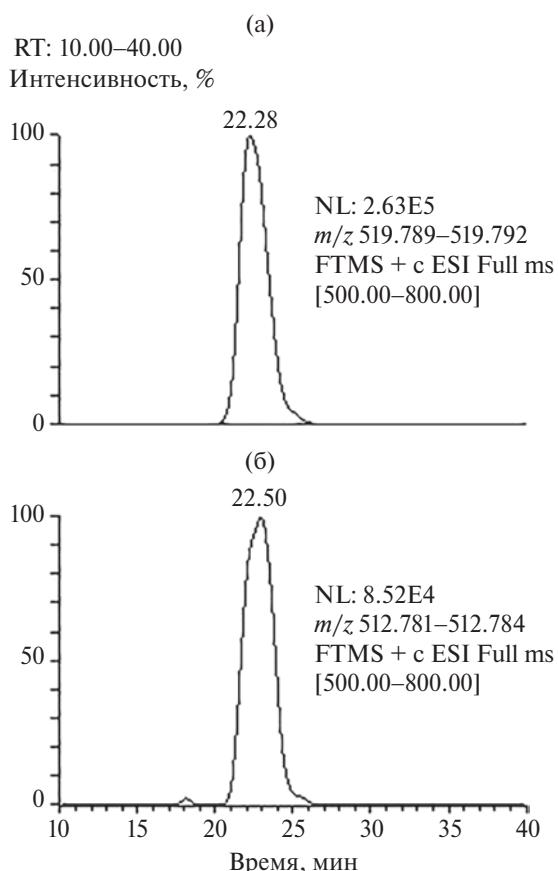


Рис. 2. Масс-хроматограммы по выделенному току для экстракта фитопланктона из оз. Плещеево (дата 20.08.2018): а – m/z 519,79, соответствующий сигналу двухзарядного иона MC-RR; б – m/z 512,78, соответствующий сигналу двухзарядного иона [D -Asp³]MC-RR. По оси ординат дана интенсивность, %.

колоний *G. echinulata* из оз. Плещеево не выявил наличия генов, ответственных за биосинтез МС. Эти данные противоречили гипотезе о способности этой цианобактерии продуцировать МС в оз. Плещеево. Ранее (Сиделев, Бабаназарова, 2020) нами также было показано отсутствие генов биосинтеза МС в колониях *G. echinulata*, выделенных из Горьковского водохранилища (г. Ярославль). Сообщения о возможной токсичности *G. echinulata* основывались на случаях отравления людей и животных при купании в водоемах или при употреблении “цветущей” воды, в которой присутствовали колонии этой цианобактерии (Ingram, Prescott, 1954; Codd et al., 1989; Cronberg et al., 1999). Однако во всех описанных эпизодах токсикоза животных или людей *G. echinulata* не образовывала монодоминантного цветения воды; совместно с этим видом, в “цветущей” воде развивались и другие потенциально токсичные цианобактерии. Таким образом, подтвердить токсичность *G. echinulata*, основываясь только на наблюдениях в природе, не представляется возможным. Токсикологические эксперименты,

проведенные на мышах с разными штаммами *G. echinulata*, продемонстрировали отсутствие острого токсического эффекта (Gorham, 1962, 1964; Kappers et al., 1981; Leeuwangh et al., 1983). Однако недавно были опубликованы две работы (Carey et al., 2007, 2012), где впервые сообщалось об обнаружении внутриклеточного MC-LR в колониях *G. echinulata* из некоторых олиготрофных озер США. Необходимо отметить, что эти данные пока нельзя считать убедительным доказательством способности *G. echinulata* продуцировать МС. Использованный авторами метод иммуноферментного анализа МС (ELISA) рекомендуется применять для первоначального скрининга цианотоксинов и положительные результаты детекции МС необходимо подтверждать независимыми методами, такими как ПЦР или/и хромато-масс-спектрометрия, что в этих работах не было сделано. Метод ELISA не способен дифференцированно определять разные варианты МС, поэтому сообщение о присутствии именно варианта MC-LR в биомассе *G. echinulata* в данном случае нельзя считать подтвержденным. Кроме того, авторы не сообщили о других видах цианобактерий, которые могли присутствовать в небольшом количестве в фитопланктоне исследованных озер, совместно с колониями *G. echinulata*. Использованный метод сбора большого количества (100) колоний *G. echinulata* для анализа методом ELISA не исключал возможности попадания других потенциально токсигенных цианобактерий, которые могли легко прилипать к колониям *G. echinulata* и быть источником МС. Возможно, на это указывают и очень низкие количества МС (58–7148 нг MC-LR на грамм сухой массы колоний), обнаруженные в биомассе собранных колоний *G. echinulata* (Carey et al., 2012). Таким образом, вопрос о способности *G. echinulata* продуцировать МС остается дискуссионным.

Низкое содержание МС в биомассе фитопланктона оз. Плещеево, несмотря на массовое развитие *G. echinulata*, могло объясняться сопутствующим присутствием малочисленных популяций других МС-продуцирующих цианобактерий. Это предположение нашло подтверждение при молекулярно-генетическом анализе ДНК, выделенной из фитопланктона. Так, в “планктонной” ДНК был обнаружен ген *mcuE* биосинтеза МС, принадлежащий видам *Microcystis* и *Dolichospermum*. Дополнительно с помощью метода “одноколониевой” ПЦР подтверждено присутствие гена *mcuE* в колониях *Microcystis aeruginosa*, изолированных из планктона озера. Это доказывало, что источником МС в оз. Плещеево были цианобактерии из рода *Dolichospermum* и *Microcystis aeruginosa*. Их присутствие в фитопланктоне озера обнаружено в настоящем исследовании. Ранее было показано, что в фитопланктоне озера среди цианобактерий в летний период преобладали виды рода

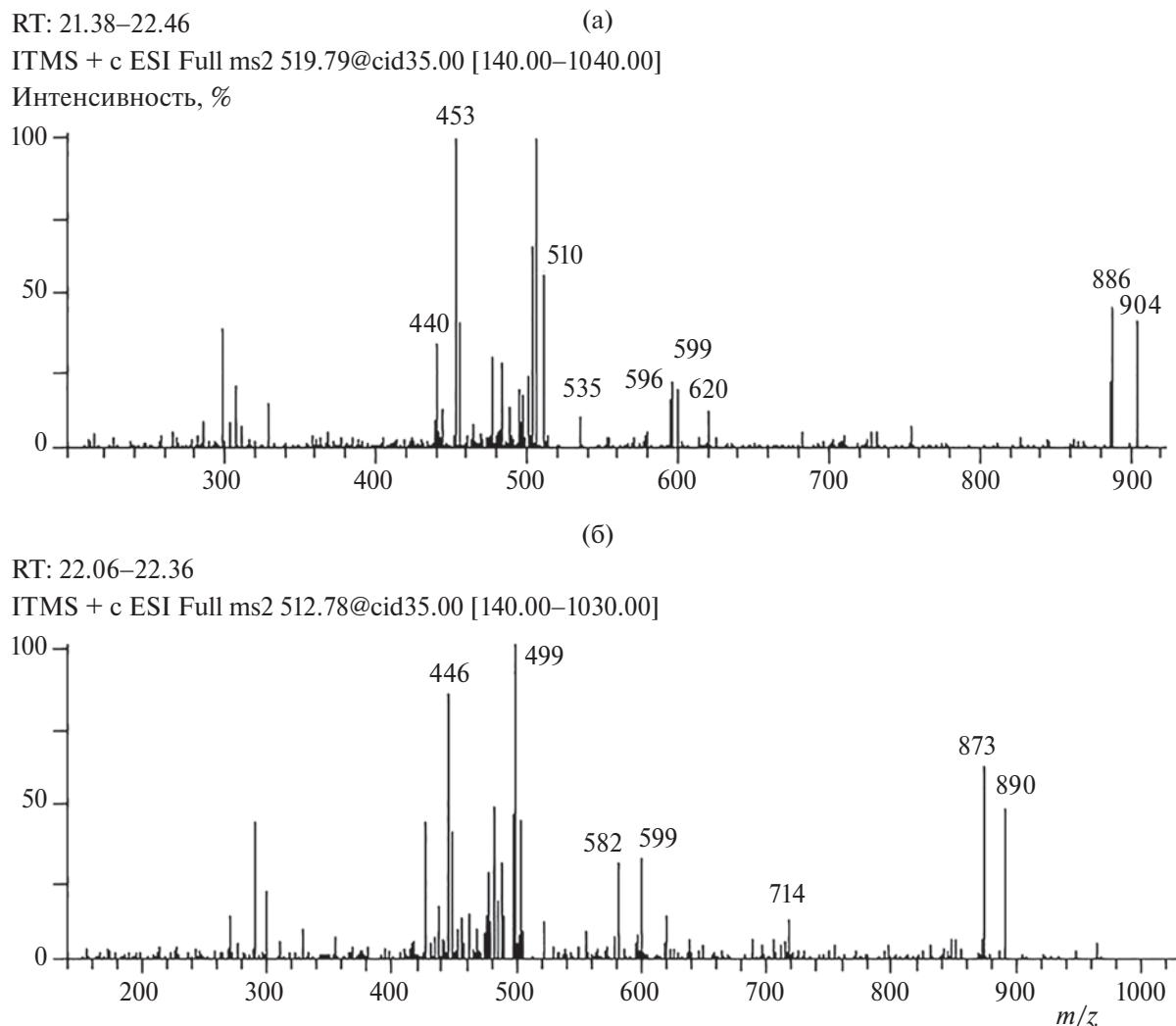


Рис. 3. Полные МС/МС-спектры: а – вариант структуры MC-RR для m/z 519.79; б – вариант структуры $[D\text{-Asp}^3]\text{MC-RR}$ для m/z 512.78. По оси ординат дана интенсивность, %.

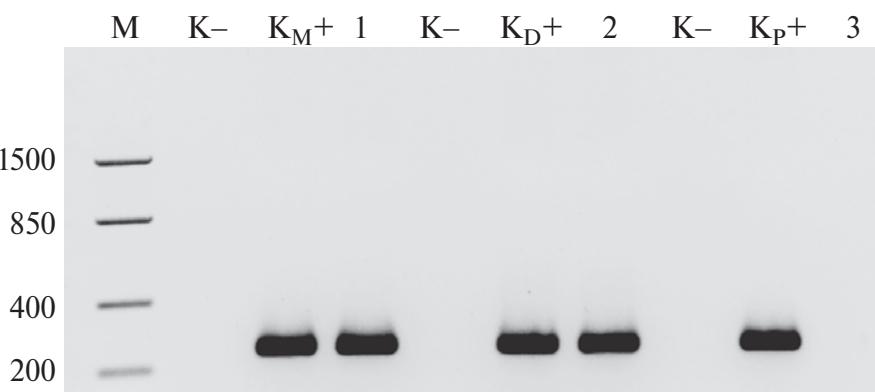


Рис. 4. Амплификация участка гена *mcyE* в ДНК, выделенной из планктонной пробы оз. Плещеево (24.08.2021 г.). Дорожки: М – маркер молекулярной массы ДНК (пн); К₋ – отрицательная контрольная реакция (ДНК МС-непродуцирующей *Gloeo capsula* sp.); K_{M+} – ДНК *Microcystis aeruginosa* PCC 7806 с праймерами *mcyE*-F2/Mic*mcyE*-R8; 1 – “планктонная” ДНК из оз. Плещеево с праймерами *mcyE*-F2/Mic*mcyE*-R8; K_{D+} – ДНК *Dolichospermum lemmermannii* с праймерами *mcyE*-F2/Anam*mcyE*-12R; 2 – “планктонная” ДНК из оз. Плещеево с праймерами *mcyE*-F2/Anam*mcyE*-12R; K_{P+} – ДНК *Planktothrix agardhii* NIVA-CYA 126 с праймерами *mcyE*-F2/*mcyE*-plaR3; 3 – “планктонная” ДНК из оз. Плещеево с праймерами *mcyE*-F2/*mcyE*-plaR3.

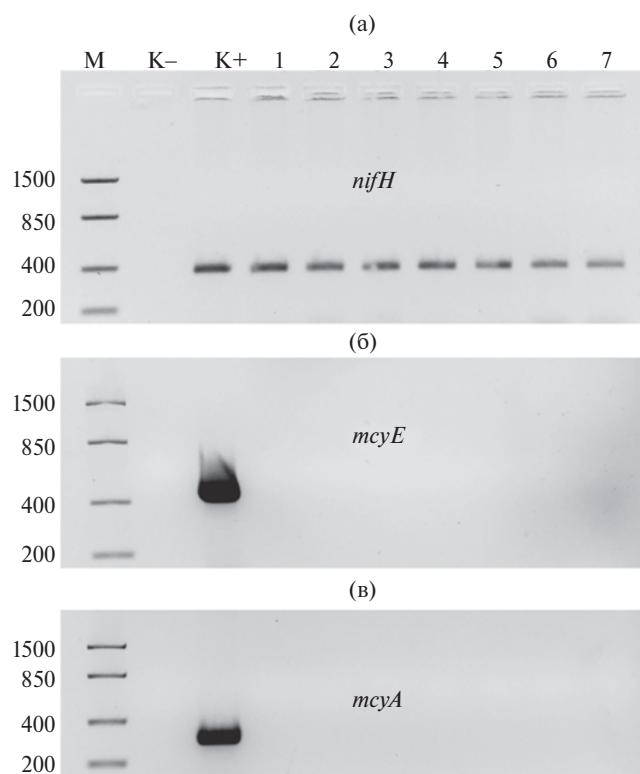


Рис. 5. ПЦР анализ на присутствие генов *nifH* (а), *mcyE* (б) и *mcyA* (в) в ДНК отдельных колоний *G. echinulata*, изолированных из планктона оз. Плещеево. Дорожки: К– – отрицательная контрольная реакция (ДНК *Gloeocapsa* sp.); К+ – положительный контроль (а – ДНК *Aphanizomenon* sp. 10E9; б и в – ДНК *Microcystis aeruginosa* 7806; 1–7 – ДНК отдельных колоний *Gloeocapsa echinulata* из оз. Плещеево.

Dolichospermum (ранее *Anabaena*), *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs и *Microcystis aeruginosa* (Экосистема..., 1989; Костина, 1992; Сахарова, 2019). При этом, в 1990 г. и в 2014–2015 гг. биомасса цианобактерий в среднем для озера не превышала 0,3 мг/л. Цианобактерии появлялись в эпилимнионе с установлением температурной летней стратификации и сохранялись до октября (Костина, 1992; Сахарова, 2019).

Поскольку МС, в том числе МС-LR, в биомассе цианобактерий оз. Плещеево были обнаружены лишь в следовых количествах, это не представляет пока серьезной экологической опасности и угрозы здоровью людей. Следует отметить, что в исследованиях оз. Плещеево в июне и августе 2013 г. в озерной воде не было детектировано присутствие МС-продуцирующих цианобактерий молекулярными методами и МС методом ELISA. Также в водопроводной воде, поступающей к жителям г. Переславль-Залесский, МС отсутствовали (Сиделев, Бабаназарова, 2020). Все эти факты свидетельствуют, что МС-продуцирующие генотипы в популяциях *Microcystis* и *Dolichospermum* размножаются в планктоне озера в разные годы спорадически и составляют, по-видимому, незначительную долю в общей численности и

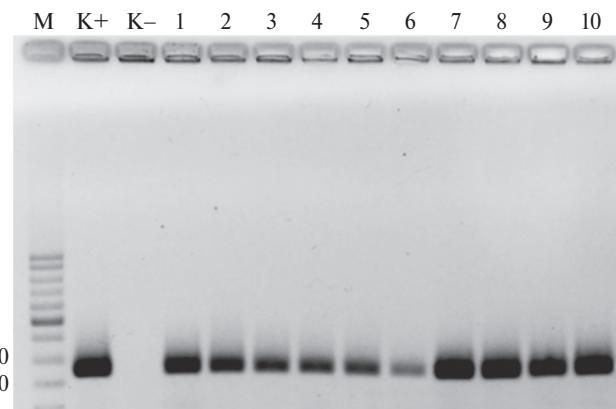


Рис. 6. ПЦР анализ на присутствие гена *mcyE* в ДНК отдельных колоний *M. aeruginosa*, изолированных из планктона оз. Плещеево. Дорожки: К+ – положительный контроль (ДНК штамма *M. aeruginosa* RCC 7806); К– – отрицательная контрольная реакция (ДНК МС-непродуцирующей *Gloeocapsa* sp.); 1–10 – ДНК-колоний *M. aeruginosa* из оз. Плещеево.

биомассе фитопланктона. Однако в работе (Carey, Rengefors, 2010) было экспериментально показано, что присутствие колоний *Gloeotrichia echinulata* стимулирует рост *Microcystis* и *Dolichospermum*. Хотя механизм этого явления неизвестен, авторы предположили способность *Gloeotrichia echinulata* экскретировать в воду биоактивные вторичные метаболиты, а также соединения азота и фосфора. Следовательно, необходим мониторинг в оз. Плещеево популяции *G. echinulata*, а также популяций *Microcystis* и *Dolichospermum* как потенциальных продуцентов МС. Возрастание биомассы цианобактерий *Microcystis* и *Dolichospermum* будет служить индикатором увеличения рисков негативного воздействия МС как на экосистему водоема, так и на здоровье людей. Следует отметить, что, несмотря на отсутствие убедительных доказательств способности *Gloeotrichia echinulata* продуцировать МС, не исключено, что этот вид способен выделять другие еще неидентифицированные токсичные для гидробионтов соединения, что было показано в работе (Ransom et al., 1978). Также следует ожидать появления косвенных негативных последствий “цветения” воды *G. echinulata* для экосистемы оз. Плещеево. В августе 2023 г. в р. Вексе и в самом озере наблюдали замор рыбы из-за снижения концентрации кислорода в воде, вызванного бурным развитием и разложением отмирающей биомассы глеотрихи-^{1,2}.

¹ Шибаева А. Плавает рядом с берегом: в Плещеевом озере в Ярославской области заметили мертвую рыбу. URL: <https://76.ru/text/ecology/2023/08/10/72586997> (Дата обращения 27.10.2023).

² Геворкян К. Вода изменила цвет: в прокуратуре ответили на жалобу о море рыбы в Плещеевом озере и реке Вексе. URL: <https://76.ru/text/ecology/2023/08/22/72620075> (Дата обращения 27.10.2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые был проведен анализ фитопланктона оз. Плещеево на присутствие основных типов цианотоксинов, а также генов их биосинтеза. Среди цианотоксинов в биомассе фитопланктона идентифицированы лишь следовые количества MC-LR, MC-RR и [D-Asp³]MC-RR. Первоначальное предположение о способности *G. echinulata* из оз. Плещеево продуцировать МС не подтвердилось. Однако в ДНК, выделенной из планктона озера, были обнаружены гены *mcuE* биосинтеза МС, принадлежащие видам *Microcystis* и *Dolichospermum*, обитающим в озере. Поскольку известно, что цветение воды глеотрихией в дальнейшем способно стимулировать рост биомассы *Microcystis* и *Dolichospermum*, рекомендуется проводить постоянный мониторинг популяций этих цианобактерий в оз. Плещеево для оценки риска негативного влияния гепатотоксичных МС на гидробионтов и здоровье людей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны А.И. Цветкову (Институт биологии внутренних вод РАН) за предоставленные материалы аэрофотосъемки озера в период цветения воды цианобактериями и за помощь в отборе проб фитопланктона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке государственных заданий № 124032100076-2 и 122041100086-5. Молекулярно-генетические исследования были проведены в научно-образовательной лаборатории “Молекулярная генетика и биотехнология” и финансировались в рамках программы развития Ярославского государственного университета до 2030 г. (№ 123042800011-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров С.В., Смирнова М.М.** 2023. Влияние “цветения” воды на прибрежную зону Куршского залива Балтийского моря // Биология внутр. вод. № 6. С. 801. <https://doi.org/10.31857/S0320965223060037>
- Горюнова С.В., Демина Н.С.** 1974. Водоросли – продуценты токсических веществ. М.: Наука.
- Зайцева Т.Б., Медведева Н.Г.** 2022. Влияние биогенных элементов на рост нитчатых цианобактерий – возбудителей “цветения” воды и синтез ими метаболитов // Биология внутр. вод. № 3. С. 290. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030196>
- Кондратьева Н.В., Коваленко О.В.** 1975. Краткий определитель видов токсических синезеленых водорослей. Киев: Наук. думка.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б.** 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных водоемов // Сб. матер. междунар. конф. “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем”. СПб.: ЛЕМА. С. 176.
- Костина Т.Б.** 1992. Фитопланктона озера Плещеево в 1990 г. // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: Яросл. гос. ун-т. С. 28.
- Кузьмин Г.В.** 1975. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. С. 73.
- Рохмистров В.Л.** 1992. Физико-географические особенности бассейна озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: Ярослав. гос. ун-т. С. 5.
- Сахарова Е.Г.** 2019. Фитопланктон озера Плещеево в 2014–2016 гг. // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 86(89). С. 23.
- Сиделев С.И., Бабаназарова О.В.** 2020. Обнаружение цианобактериальных токсинов в источниках водоснабжения и водопроводной воде некоторых городов России: поиск продуцентов и апробация методов удаления // Водн. ресурсы. Т. 47. № 2. С. 218.
- Чернова Е.Н., Русских Я.В., Подольская Е.П. и др.** 2016. Определение микроцистинов и анатоксина-а методом жидкостной хромато-масс-спектрометрии низкого разрешения // Научное приборостроение. Т. 26. № 1. С. 11.
- Экосистема озера Плещеево. 1989. Л.: Наука.
- Ballot A., Fastner J., Wiedner C.** 2010. Paralytic shellfish poisoning toxin-producing cyanobacterium *Aphanizomenon gracile* in Northeast Germany // Appl. and Environ. Microbiol. V. 76. P. 1173. <https://doi.org/10.1128/AEM.02285-09>
- Baron-Sola A., Ouahid Y., Campo F.** 2012. Detection of potentially producing cylindrospermopsin and microcystin strains in mixed populations of cyanobacteria by simultaneous amplification of cylindrospermopsin and microcystin gene regions // Ecotoxicol. and Environ. Saf. V. 75. P. 102. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2011.08.022>
- Carey C.C., Rengefors K.** 2010. The cyanobacterium *Gloeotrichia echinulata* stimulates the growth of other phytoplankton // J. Plankton Res. V. 32. P. 1349. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq046>
- Carey C.C., Haney J.F., Cottingham K.L.** 2007. First report of microcystin-LR in the cyanobacterium *Gloeotrichia echinulata* // Environ. Toxicol. V. 22. № 3. P. 337. <https://doi.org/10.1002/tox.20245>
- Carey C.C., Ewing H.A., Cottingham K.L. et al.** 2012. Occurrence and toxicity of the cyanobacterium *Gloeotrichia echinulata* in low-nutrient lakes in the northeastern United States // Aquat. Ecol. V. 46. № 4. P. 395. <https://doi.org/10.1007/s10452-012-9409-9>
- Chernova E., Russkikh Ia., Voyakina E. et al.** 2016. Occurrence of microcystins and anatoxin-a in eutrophic lakes of Saint-Petersburg, Northwestern Russia // Oceanol. and Hydrobiol. Stud. V. 45. № 4. P. 466. <https://dx.doi.org/10.1515/ohs-2016-0040>

- Chernova E., Sidelev S., Russkikh I. et al.* 2017. *Dolichospermum* and *Aphanizomenon* as neurotoxins producers in some Russian freshwaters // *Toxicicon*. V. 130. P. 47. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2017.02.016>
- Chorus I., Welker M.* 2021. Toxic cyanobacteria in water. London: CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781003081449>
- Codd G.A., Bell S.G., Brooks W.P.* 1989. Cyanobacterial toxins in water // *Water Sci. and Technol.* V. 21. № 3. P. 1. <https://doi.org/10.2166/wst.1989.0071>
- Cronberg G., Annadotter H., Lawton L.A.* 1999. The occurrence of toxic blue-green algae in Lake Ringsjön, southern Sweden, despite nutrient reduction and fish biomanipulation // *Hydrobiologia*. V. 404. P. 123. <https://doi.org/10.1023/A:1003780731471>
- Ernst B., Hoeger S.J., O'Brien E. et al.* 2009. Abundance and toxicity of *Planktothrix rubescens* in the pre-alpine Lake Ammersee, Germany // *Harmful Algae*. V. 8. № 2. P. 329. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.07.006>
- Gorham P.R.* 1962. Laboratory studies on the toxins produced by waterblooms of blue-green algae // *Amer. J. Public Health*. V. 52. № 12. P. 2100. <https://doi.org/10.2105/ajph.52.12.2100>
- Gorham P.R.* 1964. Toxic algae // *Algae and Man*. N.Y.: Plenum Press. P. 307. <https://doi.org/10.1007/978-1-4684-1719-7>
- Gugger M., Molica R., Le Berre B. et al.* 2005. Genetic diversity of *Cylindrospermopsis* strains (cyanobacteria) isolated from four continents // *Appl. and Environ. Microbiol.* V. 71. № 2. P. 1097. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.2.1097-1100.2005>
- Halme M., Rapinoja M.-L., Karjalainen M. et al.* 2012. Verification and quantification of saxitoxin from algal samples using fast and validated hydrophilic interaction liquid chromatography–tandem mass spectrometry method // *J. Chromatography B*. V. 880. P. 50. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jchromb.2011.11.015>
- Hisbergues M., Christiansen G., Rouhiainen L. et al.* 2003. PCR-based identification of microcystin-producing genotypes of different cyanobacterial genera // *Arch. Microbiol.* V. 180. P. 402. <https://doi.org/10.1007/s00203-003-0605-9>
- Huisman J., Codd G.A., Paerl H.W. et al.* 2018. Cyanobacterial blooms // *Nat. Rev. Microbiol.* V. 16. № 8. P. 471. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0040-1>
- Ingram W.M., Prescott G.W.* 1954. Toxic freshwater algae // *American Midland Naturalist*. V. 52. № 1. P. 75. <https://doi.org/10.2307/2422044>
- Jungblut A.D., Neilan B.A.* 2006. Molecular identification and evolution of the cyclic peptide hepatotoxins, microcystin and nodularin, synthetase genes in three orders of cyanobacteria // *Arch. Microbiol.* V. 185. P. 107. <https://doi.org/10.1007/s00203-005-0073-5>
- Kappers F.I., Leeuwangh P., Dekker M. et al.* 1981. Investigation of the presence of toxins produced by cyanobacteria (blue-green algae) in the Netherlands // *Sci. Total Environ.* V. 18. P. 359. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(81\)80072-1](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(81)80072-1)
- Kurmayer R.* 2017. Isolation of single cyanobacteria colonies/filaments// Molecular tools for detection and quantification of toxigenic cyanobacteria. Hoboken: Wiley. P. 32.
- Leeuwangh P., Kappers F.I., Dekker M. et al.* 1983. Toxicity of cyanobacteria in Dutch lakes and reservoirs // *Aquat. Toxicol.* V. 4. P. 63. [https://doi.org/10.1016/0166-445X\(83\)90061-9](https://doi.org/10.1016/0166-445X(83)90061-9)
- Lepistö L., Rapala J., Lyra C.* 2005. Occurrence and toxicity of cyanobacterial blooms dominated by *Anabaena lemmermannii* P. Richter and *Aphanizomenon* spp. in boreal lakes in 2003 // *Algological Studies/Archiv für Hydrobiol.* V. 118. P. 315. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2005/0117-0315>
- Metcalf J.S., Codd G.A.* 2012. Cyanotoxins // *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time*. Dordrecht: Springer. P. 651. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_24
- Nowruzi B., Porzani S.J.* 2021. Toxic compounds produced by cyanobacteria belonging to several species of the order Nostocales: A review // *J. Appl. Toxicol.* V. 41. № 4. P. 510. <https://doi.org/10.1002/jat.4088>
- Pearson L.A., Dittmann E., Mazmouz R. et al.* 2016. The genetics, biosynthesis and regulation of toxic specialized metabolites of cyanobacteria // *Harmful Algae*. V. 54. P. 98. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.11.002>
- Ransom R.E., Nerad T.A., Meier P.G.* 1978. Acute toxicity of some blue green algae to the protozoan *Paramecium caudatum* // *J. Phycol.* V. 14. № 1. P. 114. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1978.tb00642.x>
- Rantala A., Rajaniemi-Wacklin P., Lyra C. et al.* 2006. Detection of microcystin-producing cyanobacteria in Finnish lakes with genus-specific microcystin synthetase gene E (mcyE) PCR and associations with environmental factors // *Appl. and Environ. Microbiol.* V. 72. P. 6101. <https://doi.org/10.1128/AEM.01058-06>
- Rantala-Ylinen A., Kana S., Wang H. et al.* 2011. Anatoxin-a synthetase gene cluster of the cyanobacterium *Anabaena* sp. strain 37 and molecular methods to detect potential producers // *Appl. and Environ. Microbiol.* V. 77. P. 7271. <https://doi.org/10.1128/AEM.06022-11>
- Sidelev S., Koksharova O., Babanazarova O. et al.* 2020. Phylogeographic, toxicological and ecological evidence for the global distribution of *Raphidiopsis raciborskii* and its northernmost presence in Lake Nero, Central Western Russia // *Harmful Algae*. V. 98. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101889>
- Skulberg O.M., Carmichael W.W., Codd G.A. et al.* 1993. Taxonomy of toxic cyanophyceae (Cyanobacteria) // *Algal toxins in seafood and drinking water*. L.: Acad. Press. P. 145.
- Vaitomaa J., Rantala A., Halinen K. et al.* 2003. Quantitative real-time PCR for determination of microcystin synthetase gene E copy numbers for *Microcystis* and *Anabaena* in lakes // *Appl. and Environ. Microbiol.* V. 69. P. 7289.

- <https://doi.org/10.1128/AEM.69.12.7289-7297.2003>
- Vareli K., Briassoulis E., Pilidis G. et al. 2009. Molecular confirmation of *Planktothrix rubescens* as the cause of intense, microcystin-synthesizing cyanobacterial bloom in Lake Ziros, Greece // Harmful Algae. 2009. V. 8. № 3. P. 447.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.09.005>

First Data on Cyanotoxins and Genes of Their Biosynthesis in the Phytoplankton of the Mesotrophic Lake Pleshcheyevo (Russia) During the Bloom Formation of Cyanobacterium *Gloeotrichia echinulata*

S. I. Sidelev^{1, 2, *}, L. G. Korneva², E. N. Chernova³, E. G. Sakharova²

¹P.G. Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

³St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: Sidelev@mail.ru

The article presents for the first time the data on cyanobacterial toxins and the genes of their biosynthesis in the phytoplankton of the mesotrophic Lake Pleshcheyevo Yaroslavl Region, during the period of cyanobacterium *Gloeotrichia echinulata* (Smith et Sowebry) Richter – bloom. In the phytoplankton of the lake, the presence of hepatotoxins microcystins was recorded using chromatography–mass spectrometry; in DNA isolated from plankton, the *mcyE* gene for the biosynthesis of these cyanotoxins was detected using PCR. During the study period, other types of cyanotoxins (cylindrospermopsin, anatoxin-a, saxitoxins) and the presence of genes for their synthesis in the phytoplankton were not identified. In thirty colonies of *G. echinulata* isolated from the lake, the microcystin biosynthesis genes *mcyA* and *mcyE* were absent, which is consistent with their inability to produce cyanotoxin. Using molecular methods, the potential ability to biosynthesize microcystins in *Microcystis aeruginosa* and species of the genus *Dolichospermum* inhabiting in the lake was demonstrated. The paper discusses the toxicity of *Gloeotrichia echinulata* and the need for further long-term monitoring of toxicogenic cyanobacteria in Lake Pleshcheyevo.

Keywords: cyanotoxins, microcystins, toxic cyanobacteria, *Gloeotrichia echinulata*, Lake Pleshcheyevo, *mcy* genes

УДК 591.3, 615.917

СНИЖЕНИЕ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ И ИЗМЕНЕНИЕ СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ У ПОТОМСТВА *Danio rerio* В РЕЗУЛЬТАТЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ 2,2',5,5'-ТЕТРАХЛОРБИФЕНИЛА (ПХБ 52) НА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ В ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД

© 2024 г. Д. А. Коцур^{a,*}, Ю. И. Варакина^b, Т. Ю. Сорокина^b, А. С. Аксенов^b, А. П. Новоселов^a, В. П. Чащин^{b, c, d}

^aФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

^bСеверный (Арктический) Федеральный университет им. М.В. Ломоносова, Архангельск, Россия

^cСеверо-Западный государственный медицинский университет им. И.И. Мечникова, Санкт-Петербург, Россия

^dСеверо-Западный научный центр гигиены и общественного здоровья Федеральной службы по защите прав потребителей и благополучию человека, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: mitia.kotsur@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.11.2023 г.

После доработки 20.03.2024 г.

Принята к публикации 05.04.2024 г.

Представлены результаты воздействия 2,2',5,5'-тетрахлорбифенила (ПХБ 52) на организм пресноводных рыб *Danio rerio* (Hamilton, 1822) в период, предшествующий их нересту. В ходе эксперимента установлено, что воздействие ПХБ 52 и на самцов, и на самок приводит к повышенной гибели потомства на ранних стадиях развития. Она заметно преобладала в группах потомства, у которых вредному воздействию подвергались только родители—самцы. Существенными оказались и смещения соотношения полов в группах среди выжившего потомства с преобладанием самок, по сравнению с контролем. Этот эффект был более выраженным в группах потомства, у которых были экспонированы только родители—самки. После измерения концентраций ПХБ 52 у родительских особей методом газовой хромато-масс-спектрометрии было установлено, что содержание ПХБ 52 у самок почти в 2 раза превышало таковое у самцов. Сделано заключение, что снижение жизнеспособности и дисбаланс соотношения самцов полов в потомстве имеют выраженную половую зависимость при воздействии ПХБ 52 на организм родительских особей.

Ключевые слова: ПХБ, 2,2',5,5'-тетрахлорбифенил, *Danio rerio*, данио рерио, выживаемость, потомство, соотношение полов, репродуктивная система, газовая хромато-масс-спектрометрия

DOI: 10.31857/S0320965224060153, **EDN:** WWTRST

ВВЕДЕНИЕ

Полихлорированные бифенилы – группа ароматических СОЗ, молекулы которых представляют собой два соединенных друг с другом бензольных кольца. Атомы водорода у бензольных колец могут замещаться от 1 до 10 атомами хлора в пара-, орто- и/или метаположении.¹ Теоретически группа

соединений ПХБ насчитывает 209 соединений, различающихся между собой положением и количеством атомов хлора (Mills et al., 2007).

ПХБ в прошлом активно применяли в основном как компонент масел диэлектрической жидкости для термоизоляции трансформаторной и конденсаторной электротехники. Также их использовали в строительных материалах (например, красках, герметиках и т.п.) благодаря высокой огнестойкости и теплопроводности, позволяющей отводить нагревание (Erickson, Kaley, 2011). ПХБ производили в 12 странах мира примерно с 1930-х вплоть до 1980-х годов, когда производство ПХБ было запрещено в связи с обнаруженными опасными токсическими свойствами. Однако согласно информации, полученной в ходе

¹ IARC. Polychlorinated biphenyls and polybrominated biphenyls. 2016 // IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans. Lyon, France. V. 107. P. 509. URL: <https://publications.iarc.fr/Book-And-Report-Series/Iarc-Monographs-On-The-Identification-Of-Carcinogenic-Hazards-To-Humans/Polychlorinated-Biphenyls-And-Polybrominated-Biphenyls-2015>.

Сокращения: ПХБ – полихлорированные бифенилы, ПХБ 52 – 2,2',5,5'-тетрахлорбифенил, СОЗ – стойкие органические загрязнители.

одного из совещаний консультативного комитета сети по ликвидации ПХБ (PCB Elimination Network) на конец 2015 г., производство ПХБ все еще продолжалось в Северной Корее.² Вместе с прекращением их производства предприняты меры по утилизации оставшейся электротехники и прочих материалов, содержащих ПХБ. ПХБ были включены в глобальную стокгольмскую конвенцию о СОЗ, вступившую в силу в 2004 г. Несмотря на предпринятые меры по утилизации их остатков, в течение нескольких десятилетий происходила массовая и регулярная контаминация природных экосистем.³ ПХБ обладают высокой устойчивостью в окружающей среде и длительным периодом естественного разложения (Wolff et al., 2000; Ritter et al., 2011). Это предопределяет их способность накапливаться в липидах живых организмов (Moser, McLachlan, 2001) и такое накопление лежит в основе феноменов биоаккумуляции и биомагнификации при перемещении по пищевой цепи. В ней происходит многократное увеличение концентрации ПХБ в организмах от самых малых гидробионтов вплоть до человека, что представляет опасность для здоровья организмов даже при низких дозах контаминации (Broding et al., 2008).

Эта группа СОЗ оказывает системное многофункциональное токсическое действие, в частности, на репродуктивную (Bonde et al., 2008), эндокринную (Grandjean et al., 2012) и иммунную системы (Loomis et al., 1997). Кроме того, Международное Агентство по изучению рака (IARC) классифицирует ПХБ как доказанный канцероген для человека,⁴ и выявлено вредное влияние ПХБ на кожу человека.⁵ Также имеются доказательства генотоксичности, мутагенности и изменения экспрессии генов от воздействия ПХБ на организм (Ludewig, Robertson, 2012), что

² UNEP. 2016. Consolidated assessment of efforts made toward the elimination of polychlorinated biphenyls // Stockholm Convention on Persistent Organic Pollutants. Geneva, Switzerland. P. 50. URL: <https://chm.pops.int/Implementation/IndustrialPOPs/PCBs/Meetings/7thmeetingPENAdvisoryCommittee/tabid/5405/Default.aspx>

³ UNEP. 2015. Preliminary assessment of efforts made toward the elimination of polychlorinated biphenyls // Stockholm Convention on Persistent Organic Pollutants. Geneva, Switzerland. P. 40. URL: <https://chm.pops.int/Implementation/PCBs/PEN/6thmeetingPENAdvisoryCommittee/tabid/4779/Default.aspx>

⁴ IARC. Polychlorinated biphenyls and polybrominated biphenyls. 2016. // IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans. Lyon, France. V. 107. P. 509. URL: <https://publications.iarc.fr/Book-And-Report-Series/Iarc-Monographs-On-The-Identification-Of-Carcinogenic-Hazards-To-Humans/Polychlorinated-Biphenyls-And-Polybrominated-Biphenyls-2015>.

⁵ ATSDR. Polychlorinated Biphenyls (PCBs) Toxicity. Agency for Toxic Substances and Disease Registry, USA, May 24, 2023. URL: <https://www.atsdr.cdc.gov/csem/polychlorinated-biphenyls/cover-page.html>.

предполагает возможность передачи токсических эффектов в последующие поколения.⁶

Для экспериментального изучения подобных эффектов наиболее целесообразным считается использование модельных организмов, в частности, аквариумных рыб *Danio rerio* (Hamilton, 1822), обладающих короткими сроками достижения половой зрелости и генерации потомства в интервале 2–6 мес.⁷ У этой модели проведено полное секвенирование генома, который имеет ортологи генов, схожих с генами в геноме человека. Поэтому этих рыб часто применяют в биомедицинских исследованиях благодаря схожим генам, функции которых участвуют в онтогенезе, болезнях и поведении человека (Harper, Lawrence, 2011).

Для проводимого нами эксперимента выбран конгнегер ПХБ 52, поскольку это один из шести наиболее распространенных в окружающей среде конгнегеров ПХБ. Эти конгнегеры ПХБ по рекомендациям Стокгольмской конвенции ООН должны измеряться в продуктах питания и биологических жидкостях человека (например, в моче и цельной крови).⁸ Кроме того, конгнегер ПХБ 52 является одним из мировых индикаторов всемирной организации здравоохранения (Liu et al., 2016).

Данный эксперимент направлен на исследование воздействия ПХБ на производителей рыб *Danio rerio* в преднерестовый период, которое вызывает снижение жизнеспособности в целом и возможные видимые нарушения онтогенеза у потомства в возрасте вплоть до 4 мес. Исследования воздействия ПХБ на репродуктивную систему самцов *Danio rerio* малочисленны, почти единичны, не говоря уже о результатах негативного воздействия на развитие потомства, спровоцированное воздействием ПХБ на самцов *Danio rerio*. Кроме того, негативные эффекты развития потомства *Danio rerio*, возникшие после воздействия ПХБ на их родительские особи, в целом изучены недостаточно (Коцур и др., 2023).

Цель работы – оценить выживаемость, нарушения онтогенеза и соотношение полов в потомствах отдельно экспонированных производителей (и

⁶ AMAP Assessment 2021: Human Health in the Arctic. 2021 // Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP). Tromsø, Norway. xii + 254 pp. URL: <https://www.amap.no/documents/download/6889/inline>

⁷ CCAC guidelines: Zebrafish and other small, warm-water laboratory fish. 2020 // Canadian Council on Animal Care (CCAC). Ottawa, Canada. iv + 104 pp. URL: https://ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/CCAC_Guidelines-Zebrafish_and_other_small_warm-water_laboratory_fish.pdf.

⁸ IARC. Polychlorinated biphenyls and polybrominated biphenyls. 2016 // IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans. Lyon, France. V. 107. P. 509. URL: <https://publications.iarc.fr/Book-And-Report-Series/Iarc-Monographs-On-The-Identification-Of-Carcinogenic-Hazards-To-Humans/Polychlorinated-Biphenyls-And-Polybrominated-Biphenyls-2015>.

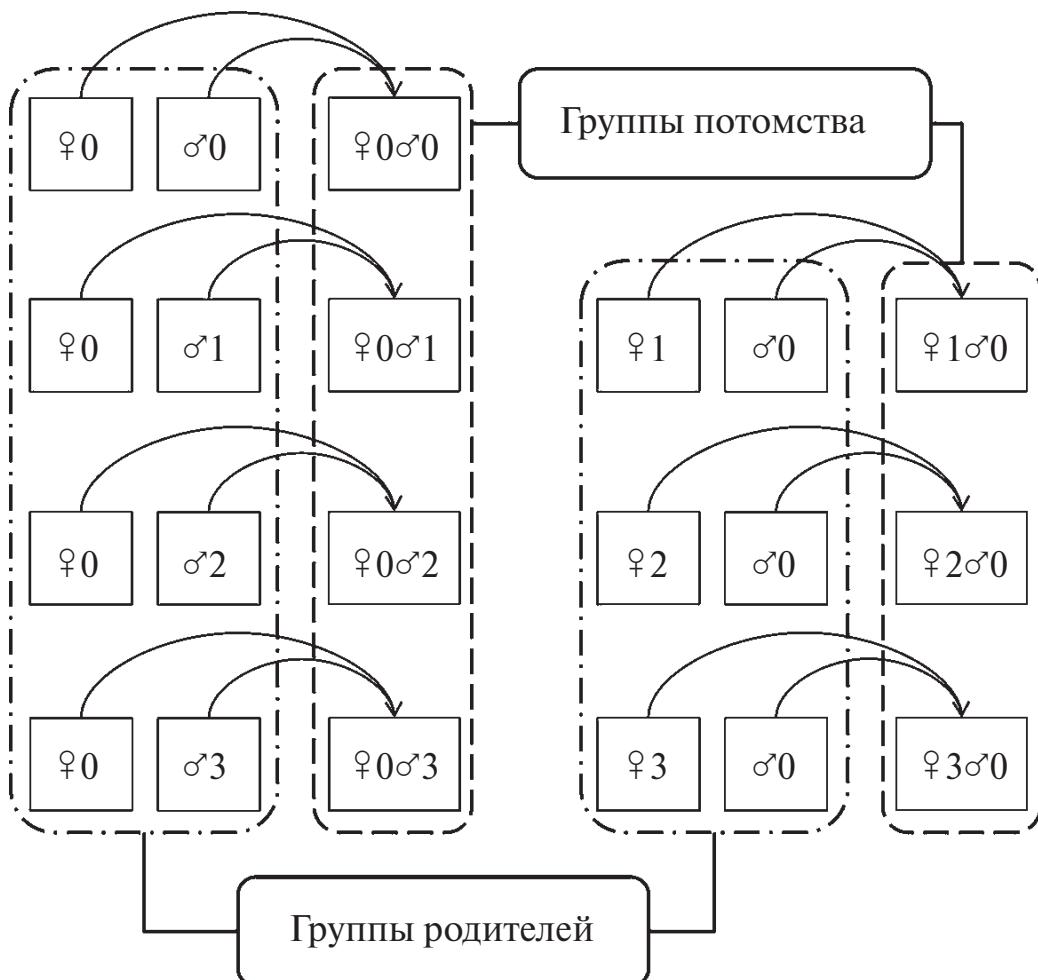


Рис. 1. Схема содержания рыб в лаборатории. В группах родителей ♂—самцы, ♀—самки. Цифра после символа – это доза в экспонировании: 0—не экспонированы, 1 — 25 мкг/особь, 2 — 45 мкг/особь, 3 — 90 мкг/особь. Группы потомства обозначены в зависимости от групп родителей.

самцов, и самок) *Danio rerio* 2,2',5,5'-тетрахлорхлорбифенилом (ПХБ 52) в преднерестовой период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Во время эксперимента использовали вуалевых *Danio rerio*, очень схожих по внешнему виду с генетическим штаммом дикого типа AB, но с более крупными плавниками и хвостами, чем у дикого типа AB. Приобретено 70 самок и 70 самцов в возрасте 2.5 мес. с момента оплодотворения. Рыб помещали в 14 аквариумах объемом по 20 л без проточной системы, в каждом из них содержали либо по 10 самцов, либо по 10 самок, тем самым изолируя друг от друга особей разных полов во избежание совместного кормления пищей, содержащей используемый конгенер ПХБ, в ходе эксперимента. Каждый аквариум с родительскими рыбами маркировали в зависимости от пола и дозой воздействия ПХБ 52 (схема дана на рис. 1). Также заранее подготавливали 7 аквариумов объемом по 20 л для нереста (рис. 1), в которые пересаживали

рыб после кормления пищей с различными концентрациями ПХБ 52. Контрольную группу потомства обозначали как ♀0♂0. Группы потомства, у которых были экспонированы родители-самки и неэкспонированы (“чистые”) родители-самцы, обозначали как ♀1♂0, ♀2♂0 и ♀3♂0 соответственно, а три группы потомства с неэкспонированными (“чистыми”) родителями-самками и экспонированными родителями-самцами обозначали как ♀0♂1, ♀0♂2 и ♀0♂3 соответственно.

Условия содержания. Среднесуточная температура воды была $25 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, водородный показатель pH 7.0 ± 0.5 , общая жесткость воды dGH: 3–15, световой режим в аквариумной камере состоял из двух периодов: 12 ч освещения, 12 ч темноты. До начала эксперимента рыб адаптировали к этим условиям в течение 30 сут. Аквариумную воду еженедельно тестировали с помощью индикаторных тестов качественной реакции “НИЛПА” (научно-исследовательская лаборатория профессиональной аквариумистики, производитель “Аква Меню”, Россия) на содержание нитратов,

нитритов, ионов аммония, pH и общую жесткость воды. Избыток ионов аммония удаляли с помощью реактива “НИЛПА Антиаммиак”, который добавляли из расчета по 5 мл на 40 л аквариумной воды.

Режим кормления. Использовали сухой корм Tetra Min granules (производитель “Tetra”, Германия), который давали рыбам дважды в сутки в первую неделю взращивания рыб в аквариумах, далее рыб кормили один раз в сутки из расчета 3–5% общей массы рыб, находящихся в аквариуме. По воскресеньям рыб не кормили.

После периода адаптации самцов и самок раздельно подвергали воздействию ПХБ 52 в соответствии с обозначением дозы (производитель – Dr. Ehrenstorfer, Германия, чистота стандартного порошка 99.4%, 10 мг). Перед воздействием ПХБ 52 растворяли в 500 мкл ацетона в ампуле с ПХБ 52, переносили в пробирку типа фалькон, заполненную 11 мл нагретого жира печени трески, и круговыми движениями перемешивали. Чтобы в корме ПХБ 52 был с дозой 90 мкг/особь, добавляли раствор жира с примесью ПХБ 52 в соотношении 1 мл жира к 1 г сухого корма. Для получения двух наименьших доз остатки полученной смеси жира с ПХБ 52 разбавляли жиром печени трески в отдельных пробирках в 2 и 3.6 раза (45 и 25 мкг/особь соответственно). Полученный жир в трех пробирках добавляли в сухой корм и тщательно размешивали стеклянной палочкой для равномерной адсорбции. Корм для контрольной группы состоял из кормовой смеси, которая содержала идентичные дозы ацетона и жира печени трески, но без дозы ПХБ. Опытных и контрольных рыб кормили смесью 3 раза в неделю в течение трех недель.

После завершения кормления рыб пищей с различным содержанием ПХБ 52 проводили их подготовку к нересту без какого-либо вредного воздействия на протяжении двух недель. За одни сутки до нереста рыб не кормили, и в вечернее время по три самца и три самки из каждого аквариума помещали в нерестовые аквариумы объемом 20 л с температурой воды $28 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, получая 7 групп по шесть рыб. В аквариумы с родительскими особями погружали отсадники с сеткой объемом 2.5 л, чтобы отделить производителей икры от других рыб при обратной пересадке из нерестовых аквариумов. На следующее утро после завершения нереста рыб перемещали обратно в свои аквариумы в отсеке с отсадниками. Потомства получали в каждой группе без повторностей. Отнерестившихся самцов и самок извлекали из отсадников и подвергали эвтаназии путем их быстрого замораживания в малых емкостях с водой при температуре -80°C для последующих измерений остаточных концентраций ПХБ 52 во всей массе тела. Таким образом, сохраняли по три

особи-производителя от каждой родительской группы.

После вылупления предличинок на 4–5-е сут после оплодотворения проводили сбор и подсчет погибшей икры. В возрасте 7–21 сут после оплодотворения мальков кормили инфузориями, выращенными в лабораторных условиях. В период постэмбрионального развития собирали и учитывали погибших мальков, количество которых ежедневно фиксировали отдельно для каждой подопытной группы. Икру и погибших личинок собирали с помощью пипетки Пастера. Также еженедельно снижали температуру воды на 1°C вплоть до 25°C . В возрасте 21–35 сут после оплодотворения молодь рыб кормили наутилиями *Artemia salina* (L., 1758) до 4 раз в сутки, затем в возрасте 35–60 сут – 2–3 раза в сутки. Спустя 60 сут с момента оплодотворения рыбы перешли на потребление сухого корма Tetra Min granules 2 раза в сутки, а затем на один раз. По достижению возраста 35–40 сут после оплодотворения рыб переводили из аквариумов на 20 л в аквариумы на 120 л с температурой воды $25 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$. При этом подсчитывали количество молоди рыб для каждой родительской группы и полученные данные использовали для оценки показателей выживаемости рыб на ранней стадии жизни.

После перемещения рыб в аквариумы объемом 120 л визуально оценивали морфологические отклонения в их развитии, в частности, размер, форму и массу тела, черепно-лицевое строение, форму плавников, состояние глаз и жаберных крышечек. Рыб выращивали вплоть до 120 сут после оплодотворения, после чего подвергали эвтаназии (таким же образом, как и их родителей) и сохраняли. У сохраненных потомственных рыб определяли пол для выявления соотношения полов в каждой экспериментальной группе. Пол определяли по окраске и форме тела. Самцы имеют, как правило, стреловидную форму и желтоватый оттенок, у самок окраска ближе к серебристой с ярко-синими полосами и более округлая форма тела, поскольку гонады самок значительно больше гонад самцов (Spence et al., 2008; Kossack, Draper, 2019). После подсчета всех потомственных рыб соотношение полов в группах рассчитывали как количество самок к количеству самцов.

Из каждой экспериментальной группы потомства сохраняли по 10 экз. для заморозки при температуре -80°C и последующего измерения концентрации ПХБ 52 в массе тела. Сохраненные в низкотемпературной среде образцы родительских особей–производителей и их потомков из контрольной и экспонированных групп подвергали лиофилизации с помощью лиофильной сушилки Labconco FreeZone 2.5L (США) при температуре -50°C с определением остаточной влажности в массе тела. Эти образцы затем гомогенизировали

до получения однородной массы в керамической ступке с помощью пестика и помещали в пробирки объемом 15 мл. Затем гомогенизированную массу подвергали экстракции, очистке серной кислотой в стеклянных колонках. Полученный элюат концентрировали до необходимого объема для последующего химического анализа. Содержания ПХБ 52 в сухой массе рыб определяли методом газовой хромато-масс-спектрометрии на приборе Agilent 7890A, оснащенном тройной квадрупольной системой MS/MS Agilent серии 7000 (США). Опыты проводили в Центре коллективного пользования научным оборудованием “Арктика” Северного (Арктического) федерального университета им. М. В. Ломоносова, с применением внутреннего стандарта PCB#101₁₃C¹² и последующими расчетами результатов по методике, подробно описанной в работе Д. Е. Лахманова (Lakhmanov et al., 2020).

Для оценки показателей выживаемости использовали следующие данные: количество погибшей икры, взятой на 5-е сут после оплодотворения; количество погибших предличинок и мальков в каждые сутки за период с 5-х сут после оплодотворения; количество молоди в каждой группе при переводе их из аквариумов на 20 л в аквариумы на 120 л. На основании этих данных вычисляли общее количество вымеченной икры на каждую группу и количество выживших особей в каждые сутки за период с 6-х по 30-е сут после оплодотворения. Таким образом, получили выборки из 25 точек на каждую из семи групп. Эти выборки представляли собой кривые, где количество выживших особей снижалось каждые сутки. Полученные значения пересчитали в проценты. Далее проводили регрессионный анализ, где выборки кривых проверяли на статистическую значимость и адекватность с помощью ранее описанной методики (Воскобойников, 2005), в программном обеспечении MS Excel 2016 (корпорация Microsoft Corporation, Редмонд, США). Для этого значения выборок логарифмировали для приведения их к линейному типу, чтобы использовать функцию “регрессия”. Затем проводили статистическую оценку по F-критерию Фишера, сравнивая ее с функцией одностороннего F-распределения вероятностей на уровне значимости 0.05. Все проверяемые уравнения регрессии были статистически значимыми.

Далее определяли различия между выборками контрольной группы и группами воздействия ПХБ 52 с помощью программного обеспечения IBM SPSS Statistics v. 23.0 (Корпорация IBM, Армонк, США). Для этого выборки по каждой кривой проверяли на нормальность распределения и определили средние значения у каждой группы с доверительным интервалом 95%. Для сравнения статистических различий контрольной с экспериментальными выборками использовался

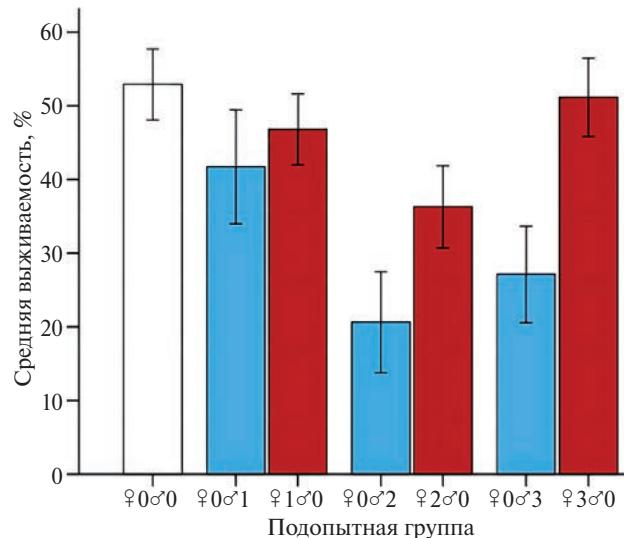


Рис. 2. Динамика выживаемости мальков *Danio rerio* в течение 30 сут после оплодотворения в группах, где подвергались воздействию ПХБ только родительские самцы ($\text{♀}0\text{♂}1$, $\text{♀}0\text{♂}2$ и $\text{♀}0\text{♂}3$) или только родительские самки ($\text{♀}1\text{♂}0$, $\text{♀}2\text{♂}0$ и $\text{♀}3\text{♂}0$). Даны средние значения \pm стандартное отклонение. Количество вымеченной икры в группе: $\text{♀}0\text{♂}0$ – 932, $\text{♀}0\text{♂}1$ – 242, $\text{♀}0\text{♂}2$ – 334, $\text{♀}0\text{♂}3$ – 319, $\text{♀}1\text{♂}0$ – 158, $\text{♀}2\text{♂}0$ – 155, $\text{♀}3\text{♂}0$ – 368. Различия между контрольной и экспериментальными выборками, определенные с помощью двухвыборочного критерия Вилкоксона, статистически значимы ($p = 0$ для всех пар, кроме пары $\text{♀}0\text{♂}0$ – $\text{♀}3\text{♂}0$: $p = 0.014$).

двувыборочный непараметрический критерий Вилкоксона.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выживаемость потомства. В процессе воздействия ПХБ 52 на организм производителей в преднерестовый период и после его завершения онтогенез рыб проходил без заметных нарушений. После нереста во всех экспонированных группах начальные процессы эмбрионального развития протекали примерно одинаково вне зависимости от экспозиционной дозы.

Предличинки вылуплялись из оболочки икры на 4–5-е сут после оплодотворения и уже с наступлением постэмбрионального цикла развития в жизнеспособности потомства наблюдали значительные различия. В потомстве экспонированных групп зарегистрировано снижение выживаемости мальков по сравнению с контрольной группой (рис. 2). На рис. 2 показано, что доза-эффективная зависимость снижения выживаемости потомства и интенсивности воздействия ПХБ 52 на организм родительских особей имеет нелинейный характер. При этом частота гибели потомства у экспонированных самцов существенно превышает таковую в потомстве экспонированных к тем же дозам ПХБ родителей-самок.

Соотношение полов в потомстве. Для определения соотношения полов в потомстве у каждой

Таблица 1. Характеристика групп потомства *Danio rerio* в возрасте 120 сут с момента оплодотворения и содержание ПХБ 52 в организме родительских особей

Группа потомства	<i>n</i>	Пол родителей	ПХБ 52	♀♀ : ♂♂
♀0♂0	398	♀0	<0.1	0.9 : 1
		♂0	<0.1	
♀0♂1	61	♀0	0.13	0.8 : 1
		♂1	37.03	
♀0♂2	50	♀0	<0.1	5.3 : 1
		♂2	70.23	
♀0♂3	63	♀0	4.41	2 : 1
		♂3	193.52	
♀1♂0	63	♀1	76.36	13 : 1
		♂0	<0.1	
♀2♂0	45	♀2	149.79	14 : 1
		♂0	1.27	
♀3♂0	127	♀3	506.03	8.8 : 1
		♂0	2.6	

Примечание. ♀♀ : ♂♂ — соотношение полов; *n* — общая численность особей в группе. Цифра после символа обозначает дозу, применяемую в экспонировании: 0—не экспонированы, 1—25 мкг/особь, 2—45 мкг/особь, 3—90 мкг/особь. ПХБ 52 — содержание ПХБ 52 в образцах рыб на сырую массу, нг/г.

особи из экспериментальных групп исследовали половую принадлежность и оценивали нарушения морфологического развития. Структурные аномалии были обнаружены лишь в единичных случаях, включая контрольную группу. Для некоторых рыб визуальное определение пола оказалось трудно осуществимым из-за отсутствия явного полового диморфизма у особей небольших размеров тела (стандартная длина <20 мм). Дифференциация гонад у *Danio rerio* происходит, как правило, значительно раньше, чем внешние проявления полового диморфизма в период полового созревания⁹ (Wilson et al., 2014; Kossack, Draper, 2019). Рыбы, у которых визуальное определение половой принадлежности оказалось затруднительным, были немногочисленны, поэтому их исключили из расчета соотношения полов. В экспонированных группах соотношение полов смешалось в сторону самок по сравнению с контролем (табл. 1). Наиболее заметное уменьшение доли самцов наблюдали в группах, где экспозиции к ПХБ 52 подверглись родительские особи самок (в среднем 11.9 : 1 соответственно самки к самцам), тогда как у экспонированных родительских особей самцов среднее соотношение полов самок к самцам в потомстве было 2.7 : 1.

⁹ CCAC guidelines: Zebrafish and other small, warm-water laboratory fish. 2020 // Canadian Council on Animal Care (CCAC). Ottawa, Canada. iv + 104 pp. URL: https://ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/Zebrafish_and_other_small_warm-water_laboratory_fish.pdf.

Анализ содержания ПХБ 52 у родителей и потомства. Оценка половых различий в процессах аккумуляции и биотрансформации ПХБ 52, поступившего с кормом в организм рыб, проводили в каждой сохраненной группе родительских особей по результатам определения остаточного содержания этого экотоксиканта в сырой массе тела. Полученные данные (табл. 1) показали, что содержание ПХБ 52 в образцах рыб самцов почти в 2 раза ниже, чем в образцах рыб самок при идентичных расчетных дозах.

В отдельных случаях среди рыб из групп неэкспонированных к ПХБ родительских особей обоих полов отмечено его содержание несколько выше нижнего предела обнаружения. Наиболее вероятной причиной выявления следов ПХБ среди этих групп может быть поедание икры или контакт с экскрементами экспонированных особей в период совместного краткосрочного пребывания в нерестовых аквариумах. Однако эти следовые концентрации достаточно близки к фоновой и, очевидно, не могут оказать существенного влияния на выводы, сделанные по результатам эксперимента. Следует отметить, что ни в одном из образцов проб у потомства экспериментальных групп *Danio rerio* содержание ПХБ 52 выше пределов обнаружения не установлено.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования воздействия ПХБ 52 на родительские особи *Danio rerio* в преднерестовый период показали, что у экспонированных особей обоих полов значительно снижалась выживаемость потомства, причем частота гибели потомков не зависела линейно от полученной дозы. Если при воздействии низкой и средней доз ПХБ 52 на родительских особей выживаемость потомства снижалась, то при высокой дозе в обоих случаях она несколько увеличивалась, оставаясь достоверно ниже, чем в контроле. При этом результаты определения остаточных концентраций ПХБ 52 после нереста в организме у родительских особей экспонированных рыб свидетельствуют о тесной корреляции, близкой к линейной, с расчетными дозами внешнего воздействия (по *r*-Спирмену *r* = 0.899, при *p* = 0.00). Следует отметить, что выживаемость потомства от экспонированных родителей-самцов по сравнению с аналогичным показателем от экспонированных родителей-самок была значительно ниже, что, возможно, связано с более высокой восприимчивостью самцов к репродуктивной токсичности ПХБ 52. Однако такое предположение нуждается в дополнительных исследованиях, поскольку воздействие ПХБ на репродуктивную систему самцов *Danio rerio* и его последствий для будущих поколений почти не изучено (Коцур и др., 2023).

Экспонирование родительских особей *Danio rerio* к ПХБ 52, как самок, так и самцов, приводит к феминизации потомства со значительным преобладанием в нем самок. При этом наиболее выраженное нарушение соотношения полов наблюдается у потомков экспонированных самок. Аналогичные данные по нарушению соотношения полов в потомстве *Danio rerio* были получены после воздействия 17 α -этинилэстрадиола (Xu et al., 2008) и 17 β -эстрадиола (Brion et al., 2004) на их родителей. Известно, что многие антропогенные химические загрязнители и, в частности, ПХБ обладают свойствами эндокринных токсикантов, оказывая гормоноподобное действие, а также нарушая секреторные функции желез внутренней секреции (Яглова, Яглов, 2012).

Судя по полученным нами результатам, токсическое действие ПХБ 52 характеризуется эстрогеноподобным эффектом. Подобный эффект был подтвержден в исследовании с помощью биосистемы ER-CALUX эстрогенной и антиэстрогенной активности конгенеров ПХБ, обнаруженных в сыворотке крови мужчин, которые проживали в загрязненных районах (производство ПХБ), а также в районах восточной Словакии. Результаты этого анализа показали, что низкохлорированные ПХБ (ПХБ 28, 52, 66, 74, 99, 105) проявляют эстрогенную активность, в то время, как высокохлорированные ПХБ (ПХБ 138, 156, 170, 180, 187, 194, 199, 203) – антиэстрогенную (Plísková et al., 2005).

По результатам измерения остаточного содержания ПХБ 52 в организме после нереста у экспонированных рыб методом газовой хромато-масс-спектрометрии было обнаружено, что средние концентрации этого экотоксиканта при одинаковых дозах воздействия у самок были почти в 2 раза выше, чем у самцов. Наиболее вероятным фактором зависимой от пола аккумуляции жирорастворимых эстрогеноподобных экотоксикантов могут быть различия в накоплении липидов в теле и его общего содержания у самок *Danio rerio*, существенно превышающие таковые у самцов (Sun et al., 2020). Показано (Sun et al., 2020), что воздействие эстрогеноподобных экотоксикантов (бисфенола А и 17 β -эстрадиола) на организм *Danio rerio* в течение 6 нед. вызывает выраженные признаки метаболической феминизации у экспонированных самцов. Прежде всего, это выражалось, в виде половой трансформации их молок, что, возможно, является основным фактором риска нарушений репродуктивных функций у самцов и низкой выживаемости их потомства, обнаруженных в нашем исследовании при воздействии ПХБ 52. То есть, при воздействии эстрогеноподобных экотоксикантов в процессе дифференцирования гонад у молоди рыб стимулируется развитие яичника, а также возникают деградация и некроз сперматогенного эпителия, что в итоге приводит к увеличению доли самок в популяции.

В то же время, возможно, ПХБ 52 у обработанных самцов снижает активность сперматозоидов и/или повреждает их, тем самым уменьшая шансы оплодотворения икры в целом. Наше предположение о снижении оплодотворяемости икры самцами после воздействия ПХБ 52 сделано в связи с данными эксперимента, в котором доказано воздействие арохлора 1254 на самцов *Danio rerio*, приведшее к снижению количества сперматозоидов, их активности и продолжительности жизни (Njiwa et al., 2004). Также этот вывод подтверждается тем, что наибольшая доля погибшего потомства обработанных самцов как раз приходится на эмбриональную стадию по сравнению с контрольной группой. Выраженная феминизация потомства также была обнаружена у коренных жителей Чукотского АО в результате потребления традиционной пищи, сильно загрязненной ПХБ (соотношение мальчиков и девочек среди новорожденных было 100/250 при среднем показателе в мире 106/100). При этом вероятность рождения девочек тесно коррелировала с содержанием в крови у рожениц низкохлорированных ПХБ 28, 32, 52, 101, 118.¹⁰

Несмотря на совпадение полученных нами результатов экспериментальных исследований при сравнении с воздействием других эндокринных токсикантов, распространенных в водных экосистемах и загрязняющих пищевые цепи, дальнейшее прогнозирование и эффективное предотвращение опасных экологических последствий этих антропогенных загрязнений невозможно без дополнительных исследований. В первую очередь эти исследования должны предусматривать изучение механизмов репродуктивных нарушений у мужских и женских особей на клеточном и на молекулярном уровнях, которые почти не изучены (He et al., 2021; Коцур и др., 2023).

Особенно это необходимо для прогноза рисков воздействия экотоксикантов при разработке мер по повышению эффективности рыбохозяйственной деятельности, в частности, там, где существует потребность в управлении продуктивностью популяций рыб в изолированных водных объектах. Например, в Рыбинском водохранилище, в котором промысловым объектом является лещ *Abramis brama* L., накапливающий с возрастом в липидах различные конгнегеры ПХБ, что подтверждено соответствующими исследованиями (German et al., 2023). Комплексный подход должен, по нашему мнению, включать в себя следующие исследования: 1) изучение структуры гонад при воздействии ПХБ с применением гистологических и иммунохимических методов для оценки состояния гонад (Orn et al., 1998;

¹⁰ AMAP. Persistent toxic substances, food security and indigenous peoples of the Russian North. Final report. 2004. Oslo, Norway, 192 pp. ISBN 82-7971-036-1. URL: <https://www.amap.no/documents/doc/persistent-toxicsubstances-food-security-and-indigenous-peoples-of-the-russian-north.-final-report/795>.

Olsson et al., 1999; Daouk et al., 2011; Kraugerud et al., 2012; Quintaneiro et al., 2019); 2) химические анализы по измерению уровня вителлогенин-подобных белков, ответственных за развитие ооцитов у самок (Quintaneiro et al., 2019); 3) исследование изменения экспрессии генов гонад у самок и самцов при воздействии ПХБ (Nourizadeh-Lillabadi et al., 2009; Lyche et al., 2010), а также изменения экспрессии генов у последующих поколений (Alfonso et al., 2019); 4) изучение генотоксического и мутагенного действия ПХБ (He et al., 2021), которые потенциально могут вызывать хромосомные aberrации или геномные мутации; 5) изучение выживаемости последующих поколений, онтогенеза с ранней стадии жизни до половозрелого возраста, соотношения полов, ослабления/усиления полового диморфизма (Berg et al., 2011; Kraugerud et al., 2012); 6) систематические обзоры исследований *in vitro* по выявлению связывания ПХБ с рецепторами эстрогена (Plísková et al., 2005) и других исследований *in vitro* для оценки воздействия ПХБ на прочие рецепторы, отвечающие за функционирование репродуктивной системы обоих полов. В вышеперечисленных направлениях проводили определенные исследования, однако их явно недостаточно для прогнозирования рисков из-за применения разных методов экспонирования модельных видов и разных смесей конгенеров ПХБ без учета вызываемых ими эндокринных нарушений (Plísková et al., 2005).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Снижение жизнеспособности и дисбаланс соотношения полов в потомстве, существенно понижающих биотический потенциал в популяции, имеет выраженную половую зависимость при воздействии ПХБ 52 на организм родительских особей модельного вида рыб *Danio rerio*. Необходимы дополнительные исследования для комплексного изучения репродуктивных нарушений у обоих полов по отдельности и эмбрионального развития потомства при воздействии экотоксикантов, возникших в объектах окружающей среды в результате антропогенной деятельности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Центра коллективного пользования научным оборудованием “Арктика” Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова Д.С. Косякову и А.Ю. Кожевникову за предоставленную возможность и Д.Е. Лахманову за помощь в выполнении химического анализа подготовленных проб на содержание ПХБ с использованием лабораторного оборудования газовой хромато-масс-спектрометрии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Проведенный эксперимент выполнен при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-15-20076).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воскобойников Ю.Е.* 2005. Эконометрика в Excel: учебное пособие. Новосибирск: Новосиб. гос. арх.-стр. ун-т.
- Коцур Д.А., Сорокина Т.Ю., Аксенов А.С., Чашин В.П.* 2023. *Danio rerio* как модель изучения репродуктивных рисков, связанных с воздействием полихлорированных бифенилов на людей (систематический обзор) // Экология человека. Т. 30. № 4. С. 245.
<https://doi.org/10.17816/humeco321190>
- Яглова Н.В., Яглов В.В.* 2012. Эндокринные дизрапторы – новое направление исследований в эндокринологии // Вестн. Российской академии медицинских наук. Т. 67. № 3. С. 56.
<https://doi.org/10.15690/vramn.v67i3.186>
- Alfonso S., Blanc M., Joassard L. et al.* 2019. Examining multi- and transgenerational behavioral and molecular alterations resulting from parental exposure to an environmental PCB and PBDE mixture // Aquat. Toxicol. V. 208. P. 29.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.12.021>
- Berg V., Lyche J.L., Karlsson C. et al.* 2011. Accumulation and effects of natural mixtures of persistent organic pollutants (POP) in zebrafish after two generations of exposure // J. Toxicol. Environ. Health. Part A. V. 74. № 7–9. P. 407.
<https://doi.org/10.1080/15287394.2011.550455>
- Bonde J.P., Toft G., Rylander L. et al.* 2008. Fertility and markers of male reproductive function in Inuit and European populations spanning large contrasts in blood levels of persistent organochlorines // Environ. Health Perspect. V. 116. P. 269.
<https://doi.org/10.1289/ehp.10700>
- Brion F., Tyler C.R., Palazzi X. et al.* 2004. Impacts of 17beta-estradiol, including environmentally relevant concentrations, on reproduction after exposure during embryo-, larval-, juvenile- and adult-life stages in zebrafish (*Danio rerio*) // Aquat. Toxicol. V. 68. P. 193.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2004.01.022>
- Broding H.C., Schettgen T., Hillert A. et al.* 2008. Subjective complaints in persons under chronic low-dose exposure to lower polychlorinated biphenyls (PCBs) // Int. J. Hyg. Environ. Health. V. 211. № 5–6. P. 648.
<https://doi.org/10.1016/j.ijheh.2008.02.001>
- Daouk T., Larcher T., Rouspard F. et al.* 2011. Long-term food-exposure of zebrafish to PCB mixtures mimicking some environmental situations induces ovary pathology and impairs reproduction ability // Aquat. Toxicol. V. 105. № 3–4. P. 270.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.06.021>
- Erickson M.D., Kaley II R.G.* 2011. Applications of polychlorinated biphenyls // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 18. № 2. P. 135.
<https://doi.org/10.1007/s11356-010-0392-1>
- German A.V., Mamontov A.A., Mamontova E.A.* 2023. Polychlorinated biphenyls in the bream *Abramis brama* from the Volga Reach of the Rybinsk Reservoir: effect of fish age and assessment of risk to human health // Inland Water Biol. V. 16. P. 377.

- https://doi.org/10.1134/S1995082923020074
- Grandjean P., Grønlund C., Kjaer I.M. et al.* 2012. Reproductive hormone profile and pubertal development in 14-year-old boys prenatally exposed to polychlorinated biphenyls // *Reprod. Toxicol.* V. 34. P. 498.
<https://doi.org/10.1016/j.reprotox.2012.07.005>
- Harper C., Lawrence C.* 2011. *The Laboratory Zebrafish* // CRC Press. ISBN: 9780429150159.
<https://doi.org/10.1201/b13588>
- He Q.L., Zhang L., Liu S.Z.* 2021. Effects of polychlorinated biphenyls on animal reproductive systems and epigenetic modifications // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* V. 107. № 3. P. 398.
<https://doi.org/10.1007/s00128-021-03285-6>
- Kossack M.E., Draper B.W.* 2019. Genetic regulation of sex determination and maintenance in zebrafish (*Danio rerio*) // *Curr. Top. Dev. Biol.* V. 134. P. 119.
<https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2019.02.004>
- Kraugerud M., Doughty R.W., Lyche J.L. et al.* 2012. Natural mixtures of persistent organic pollutants (POPs) suppress ovarian follicle development, liver vitellogenin immunostaining and hepatocyte proliferation in female zebrafish (*Danio rerio*) // *Aquat. Toxicol.* V. 116. P. 16.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2012.02.031>
- Lakhmanov D., Varakina Yu., Aksenov A. et al.* 2020. Persistent organic pollutants (POPs) in fish consumed by the indigenous peoples from Nenets Autonomous Okrug // *Environments.* V. 7. № 1. e3.
<https://doi.org/10.3390/environments7010003>
- Liu Y., Wang X.N., Wang J. et al.* 2016. Graphene oxide attenuates the cytotoxicity and mutagenicity of PCB 52 via activation of genuine autophagy // *Environ. Sci. Technol.* V. 50. № 6. P. 3154.
<https://doi.org/10.1021/acs.est.5b03895>
- Loomis D., Browning S.R., Schenck A.P. et al.* 1997. Cancer mortality among electric utility workers exposed to polychlorinated biphenyls // *Occup. Environ. Med.* V. 54. P. 720.
<http://dx.doi.org/10.1136/oem.54.10.720>
- Ludewig G., Robertson L.W.* 2013. Polychlorinated biphenyls (PCBs) as initiating agents in hepatocellular carcinoma // *Cancer Lett.* V. 334. № 1. P. 46.
<https://doi.org/10.1016/j.canlet.2012.11.041>
- Lyche J.L., Nourizadeh-Lillabadi R., Almaas C. et al.* 2010. Natural mixtures of persistent organic pollutants (pop) increase weight gain, advance puberty, and induce changes in gene expression associated with steroid hormones and obesity in female zebrafish // *J. Toxicol. Environ. Health. Part A.* V. 73. № 15. P. 1032.
<https://doi.org/10.1080/15287394.2010.481618>
- Mills S.A. 3rd, Thal D.I., Barney J.* 2007. A summary of the 209 PCB congener nomenclature // *Chemosphere.* V. 68. № 9. P. 1603.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.03.052>
- Moser G.A., McLachlan M.S.* 2001. The influence of dietary concentration on the absorption and excretion of persistent lipophilic organic pollutants in the human intestinal tract // *Chemosphere.* V. 45. № 2. P. 201.
[https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(00\)00551-8](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(00)00551-8)
- Njiwa J.R., Müller P., Klein R.* 2004. Binary mixture of DDT and Arochlor1254: effects on sperm release by *Danio rerio* // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* V. 58. № 2. P. 211.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2003.11.003>
- Nourizadeh-Lillabadi R., Lyche J.L., Almaas C. et al.* 2009. Transcriptional Regulation in Liver and Testis Associated with Developmental and Reproductive Effects in Male Zebrafish Exposed to Natural Mixtures of Persistent Organic Pollutants (POP) // *J. Toxicol. Environ. Health. Part A.* V. 72. № 3–4. P. 112.
<https://doi.org/10.1080/15287390802537255>
- Olsson P.E., Westerlund L., Teh S.J. et al.* 1999. Effects of maternal exposure to estrogen and PCB on different life stages of zebrafish (*Danio rerio*) // *Ambio.* V. 28. № 1. P. 100.
- Orn S., Andersson P.L., Forlin L. et al.* 1998. The impact on reproduction of an orally administered mixture of selected PCBs in zebrafish (*Danio rerio*) // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* V. 35. № 1. P. 52.
<https://doi.org/10.1007/s002449900348>
- Plísková M., Vondráček J., Canton R.F. et al.* 2005. Impact of polychlorinated biphenyls contamination on estrogenic activity in human male serum // *Environ. Health Perspect.* V. 113. № 10. P. 1277.
<https://doi.org/10.1289/ehp.7745>
- Quintaneiro C., Soares A.M.V.M., Costa D. et al.* 2019. Effects of PCB-77 in adult zebrafish after exposure during early life stages // *J. Environ. Sci. Health. Part A: Environ. Sci. Eng. Toxic Hazard. Subst. Control.* V. 54. № 5. P. 478.
<https://doi.org/10.1080/10934529.2019.1568793>
- Ritter R., Scheringer M., MacLeod M. et al.* 2011. Intrinsic human elimination half-lives of polychlorinated biphenyls derived from the temporal evolution of cross-sectional biomonitoring data from the United Kingdom // *Environ. Health Perspect.* V. 119. P. 225.
<https://doi.org/10.1289/ehp.1002211>
- Spence R., Gerlach G., Lawrence C., Smith C.* 2008. The behaviour and ecology of the zebrafish, *Danio rerio* // *Biol. Rev.* V. 83. P. 13.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00030.x>
- Sun S.-X., Wu J.-L., Lv H.-B. et al.* 2020. Environmental estrogen exposure converts lipid metabolism in male fish to a female pattern mediated by AMPK and mTOR signaling pathways // *J. Hazard. Mater.* V. 394. Article № 122537.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.122537>
- Wilson C.A., High S.K., McCluskey B.M. et al.* 2014. Wild sex in zebrafish: Loss of the natural sex determinant in domesticated strains // *Genetics.* V. 198. № 3. P. 1291.
<https://doi.org/10.1534/genetics.114.169284>
- Wolff M.S., Zeleniuch-Jacquotte A., Dubin N., Toniolo P.* 2000. Risk of breast cancer and organo chlorine exposure // *Cancer Epidemiol., Biomarkers Prev.* V. 9. P. 271.
- Xu H., Yang J., Wang Y. et al.* 2008. Exposure to 17alpha-ethynodiol impairs reproductive functions of both male and female zebrafish (*Danio rerio*) // *Aquat. Toxicol.* V. 88. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2008.01.020>

Decreased Viability and Changes in Sex Ratio in the Offspring of *Danio rerio* as a Result of Exposure to 2,2',5,5'-tetrachlorobiphenyl (PCB 52) on Producers During the Prespawning Period

D. A. Kotsur^{1,*}, Yu. I. Varakina², T. Yu. Sorokina², A. S. Aksenov², A. P. Novoselov¹, V. P. Chashchin^{2, 3, 4}

¹*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

²*Northern (Arctic) Federal University Named After M. V. Lomonosov, Arkhangelsk, Russia*

³*North-Western State Medical University named after I.I. Mechnikov, Saint-Petersburg, Russia*

⁴*Northwestern Scientific Center for Hygiene and Public Health of the Federal Service for Consumer Rights Protection and Human Welfare, Saint-Petersburg, Russia*

*e-mail: mitia.kotsur@yandex.ru

The results of studies of the impact of 2,2',5,5'-tetrachlorobiphenyl (PCB 52) on the body of the freshwater fish *Danio rerio* (Hamilton, 1822) in the period preceding their spawning are presented. During this experiment, it is established that exposure to PCB 52 of both males and females leads to the increased mortality of offspring in the early stages of development. It is noticeably predominant in groups in which only male parents are exposed to harmful effects. Shifts in the sex ratio in groups among the surviving offspring with a predominance of females compared to the control also turn out to be significant. This effect is more pronounced in offspring groups in which only female parents were exposed. After measuring PCB 52 concentrations in parent animals using gas chromatography – mass spectrometry, it is found that the PCB 52 content in females is almost twice as high as in males. It is concluded that a decreased viability and an imbalance in the sex ratio in the offspring has a pronounced sex dependence when exposed to PCB 52 on the body of the animal parents.

Keywords: PCBs, 2,2',5,5'-tetrachlorobiphenyl, *Danio rerio*, survival rate, sex ratio, reproductive system, gas chromatography mass spectrometry

Свидетельство о регистрации средства массовой информации
№ 13359 от 22 февраля 1995 г., выдано Комитетом Российской Федерации по печати

Подписано к печати 06.12.2024. Дата выхода в свет 20.12.2024. Формат 60 x 88 1/8.
Усл. печ. л. 21,8. Уч.-изд. л. 21,8. Тираж 61 экз. Заказ 1600. Цена свободная.

Учредители: Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по контракту № 4У-ЕП-038-24 ФГБУ «Издательство «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1
Отпечатано в ФГБУ «Издательство «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1

◆◆◆◆ РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК ◆◆◆◆

Журналы РАН, выходящие в свет на русском языке

- | | |
|--|---|
| Автоматика и телемеханика | Лёд и Снег |
| Агрохимия | Лесоведение |
| Азия и Африка сегодня | Литология и полезные ископаемые |
| Акустический журнал | Мембранные технологии |
| Астрономический вестник. Исследования Солнечной системы | Металлы |
| Астрономический журнал | Микология и фитопатология |
| Биологические мембранные | Микробиология |
| Биология внутренних вод | Микроэлектроника |
| Биология моря | Молекулярная биология |
| Биоорганическая химия | Нейрохимия |
| Биофизика | Неорганические материалы |
| Биохимия | Нефтехимия |
| Ботанический журнал | Новая и новейшая история |
| Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук | Общественные науки и современность |
| Вестник древней истории | Общество и экономика |
| Вестник Российской академии наук | Океанология |
| Вестник российской сельскохозяйственной науки | Онтогенез |
| Водные ресурсы | Палеонтологический журнал |
| Вопросы истории естествознания и техники | Паразитология |
| Вопросы ихтиологии | Петрология |
| Вопросы языкоznания | Письма в Астрономический журнал |
| Вулканология и сейсмология | Письма в Журнал экспериментальной и теоретической физики |
| Высокомолекулярные соединения. Серия А | Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования |
| Высокомолекулярные соединения. Серия Б | Почвоведение |
| Высокомолекулярные соединения. Серия С | Приборы и техника эксперимента |
| Генетика | Прикладная биохимия и микробиология |
| Геология рудных месторождений | Прикладная математика и механика |
| Геомагнетизм и аэрономия | Проблемы Дальнего Востока |
| Геоморфология и палеогеография | Проблемы машиностроения и надежности машин |
| Геотектоника | Проблемы передачи информации |
| Геохимия | Программирование |
| Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология | Психологический журнал |
| Государство и право | Радиационная биология. Радиоэкология |
| Дефектоскопия | Радиотехника и электроника |
| Дифференциальные уравнения | Радиохимия |
| Доклады Российской академии наук. Математика, информатика, процессы управления | Расплывы |
| Доклады Российской академии наук. Науки о жизни | Растительные ресурсы |
| Доклады Российской академии наук. Науки о Земле | Российская археология |
| Доклады Российской академии наук. Физика, технические науки | Российская история |
| Доклады Российской академии наук. Химия, науки о материалах | Российская сельскохозяйственная наука |
| Журнал аналитической химии | Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова |
| Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова | Русская литература |
| Журнал вычислительной математики и математической физики | Русская речь |
| Журнал неорганической химии | Сенсорные системы |
| Журнал общей биологии | Славяноведение |
| Журнал общей химии | Современная Европа |
| Журнал органической химии | Социологические исследования |
| Журнал прикладной химии | Стратиграфия. Геологическая корреляция |
| Журнал физической химии | США & Канада: экономика, политика, культура |
| Журнал эволюционной биохимии и физиологии | Теоретические основы химической технологии |
| Журнал экспериментальной и теоретической физики | Теплофизика высоких температур |
| Записки Российского минералогического общества | Успехи современной биологии |
| Зоологический журнал | Успехи физиологических наук |
| Известия Российской академии наук. Механика жидкости и газа | Физика Земли |
| Известия Российской академии наук. Механика твердого тела | Физика и химия стекла |
| Известия Российской академии наук. Серия биологическая | Физика металлов и металловедение |
| Известия Российской академии наук. Серия географическая | Физика плазмы |
| Известия Российской академии наук. Серия литературы и языка | Физикохимия поверхности и защита материалов |
| Известия Российской академии наук. Серия физическая | Физиология растений |
| Известия Российской академии наук. Теория и системы управления | Физиология человека |
| Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана | Химическая физика |
| Известия Российской академии наук. Энергетика | Химия высоких энергий |
| Известия Русского географического общества | Химия твердого топлива |
| Исследование Земли из космоса | Цитология |
| Кинетика и катализ | Человек |
| Колloidный журнал | Экология |
| Координационная химия | Экономика и математические методы |
| Космические исследования | Электрохимия |
| Кристаллография | Энтомологическое обозрение |
| Латинская Америка | Этнографическое обозрение |
| | Ядерная физика |