

ISSN 0320-9652

Номер 6

Ноябрь - Декабрь
2023



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2023

Структура и функционирование водных экосистем

Структурные перестройки фито- и зоопланктона под воздействием климатических изменений и антропогенной нагрузки (оз. Байкал, Россия)

Н. А. Бондаренко, И. В. Томберг, О. Г. Пенькова, Н. Г. Шевелева 727

Современное трофическое состояние и качество воды Онежского озера

Е. В. Теканова, Н. М. Калинин, Е. М. Макарова, В. С. Смирнова 740

Обилие, распределение и смертность гидробионтов на речном участке в зоне влияния подогретых вод ГРЭС

Ю. В. Герасимов, С. Э. Болотов, А. И. Цветков, Э. С. Борисенко 747

Структура и функционирование водных экосистем

Исследование на основе геоинформационной системы качества поверхностных вод последовательных плотин бассейна р. Сакарья (Турция)

Эсенгуль Кесе 762

Водная флора и фауна

Новые данные по фауне стрекоз (Insecta, Odonata) юго-востока Беларуси

А. М. Островский 764

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Устойчивые различия в темпах роста молоди триплоидной устрицы *Crassostrea gigas* Thunberg (Osteidae)

О. Ю. Вялова 777

Плоскоспиральные вальватиды (Mollusca, Gastropoda, Valvatidae) подрода *Sibirovalvata* бассейна Верхней Оби

С. И. Андреева, Д. В. Кузменкин, А. Н. Красногорова 784

Оценка морфометрических изменений у популяций азиатского сома *Wallago attu* (Siluridae) из пяти рек Индии

Г. Кумар, А. Кашьяп, М. Сераджуддин 794

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Устойчивость водных объектов к росту трофии как результат процессов в их экотонных участках (по показателям фитопланктона)

Е. Г. Сахарова, Л. Г. Корнева 796

Влияние “цветения” воды на прибрежную зону Куршского залива Балтийского моря

С. В. Александров, М. М. Смирнова 801

Содержание пигментов в донных отложениях небольшого руслового водохранилища

Л. Е. Сигарева, Н. А. Тимофеева, В. В. Законнов 811

Высшая водная растительность

Влияние альгицида на основе метаболитов-аллелохемиков водных растений на прорастание семян и развитие проростков трех видов гелофитов

А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков, О. А. Лебедева, Е. А. Курашов, Ю. В. Крылова 821

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Состояние зоопланктона и зообентоса водных объектов Пясинского бассейна после техногенной аварии

А. Г. Куприяшкин, А. В. Прокудин, А. М. Шапкин 832

Зоопланктон мочажин южноприбалтийского болота Иласское (Архангельская обл., Россия)

Е. И. Собко, И. Н. Зубов, Т. И. Пономарева 833

Соленостная толерантность, сезонная и многолетняя динамика мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) в сообществах макрозообентоса соленых рек бассейна оз. Эльтон (Россия)

Л. В. Головатюк 842

Ихтиология

Влияние скорости замен в гене COX1 на размер тела и половой отбор при гибридизации карповых рыб

В. В. Столбунова, Е. А. Боровикова 853

Влияние постепенного повышения солености на качество воды, выживаемость и показатели роста гибридной красной тилапии (*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*)

Шабет Дис Шалабия, Дидани Амира, Ичир Рашида, Чайчи Виссам, Абиди Бушра, Ларби Бен Хура Бесма, Сеффах Амина 869

Генетическая изменчивость среди трех видов рода *Erythroculter*

Дэлян Цяо, Юньбо Чэнь, Хуэй Дэнь, Сяомэ Хе, Люньбинь Хэ 871

Связь длины и массы тела с размерами отолита *Tenualosa ilisha* из реки Хугли (Индия)

Бхубан Мохан Маджхи, Лиантумлуайя, Уттам Кумар Саркар, Ашим Кумар Натх 873

Паразитология гидробионтов

Состав паразитов рыб семейства Syngnathidae в Черном и Азовском морях

Т. А. Полякова, Ю. М. Корнийчук, Н. В. Пронкина 875

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Реакции моллюсков *Unio pictorum* на присутствие цианобактерий *Microcystis aeruginosa*

А. Н. Шаров, Т. Б. Зайцева, Н. Г. Медведева 876

Состав и содержание каротиноидов гастропод *Tritia reticulata* в Черном море

А. В. Бородин, П. А. Задорожный 884

Краткие сообщения

Клеточный состав периферической крови байкальской нерпы *Phoca sibirica*

И. И. Гордеев, Е. А. Болтнев, Т. А. Суворова, Д. В. Микряков, Л. В. Балабанова 892

Najas marina (Hydrocharitaceae) на юге Средней Сибири, находки после столетнего перерыва

Д. Ю. Ефимов, А. В. Пименов, А. А. Бобров 897

Новые сведения о паразитах *Pungitius pungitius* (Pisces, Gasterosteidae) в бассейне Волги

О. В. Минеева, Д. Ю. Семенов 898

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.55:583(285.2):581

СТРУКТУРНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ФИТО- И ЗООПЛАНКТОНА
ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ
И АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ (оз. БАЙКАЛ, РОССИЯ)

© 2023 г. Н. А. Бондаренко^а, И. В. Томберг^а, О. Г. Пенькова^б*, Н. Г. Шевелева^а

^аЛимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

^бИркутский государственный университет, Иркутск, Россия

*e-mail: kaktus@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 25.10.2022 г.

После доработки 23.11.2022 г.

Принята к публикации 25.11.2022 г.

Представлены результаты изучения гидрохимии, структуры и количественных показателей фито- и зоопланктона пролива Малое Море оз. Байкал на современном этапе. Сравнительный анализ новых данных и полученных в прошлом веке, показал, что в функционировании фито- и зоопланктона пролива в последние годы произошел ряд изменений, аналогичных остальным районам озера. Для фитопланктона основные перестройки отмечены в весеннем планктоне: нарушена цикличность годов с максимальным развитием крупноклеточных диатомовых водорослей байкальского комплекса; изменилась структура доминирующих видов. В зоопланктоне пелагиали из-за резкого роста количества коловраток на порядок увеличилась численность, в 2021 г. при интенсивной вегетации диатомовых водорослей происходило угнетение всех групп зоопланктона. В зал. Мухор изменения связаны с увеличением обилия коловраток вплоть до 2021 г. В 2021 г. отмечено уменьшение общей численности фауны планктона, но относительная доля таксономических групп не изменилась, лидировали коловратки.

Ключевые слова: оз. Байкал, фитопланктон, зоопланктон, химия воды, изменение климата, антропогенная нагрузка, структурные изменения

DOI: 10.31857/S0320965223060050, EDN: JVQQKT

ВВЕДЕНИЕ

Во многих пресноводных экосистемах в результате климатических колебаний и высокой антропогенной нагрузки в последние годы произошли изменения в структуре водных сообществ и в обилии биоты (Онежское..., 1999; Hampton et al., 2008; Rühländ et al., 2008; Reavie et al., 2017; Курашов и др., 2018; Корнева и др., 2018; Sterner et al., 2020). В донных и пелагических сообществах оз. Байкал также были выявлены структурные перестройки (Hampton et al., 2008; Kravtsova et al., 2014; Izmet'seva et al., 2016; Timoshkin et al., 2016; Бондаренко, Логачева, 2017; Наумова, Зайдыков, 2017; Оболкина, 2018; Bondarenko et al., 2019, 2020; Бондаренко и др., 2020; Sheveleva, Penkova, 2020). В донных растительных сообществах байкальский комплекс замещается видами, ранее не отмеченными в фитобентосе (Kravtsova et al., 2014; Timoshkin et al., 2016), что исследователи связали

с увеличивающейся биогенной нагрузкой. По мнению некоторых ученых (Hampton et al., 2008; Izmet'seva et al., 2016), в летнем пелагическом фитопланктоне южной котловины озера в период 1977–2003 гг. произошли изменения, вызванные глобальным потеплением: температура поверхностного слоя воды увеличилась на 2.0°C, содержание хлорофилла – на 46%. На основе анализа фитопланктона в 1994–2013 гг. (Крашук и др., 2020) отчетливых трендов повышения среднегодовой температуры воды не обнаружено, состояние сообщества в период позднего лета стабильное, отмечены признаки повышения трофности вод у западного побережья Южного Байкала. Изучение пелагического планктона в весенний период 1990–2016 гг. показало, что структурные изменения произошли во всем микропланктоне (Bondarenko et al., 2019). Авторы выявили новых для планктона озера мелкоразмерных жгутиковых – показателей увеличения биогенной нагрузки, а также изменения в составе криофильных диатомовых, связанные с потеплением. Палеоэкологические исследования обнаружили пере-

Сокращения: $N_{\text{общ}}$ – средняя численность; $N_{\text{общ}}$ – содержание общего азота; $N_{\text{мин}}$ – содержание минеральной формы азота.

стройки в обилии диатомовых водорослей, вызванные климатическими колебаниями (Khursevich et al., 2001; MacKay et al., 2006; Roberts et al., 2018).

Климатические колебания в 2000-х годах привели к снижению в оз. Байкал ледового периода: в южной котловине ледостав стал на 20–25 сут короче, чем в прошлом столетии (Троицкая, Шимараев, 2005). Это было связано с увеличением температуры воздуха в последние 100 лет на 1.9°C зимой и на 1.5°C весной (Shimaraev, Domysheva, 2013).

Изменения в кормовой базе вызвали структурные перестройки в зоопланктоне оз. Байкал, где в настоящее время в весенний период в пелагиали повышается роль мелких инфузорий (Оболкина, 2018) и увеличивается обилие коловраток (Наумова, Зайдыков, 2017). Многолетние наблюдения за зоопланктоном пролива Малое Море также выявили значительные трансформации в его структуре (Sheveleva, Penkova, 2020): произошла замена видов в доминантном ядре сообщества, увеличилась относительная доля коловраток (до 60%), уменьшилась относительная численность ветвистоусых ракообразных (с 31–54 до 6–24%). Насколько изменилась кормовая база зоопланктона пролива на сегодняшний день неизвестно: анализа современного состояния фитопланктона пролива нет, имеется только сообщение о резком увеличении нанопланктонных жгутиковых (Бондаренко, 2022).

Цель работы – дать анализ современного состояния фито- и зоопланктона пролива Малое Море оз. Байкал с обсуждением возможных причин, вызвавших изменения в сообществах, – потепления климата и биогенной нагрузки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Место отбора проб. Пролив Малое Море (рис. 1) расположен между западным побережьем оз. Байкал и о. Ольхон. Это излюбленное место отдыха туристов. Наибольшая ширина пролива 18 км, наименьшая – ~4 км, длина, включая зал. Мухор, ~75 км, глубина достигает 200 м.

Пробы воды и планктона отбирали на 7–10 станциях в прибрежной зоне и на 2–3 в пелагиали (рис. 1). Для анализа современного состояния планктона пролива сравнивали оригинальные результаты, полученные в 2019–2021 гг., с опубликованными данными других авторов (Кожова, 1959; Поповская, 1991; Бондаренко и др., 2020), также использовали архивные материалы Н.А. Бондаренко и Н.Г. Шевелевой.

Гидрохимический анализ. Химический состав воды определяли по методикам, общепринятым в гидрохимии пресных вод (Барам и др., 1999; Wetzel, Likens, 2000; Руководство..., 2009). Для измерения величины рН использовали рН-метр с

комбинированным электродом и термокомпенсатором “Эксперт-001” (Россия). Концентрацию растворенного кислорода измеряли методом Винклера. Содержание общего азота, фосфора и органического вещества определяли в нефилтрованных пробах, биогенных элементов и основных ионов – в пробах, профильтрованных через мембранные фильтры с диаметром пор 0.45 мкм. Концентрации биогенных элементов измеряли на спектрофотометре “UNICO-2100” (США): нитриты – с реактивом Грисса, нитраты – с салициловокислым натрием, аммонийный азот – индофенольным методом, фосфаты – методом Дениже-Аткинса с хлористым оловом в качестве восстановителя. Для определения кремниевой кислоты использовали спектрофотометрический метод, основанный на измерении интенсивности окраски желтой кремнемолибденовой гетерополикислоты. Содержание общего фосфора и азота измеряли после высокотемпературного персульфатного окисления на спектрофотометре, количество органических веществ оценивали по перманганатной (ПО) и бихроматной (БО) окисляемости. Концентрацию ионов HCO_3^- , Cl^- , и SO_4^{2-} определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии с непрямой УФ-детекцией (“Милюхром А-02”, Россия), ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} – абсорбционным методом, Na^+ и K^+ – пламенно-эмиссионным методом (“AAS-30”, Германия).

Сбор и обработка проб фитопланктона. Исходя из известного факта (Антипова, 1974; Поповская, 1991), что в развитии байкальского фитопланктона отмечено два максимума – весенний и осенний, пробы отбирали в начале июня, во время завершения весенней вегетации водорослей, и осенью. В 2019 г. проведена съемка и в августе. Пробы объемом 1000 мл фиксировали раствором Утермеля, концентрировали методом седиментации. Концентрат просматривали в тройной повторности в камере Нажотта объемом 0.1 мл в световом микроскопе “Pegaval”. При увеличении микроскопа $\times 720$ учитывали и идентифицировали сетные формы и нанопланктон. Биомассу водорослей определяли с учетом индивидуальных объемов их клеток (Макарова, Пичкилы, 1970). Определение водорослей проводили по (Забелина и др., 1951; Komarek, Anagnostidis, 1998; и др.). При статистической обработке экспериментальных выборок использовали стандартные компьютерные программы, вычисляли средние значения выборок со стандартной ошибкой.

Сбор и обработка проб зоопланктона. Пробы отбирали с третьей декады мая по сентябрь, два–три раза в месяц. Планктонной сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37.5 см, размер ячеек 110 мкм) облавливали верхний 25-метровый слой. Камеральную обработку проводили по стандарт-



Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб в проливе Малое море. 1 – Малые Ольхонские Ворота; 2 – пос. Сахюртэ (прибрежная точка); 3 – против пос. Сахюртэ (пелагическая точка); 4 – зал. Мухор (прибрежная); 5 – зал. Мухор (в 4 км от первой точки в сторону выхода из залива); 6 – зал. Мухор (третья точка – в 4 км от второй в сторону выхода из залива); 7 – выход из зал. Мухор; 8 – бух. Харогойская; 9 – у пос. Хужир (прибрежная точка); 10 – напротив пос. Хужир (пелагическая точка); 11 – мыс Нюргон; 12 – бух. Карганте; 13 – Большие Ольхонские Ворота.

ной методике (Кожова, Мельник, 1978). Для расчета биомассы использовали индивидуальные массы байкальских организмов (Кожова, Мельник, 1978). Для каждого года вычисляли среднюю численность ($N_{\text{общ}}$, тыс. экз./м³), численность трех основных таксономических групп (коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков), общую биомассу ($B_{\text{общ}}$, мг/м³). По средним значениям рассчитывали отношение между численностью ракообразных и коловраток ($N_{\text{cr}}/N_{\text{rot}}$), среднюю индивидуальную массу организма (w , мг) (Андро-

никова и др., 2000; Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2010). При идентификации использовали определители (Кутикова, 1970; Einsle, 1996; Коровчинский и др., 2021). Доминирующими считали виды с относительной численностью $\geq 5\%$ (Лазарева, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрохимия. Концентрация ионов солевого состава (HCO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+) в воде изученных районов пролива Малое море

Таблица 1. Динамика химического состава воды в проливе Малое Море

Год	Месяц	Si	N-NH ₄	N-NO ₂	N-NO ₃	N _{общ}	P-PO ₄	P _{общ}	ПО	ХПК
		мг/л							мг О/л	
2016	Сентябрь	0.34	0.004	<0.001	0.01	—	0.001	—	—	—
2018	Июнь	0.30	0.003	<0.001	0.03	—	0.006	—	—	—
2019	Июнь	0.63	0.002	0.001	0.05	—	0.004	—	—	—
	Сентябрь	0.59	0.003	<0.001	0.02	—	<0.001	0.016	—	—
2020	Июнь	0.17	0.002	<0.001	0.02	0.23	0.002	0.021	1.35	8.00
	Сентябрь	0.64	0.004	<0.001	0.01	0.13	0.001	0.008	1.17	7.50
2021	Июнь	0.41	0.001	<0.001	0.03	0.14	0.001	0.011	1.13	6.87
	Сентябрь	0.31	0.002	0.001	0.01	0.12	0.001	0.007	1.07	5.23
Средняя	Июнь	0.38	0.002	<0.001	0.03	0.18	0.003	0.016	1.24	7.43
	Сентябрь	0.50	0.003	<0.001	0.01	0.12	0.001	0.012	1.12	6.37

Примечание. ПО – перманганатная окисляемость; ХПК – химическое потребление кислорода; N_{общ} – содержание общего азота; P_{общ} – содержание общего фосфора; “—” – данные отсутствуют.

значительно не различалась и была близка к таковой открытого озера. Суммарное содержание ионов изменялось от 96 до 98 мг/л. Вода пролива в июне–сентябре была хорошо аэрирована, содержание растворенного кислорода варьировало от 10.2 до 14.1 мг/л (101–115% насыщения). Высокие значения рН (8.08–8.38) в поверхностном слое указывали на активно протекающий процесс фотосинтеза.

Содержание биогенных элементов в разных районах слабо варьировало и имело сходную динамику (табл. 1). Концентрация кремния не превышала 0.72 мг/л, в сентябре ее средняя величина была немного выше (0.48 мг/л), чем в июне (0.40 мг/л). Минимально низкие концентрации кремния наблюдали в июне 2020 г., в поверхностном слое они изменялись в пределах 0.11–0.23 мг/л (табл. 1).

Анализ динамики содержания минерального азота (NO₃ + NO₂ + NH₄) выявил повышенные концентрации в июне (0.010–0.085 мг/л) и дальнейшее их снижение к сентябрю (0.008–0.031 мг/л). Доминировал нитратный азот (80–100% общего содержания N_{мин}), что характерно для богатых кислородом байкальских вод, однако в отдельные сроки в прибрежной зоне отмечали повышение концентрации аммонийной формы. Так, в сентябре 2016 г. (у пос. Хужир), 2019 г. (бух. Карганте) и 2020 г. (у пос. Сахюрта) доля аммония в общем содержании минеральной формы азота (N_{мин}) превысила 40%, что может быть результатом разложения органического вещества. Увеличение концентрации аммонийного азота сопровождалось появлением нитритного азота (табл. 1). В следовых количествах (до 0.001 мг/л) этот компонент регистрировали во всех пробах, где присутствовал аммонийный азот.

Содержание фосфатного фосфора (P_{мин}) низкое (табл. 1), его концентрации не превышали 0.006 мг/л, снижаясь до нулевых значений в отдельные сроки. Расчеты показали, что содержание минеральной формы фосфора достигало лишь 10–36% общего содержания этого элемента, примерно такое же содержание минеральной формы азота (7–30%) было в общей концентрации азота. Преобладание в воде органических форм азота и фосфора хорошо согласуется с повышенным количеством органики в воде пролива. В период исследования перманганатная окисляемость изменялась от 0.9 до 1.62 мг О/л, а общее содержание органики (по ХПК) варьировало в пределах 4.6–10.4 мг О/л.

Анализ усредненных данных не показал значимых различий в межгодовой динамике химических компонентов в воде пролива. Средние концентрации фосфатов, нитратов, общего азота и фосфора, а также органических веществ в июне немного выше, чем в сентябре (табл. 1).

Фитопланктон. Весной 2019 г. фитопланктон состоял из обычных мелкоклеточных доминант последних лет (табл. 2): зеленой *Koliella longiseta* (численность 24–205 тыс. кл./л), золотистой *Dinobryon cylindricum* (8–202 тыс. кл./л) и диатомеи *Synedra acus* subs. *radians* (13–59 тыс. кл./л). Холодолюбивый байкальский комплекс водорослей представлял диатомовый *Stephanodiscus meyeri* (7.3–36.8 тыс. кл./л). Из-за преобладания мелких форм (объем клеток 300–1800 мкм³) биомасса фитопланктона была невысока (129–239 мг/м³) (рис. 2а), и лишь на выходе из пролива достигала 496 мг/м³.

Летний планктон пролива, как и весной, представляли мелкоклеточные формы. Доминирующий вид прибрежья – *Rhodomonas pusilla* (табл. 2).

Таблица 2. Структурные изменения доминирующих видов фитопланктона в проливе Малое Море в конце предыдущего и в начале текущего века

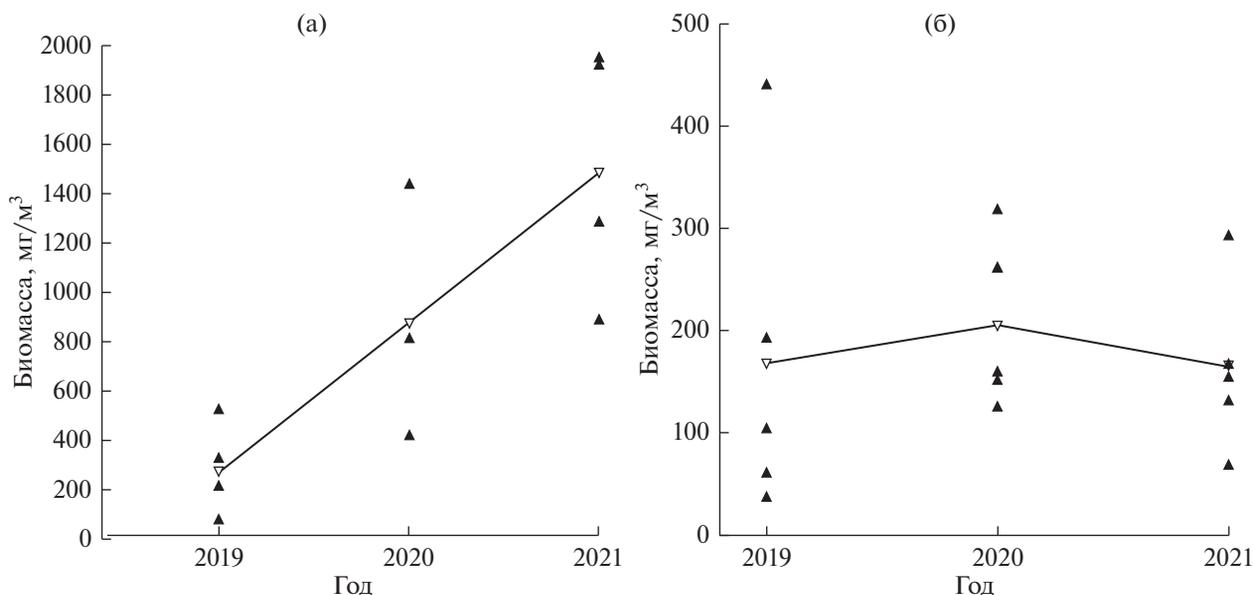
Весенняя вегетация		Осенняя вегетация	
1992–1994 гг.	2019–2021 гг.	1992–1994 гг.	2019–2021 гг.
Bacillariophyta	Bacillariophyta	Bacillariophyta	Dinophyta
<i>Aulacoseira baicalensis</i>	<i>Stephanodiscus meyeri</i>	<i>Cyclotella minuta</i>	<i>Biecheleria</i> sp., <i>Woloszynskia</i> sp.
<i>Stephanodiscus meyeri</i>	<i>Synedra acus</i> subs. <i>radians</i>		
Cryptophyta	Cryptophyta	Cryptophyta	Cryptophyta
<i>Rhodomonas pusilla</i>	<i>Rhodomonas pusilla</i>	<i>Rhodomonas pusilla</i>	<i>Rhodomonas pusilla</i>
Chlorophyta	Chlorophyta		
<i>Binuclearia lauterbornii</i>	<i>Koliella longiseta</i>		
Haptophyta	Haptophyta	Haptophyta	Haptophyta
<i>Chrysochromulina parva</i>	<i>Chrysochromulina parva</i>	<i>Chrysochromulina parva</i>	<i>Chrysochromulina parva</i>

Его численность колебалась в пределах 139–564 тыс. кл./л, в пелагиали он был менее многочислен – 139–313 тыс. кл./л. Здесь фитопланктон состоял преимущественно из пикопланктонных форм (до 200 ± 2.1 млн кл./л, размер клеток до 2 мкм). На некоторых станциях отмечено значительное количество мелких динофлагеллат (9–31 тыс. кл./л). Ранее численность этой группы была $\leq 1885 \pm 691$ кл./л.

Резко по составу отличался фитопланктон зал. Мухор. Доминировали (689–802 тыс. кл./л) колониальные формы цианопрокариот рода *Dolichospermum* (*D. lemmermannii*, *D. spiroides*). Присутствовали крупноклеточная динофитовая водоросль *Ceratium hirundinella* (16 тыс. кл./л) и диатомовая *Asterionella formosa* (70 тыс. кл./л).

В осеннем сообществе развивались только мелкие формы. Доминировала криптофитовая *Rhodomonas pusilla* (24–373 тыс. кл./л). Количество нанопланктонных динофлагеллат увеличилось до 13–52 тыс. кл./л. Биомасса по акватории пролива варьировала от 39 до 194 мг/м³ (рис. 2б) и только в прибрежье бух. Харагойская была 441 мг/м³.

Анализ структуры фитопланктона в завершающей фазе весенней вегетации показал, что в июне 2020 г. по акватории пролива, как и в 2019 г., по численности доминировали зеленая *Koliella longiseta* (126–243 тыс. кл./л) и диатомея *Synedra acus* subs. *radians* (188–244 тыс. кл./л). В прибрежной зоне залива к ним присоединялась нанопланктонная криптофитовая *Rhodomonas pusilla* (514–599 тыс. кл./л). Более крупные водоросли

**Рис. 2.** Биомасса фитопланктона в проливе Малое Море в июне (а) и сентябре (б) 2019–2021 гг.: ▲ – биомасса на станциях отбора проб, ▽ – средние значения.

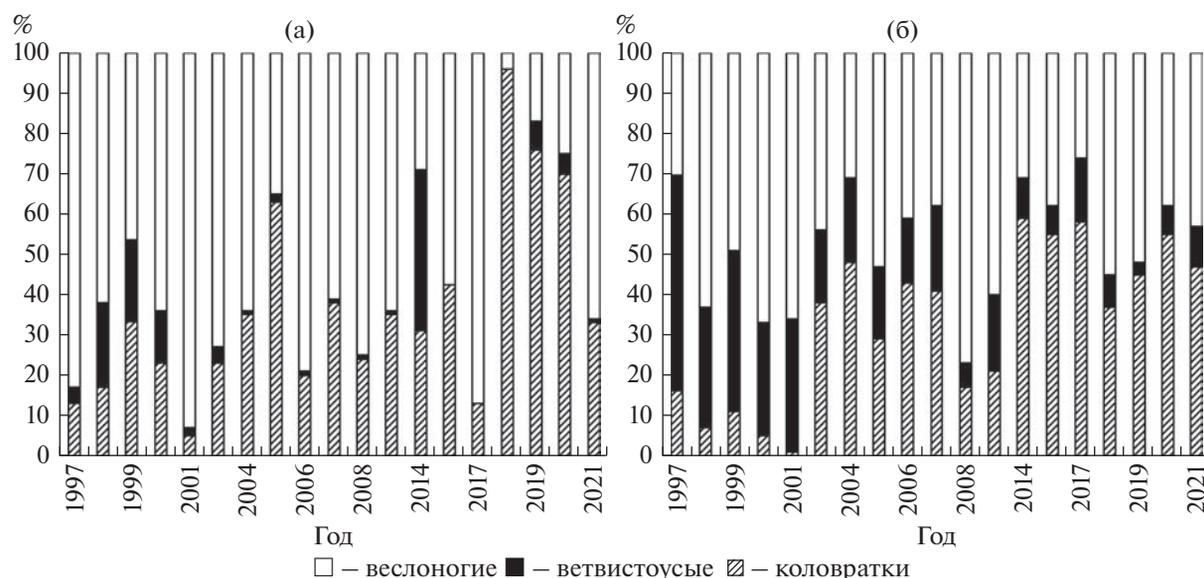


Рис. 3. Относительный вклад (%) таксономических групп в общую численность зоопланктона в 1997–2021 гг.: а – пелагиаль; б – зал. Мухор.

немногочисленны: *Ceratium hirundinella* – до 2.3–5.5 тыс. кл./л, *Asterionella formosa* – 1.6–6.5 тыс. кл./л.

Осенью, как и в предыдущий год, в пелагиали доминировал *Rhodomonas pusilla* (22–183 тыс. кл./л), в прибрежной зоне субдоминантом выступала нанопланктонная гаптофитовая *Chrysochromulina parva* (50–110 тыс. кл./л). Численность *Ceratium hirundinella* не превышала 2.3–5.5 тыс. кл./л.

По степени развития весеннего фитопланктона 2021 г. был высокопродуктивным. Это первый за последние восемь лет (2014–2021 гг.) “мелозирный” год, когда в весеннем планктоне всего озера развивались представители холодолюбивого байкальского комплекса водорослей: колониальные диатомовые *Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica* и *Stephanodiscus meyeri*, которых ранее относили к роду *Melosira*. По акватории пролива доминировал *Stephanodiscus meyeri* (от 1.3 до 3.4 млн кл./л). Еще в конце июня в прибрежной зоне регистрировали относительно высокие концентрации этой водоросли (до 104 тыс. кл./л). Биомасса в мелководной зоне была до 1.9 г/м³, в пелагиали >0.9 г/м³ (рис. 2а). Мелкоклеточные водоросли не вносили существенного вклада в биомассу.

Осенью доминировали, как и в предыдущем году, *Rhodomonas pusilla* (17–231 тыс. кл./л) и *Chrysochromulina parva* (72–445 тыс. кл./л). Крупные формы представляла диатомовая байкальского комплекса *Cyclotella minuta* (2–5 тыс. кл./л).

Анализ структуры в конце предыдущего столетия и в начале текущего (табл. 2) показал, что в весеннем фитопланктоне усилилась роль мелко-клеточных видов. Крупные водоросли с объемом

клеток >10000 мкм³, такие как *Aulacoseira baicalensis* и *Binuclearia lauterbornii*, не входили в число доминирующих. В весеннем (за исключением 2021 г.) и осеннем планктоне преобладали мелкие виды с объемом клеток от ~100 до 2000 мкм³, в первую очередь, гаптофитовая *Chrysochromulina parva* и криптофитовый *Rhodomonas pusilla*. Осенью в число доминирующих вошли также нанопланктонные формы родов *Biecheleria* sp. и *Woloszynskia* sp. из динофитовых.

Зоопланктон. В пелагиали доминантное ядро сообщества в 2019 г. представляли тонкие фильтраторы (табл. 3). В группе коловраток при общей их численности 17.7 ± 11.8 тыс. экз./м³ доминировали *Keratella cochlearis* (33); *K. quadrata* (14), *Synchaeta* sp. (7) и *Polyarthra euryptera* (5%). Среди ветвистоусых ракообразных численность 1.5 ± 0.4 тыс. экз./м³, лидировала *Bosmina longirostris* (81%). Обилие зоопланктона в период открытой воды на 80% определяли коловратки (рис. 3), на долю ветвистоусых приходилось ≤10%. В группе веслоногих ракообразных преобладал *Cyclops kolensis* (65%), доля *Epischura baikalensis* достигала 35%.

В заливе Мухор немного <50% численности зоопланктона (41.4 ± 14.5 тыс. экз./м³) приходилось на веслоногих, главным образом на *Mesocyclops leuckartii* (90% в таксономической группе). Количество ветвистоусых *Bosmina longirostris* и *Daphnia galeata* было одинаково, общее – 2.6 ± 0.9 тыс. экз./м³. Ядро коловраток представляли три вида, среди них лидировала *Polyarthra euryptera* ($24.1.6 \pm 8.7$ тыс. экз./м³), на втором месте была *Keratella cochlearis* ($7.22.6 \pm 1.9$ тыс. экз./м³), на *Ascomorpha ecaudis* приходи-

Таблица 3. Доминантный комплекс зоопланктона (% численности таксономической группы) в зал. Мухор и открытой части пролива Малое Море в вегетационный период 1993–2021 гг.

зал. Мухор	Малое Море (пелагиаль)
	1993 г.
–	<i>Epischura baikalensis</i> (66); <i>Cyclops kolensis</i> (34); <i>Bosmina longirostris</i> (64); <i>Daphnia galeata</i> (36); <i>Conochilus unicornis</i> (43); <i>Keratella quadrata</i> (30); <i>Filinia terminalis</i> (6); <i>Collotheca mutabilis</i> (15%)
	1996 г.
–	<i>Epischura baikalensis</i> (13); <i>Cyclops kolensis</i> (87); <i>Bosmina longirostris</i> (80); <i>Daphnia galeata</i> (20); <i>Kellicottia longispina</i> (7); <i>Filinia terminalis</i> (36); <i>Collotheca mutabilis</i> (33%)
	2016 г.
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (73); <i>Daphnia galeata</i> (80); <i>Bosmina longirostris</i> (5); <i>Kellicottia longispina</i> (13); <i>Polyarthra euryptera</i> (40); <i>Keratella cochlearis</i> (22%)	<i>Kellicottia longispina</i> (56); <i>Polyarthra euryptera</i> (6); <i>Notholca intermedia</i> (15); <i>Filinia terminalis</i> (5); <i>Daphnia galeata</i> (87); <i>Epischura baikalensis</i> (50); <i>Cyclops kolensis</i> (50%)
	2017 г.
<i>Polyarthra euryptera</i> (47%); <i>Keratella cochlearis</i> (41); <i>Bosmina longirostris</i> (91); <i>Eudiaptomus graciloides</i> (10); <i>Mesocyclops leuckarti</i> (87%)	<i>Epischura baikalensis</i> (94); <i>Bosmina longirostris</i> (97); <i>Kellicottia longispina</i> (48); <i>Filinia terminalis</i> (10); <i>Notholca intermedia</i> (10); <i>Polyarthra euryptera</i> (8); <i>Keratella cochlearis</i> (9%)
	2018 г.
<i>Polyarthra</i> (49); <i>Keratella cochlearis</i> (43); <i>Bosmina longirostris</i> (65); <i>Daphnia galeata</i> (32); <i>Eudiaptomus graciloides</i> (5); <i>Mesocyclops leuckarti</i> (90%)	<i>Epischura baikalensis</i> (93); <i>Synchaeta</i> sp. (7); <i>Notholca intermedia</i> (7); <i>Keratella quadrata</i> (35); <i>Synchaeta grandis</i> (33%)
	2019 г.
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (5); <i>Mesocyclops leuckarti</i> (90); <i>Bosmina longirostris</i> (40); <i>Daphnia galeata</i> (55); <i>Keratella cochlearis</i> (19); <i>Polyarthra euryptera</i> (67); <i>Ascomorpha ecaudis</i> (6%)	<i>Epischura baikalensis</i> (36); <i>Cyclops kolensis</i> (64); <i>Bosmina longirostris</i> (81); <i>Daphnia galeata</i> (19); <i>Keratella cochlearis</i> (33); <i>Synchaeta</i> sp. (7); <i>Keratella quadrata</i> (14); <i>Polyarthra euryptera</i> (5%)
	2020 г.
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (97); <i>Bosmina longirostris</i> (23); <i>Daphnia galeata</i> (80); <i>Keratella cochlearis</i> (30); <i>Polyarthra euryptera</i> (45); <i>Ascomorpha ecaudis</i> (17%)	<i>Epischura baikalensis</i> (21); <i>Cyclops kolensis</i> (79); <i>Bosmina longirostris</i> (31); <i>Daphnia galeata</i> (69); <i>Keratella cochlearis</i> (23); <i>Notholca intermedia</i> (12); <i>Keratella quadrata</i> (14); <i>Synchaeta grandis</i> (37%)
	2021 г.
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (95); <i>Bosmina longirostris</i> (54); <i>Daphnia galeata</i> (56); <i>Keratella cochlearis</i> (39); <i>Polyarthra euryptera</i> (42); <i>Synchaeta grandis</i> (7%)	<i>Epischura baikalensis</i> (97); <i>Cyclops kolensis</i> (3); <i>Bosmina longirostris</i> (50); <i>Daphnia galeata</i> (50); <i>Notholca intermedia</i> (60); <i>Synchaeta grandis</i> (26%)

Примечание. “–” – данные отсутствуют.

лось лишь 17% (4.7 тыс. экз./м³) численности коловраток.

В 2019 г. численность зоопланктона в зал. Мухор в 3.3 раза превышала таковую в открытой части пролива – 80 ± 20 тыс. экз./м³ (табл. 4).

В 2020 г. в пелагиали пролива количественные показатели зоопланктона мало изменились по сравнению с предыдущим годом (табл. 4), за исключением численности ветвистоусых, их отме-

чено в 2 раза меньше, чем в 2019 г. Доминирующее положение перешло к *Daphnia galeata* (69%). В группе коловраток, представленной пятью видами, изменился состав доминантов. Среди доминирующих видов осталась только *Keratella cochlearis*, которая по относительной доли заняла второе место, но численность ее уменьшилась до 4.5 ± 0.9 тыс. экз./м³. На первое место вышла *Synchaeta grandis* (7.14 ± 3.9 тыс. экз./м³). Два новых

Таблица 4. Количественные показатели зоопланктона в зал. Мухор и открытой части пролива Малое море в вегетационный период

Год	Зал. Мухор				Пелагиаль пролива			
	N , тыс. экз./м ³	B , мг/м ³	N_{cr}/N_{tot} , %	w , мг	N , тыс. экз./м ³	B , мг/м ³	N_{cr}/N_{tot} , %	w , мг
2016	141 ± 19	1087 ± 296	1.20	0.007	1.9 ± 0.5	35 ± 6.5	1.23	0.018
2017	244 ± 64	1000 ± 474	0.50	0.004	2.3 ± 0.3	36 ± 13	6.5	0.015
2018	100 ± 25	603 ± 244	1.70	0.005	38.9 ± 32	76 ± 30	0.04	0.002
2019	80 ± 27	340 ± 160	0.7	0.004	24.1 ± 13	127 ± 52	0.4	0.005
2020	82.8 ± 16	804 ± 230	0.86	0.009	23.6 ± 6.6	81 ± 36	0.22	0.003
2021	33.2 ± 10	62.7 ± 16	0.90	0.002	2.7 ± 0.4	81 ± 43	2.1	0.030

Примечание. B – биомасса; N – численность; N_{cr}/N_{tot} – отношение между численностью ракообразных и коловраток, w – средняя индивидуальная масса.

вида *Notholca intermedia* и *Keratella quadrata* при равной численности (табл. 3) вошли в структурообразующее ядро. В группе веслоногих ракообразных, как и в 2019 г., максимальное абсолютное значение отмечено у *Cyclops kolensis* (79%) (табл. 3).

В зал. Мухор общая численность зоопланктона сравнима с 2019 г. (табл. 4), отмечено увеличение плотности в группе коловраток в 1.6 раза (58.36 ± 18 тыс. экз./м³ против 36 ± 14 тыс. экз./м³ соответственно) и ветвистоусых ракообразных в 2.7 раза. Изменений в доминантном ядре не выявлено. Как и в предыдущий год, высокие абсолютные и относительные показатели зарегистрированы у *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia galeata*, *Polyarthra euryptera*, *Keratella cochlearis* и *Ascomorpha ecaudis* (табл. 3).

Резкие изменения в количественных показателях и структуре зоопланктона отмечены в 2021 г., особенно в пелагиали пролива. Общая численность сократилась на порядок (табл. 4), по сравнению с 2018–2020 гг. Особенно резко уменьшилось число коловраток и ветвистоусых ракообразных (рис. 3). Численность коловраток сократилась на два порядка и стала 0.87 ± 0.4 тыс. экз./м³, клadoцер – 0.001 тыс. экз./м³. Плотность веслоногих ракообразных снизилась в 2–2.7 раза, по сравнению с предыдущими 2019–2020 гг. Из планктона почти выпал *Cyclops kolensis*. В связи с этим произошли существенные изменения в структуре. Доминирующий комплекс представляли эндемики оз. Байкал (табл. 3), кроме ветвистоусых ракообразных, отмеченных в единичных экземплярах. В зал. Мухор также уменьшилась общая численность зоопланктона (табл. 4). Численность коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных сократилась в 1.8, 2.0 и 1.6 раза соответственно. Структурообразующий комплекс представляли *Mesocyclops leuckarti* (95%), в равных долях *Daphnia galeata* и *Bosmina longirostris* (56 и 54%). В ядро ко-

ловраток входили те же виды, что и в предыдущий год, за исключением *Ascomorpha ecaudis*, которую заменила хищная коловратка *Synchaeta grandis* (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Первые структурные изменения в фитопланктоне оз. Байкал были отмечены еще в прошлом столетии. Так, Г.И. Поповская (1991) считала, что в дальнейшем в планктонных фитоценозах озера будет уменьшаться роль видов байкальского комплекса и увеличиваться численность мелкоклеточного фитопланктона. В начале нынешнего века выявлены структурные перестройки в весеннем фитопланктоне, выразившиеся в уменьшении роли крупноклеточных диатомовых байкальского комплекса и доминировании мелкоклеточных широко распространенных форм диатомей (Бондаренко, Логачева, 2017; Bondarenko et al., 2019). Авторы посчитали это последствием климатических изменений. Водоросли байкальского комплекса проводят часть своего жизненного цикла в интерстициальной ледовой воде, но озеро стало замерзать позже, а весенняя гомотермия наступать раньше, чем в предыдущие годы (Shimaraev, Domyshcheva, 2013). Период для вегетации водорослей резко сократился. Поздний ледостав – неблагоприятное условие для роста байкальского комплекса диатомовых: у них тяжелый кремнистый панцирь, поэтому поздней осенью, когда уровень инсоляции низок для фотосинтеза, они прикрепляются к нижней поверхности льда в ожидании благоприятных для вегетации весенних условий (Bondarenko et al., 2012). Сбой в ритме “мелозирных” лет мог быть вызван рядом других причин: например, низкой солнечной активностью (Евстафьев и др., 2010). Ранее “мелозирные” (высокопродуктивные) годы в весенний период в оз. Байкал наблюдали раз в 3–4 года (Антипова, 1974), но после

2002 г. высокие урожаи весеннего комплекса водорослей (*Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica* и *Stephanodiscus meyeri*) стали более редкими.

Затем было установлено, что в прибрежной зоне оз. Байкал резко возросло обилие нанопланктонных миксотрофных жгутиковых (Бондаренко и др., 2020), причем максимальные количества этих организмов отмечены в местах повышенной антропогенной нагрузки.

Результаты исследования фитопланктона пролива Малое Море в 2019–2020 гг. показали, что изменения в структуре альгоценозов в сторону мелкоклеточных видов продолжились. Одной из причин произошедших перестроек могло стать изменение биогенной нагрузки в воде пролива. Проведенные работы установили, что суммарные концентрации ионов солевого состава в воде во всех исследованных районах пролива изменялись от 96 до 98 мг/л. Эти величины соответствуют содержанию ионов в воде открытой части оз. Байкал (Домышева и др., 2019) и фоновым, полученным в 50-х годах прошлого века (Вотинцев, 1961). Концентрации биогенных элементов не превышали значения для олиготрофных водоемов и были ниже полученных для пролива ранее (Толмачев, 1959). Следует отметить критически низкое содержание кремния в воде пролива: минимальную концентрацию наблюдали в июне 2020 г. в районе пос. Хужир (0.11 мг/л), в среднем по проливу эта величина была лишь 0.17 мг/л. Это могло стать одной из причин, лимитировавших развитие диатомовых водорослей байкальского комплекса, которые интенсивно вегетировали в прошлом столетии (Кожова, 1959). Весной 2021 г. в проливе доминировал тонкопанцирный *Stephanodiscus meyeri*, а в северной и центральной котловинах озера интенсивно вегетировали *Aulacoseira baicalensis* и *A. islandica*, клетки которых имеют толстые кремнистые стенки. Что касается нанопланктонных жгутиковых, то связь их обилия с увеличением содержания растворенной органики в некоторых районах озера (Бондаренко и др., 2020), в том числе и в проливе Малое Море (Бондаренко, 2022), была установлена ранее. В нашем случае этот факт подтверждается преобладанием органических форм азота и фосфора. В период исследования перманганатная окисляемость изменялась от 0.9 до 1.62 мг О/л, а общее содержание органики (по ХПК) варьировало в пределах 4.6–10.4 мг О/л. Основным источником растворенного органического вещества в озере служат сточные воды туристических баз, расположенных на побережье пролива. Дополнительным источником может служить растворенное органическое вещество, образующееся при разложении микроводорослей планктона, а также макроводорослей и цианопрокаринтов, интенсивно развивающихся в последние годы на дне мелководных участков оз. Байкал (Timoshkin et al., 2016).

Анализ состояния зоопланктона за период 2019–2020 гг. показал, что, как и в 2018 г., в открытой части пролива произошла существенная перестройка в его структуре. Лидерами по численности стали тонкие фильтраторы: коловратки *Keratella cochlearis*, *Polyarthra euryptera*, *Keratella quadrata*, *Notolca intermedia*, а также хищная *Synchaeta grandis*. Первые три вида считаются показателями эвтрофных вод (Pejler, 1957; Андроникова, 1996). По нашим наблюдениям, доминирование ($\geq 50\%$ численности зоопланктона) коловраток в пелагиали, отмечены спорадическим в 1996 г., 2005 г. и 2013 г. (рис. 3). В 1996 г. и 2005 г. их ядро представляли фильтраторы *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *Filinia terminalis*. Начиная с 2006 г., структурообразующий комплекс коловраток пополнился видами *Keratella cochlearis*, *Syritta stylata*, *Synchaeta grandis*. В связи с увеличением плотности коловраток, с 2019 г. в сообществе возросла абсолютная и относительная роль хищника *Cyclops kolensis* и тонкого фильтратора *Daphnia galeata* против *Bosmina longirostris* (табл. 3). Исключение составил 2021 г. при значительном снижении количества зоопланктона за счет коловраток (рис. 3), что привело к резкому уменьшению их доли до 35%.

В зал. Мухор существенная перестройка в структуре зоопланктона началась с 2002 г. (Sheveleva, Penkova, 2020). Эти изменения связаны с резким увеличением численности коловраток вплоть до 2021 г., исключением были лишь 2008, 2009 и 2012 гг., когда в планктоне преобладали веслоногие ракообразные, главным образом, *Mesocyclops leuckarti*. Устойчивое доминирование коловраток отмечено с 2014 по 2021 гг. (рис. 3). Два вида-индикатора эвтрофных вод *Keratella cochlearis* и *Polyarthra euryptera* с 2016 г. достигали 66–92% численности коловраток. В 2021 г. общая численность зоопланктона сократилась в 2.5 раза, но относительная доля таксономических групп не изменилось, коловратки лидировали, как и в предыдущие годы.

Средняя биомасса особи (w) в пелагиали с 2018 по 2020 гг. достигала 0.002, 0.005 и 0.003 мг соответственно, что характерно для эвтрофных вод (Андроникова, 1996). В 2021 г. она увеличилась на порядок – 0.03 мг, при относительно такой же биомассе зоопланктона, что и в предыдущем году (табл. 4). В зал. Мухор значения w за этот период были более стабильны – от 0.004 до 0.009 мг, что соответствует эвтрофному типу.

Превалирование мелких форм водорослей, и в первую очередь фитофлагеллат (криптофитовых, динофитовых и гаптофитовых), которых ранее не регистрировали в планктоне пролива Малое Море (Кожова, 1959; Поповская, 1991), стало пусковым механизмом не только для дальнейших перестроек в структуре микропланктона, но и в трофических сетях. Известно, что трансформации в

структуре продуцентов, находящихся в начале пищевой цепочки, определяют функционирование ее дальнейших звеньев. Ранее в зоопланктоне оз. Байкал были выявлены структурные перестройки (Наумова, Зайдыков, 2017; Оболкина, 2018), в том числе и в проливе Малое Море (Sheveleva, Penkova, 2020). Комплексный анализ современного состояния фито- и зоопланктона пролива, проведенный в данной работе, показал, что изменения в структуре зоопланктона пролива тесным образом связаны с перестройками в его кормовой базе. В середине прошлого века (с 1946 г. по 1966 г.) обилие *Cyclops kolensis* было строго привязано к “мелозирным” годам (Евстафьев и др., 2010), в настоящее время в проливе Малое Море такая зависимость не наблюдается. По нашим данным, это связано с нарушением межгодовой динамики функционирования фитопланктона. В проливе Малое Море с 1996 г. по 2021 г. циклопы демонстрировали выраженный межгодовой цикл в 6 лет, ранее не наблюдавшийся и не связанный с динамикой “мелозирных” лет. Эпишура не проявила определенной цикличности на этом отрезке времени, хотя ранее демонстрировала пики обилия в “межмелозирные” годы. У других представителей зоопланктона также не выявлена определенная цикличность развития. Это можно объяснить тем, что прежние трофические отношения разрушены, а новые еще не сложились. Формирование новой пищевой цепи вследствие изменений в фитопланктоне достаточно подробно рассмотрено в работах для морских экосистем (Honsell et al., 2013; De Lima et al., 2019) и для пресноводных (Бизина, 1977; Крючкова, 1989; Трифонова и др., 2003).

Структурные изменения в зоопланктоне, которые выразились в замене доминирующих видов и росте численности, особенно у коловраток, происходят постепенно по мере эвтрофирования озер (Андроникова, 1996; Иванова, 1997; Алимов, 2017). Такие изменения, начиная с 2002 г., отмечены нами в зал. Мухор, где произошло увеличение общей численности в 3 раза, в том числе коловраток в 6 раз, а веслоногих, главным образом, циклопов (*Thermocyclops crassus* + *Mesocyclops leuckarti*), в 2 раза. Как и в предыдущие годы (2002–2018 гг.), в последние три года в коловратки лидируют по численности (рис. 3).

Доминирующие в пелагиали пролива Малое Море мелкие формы криптофитовых, динофитовых и гаптофитовых водорослей – излюбленная пища многих коловраток (Кутикова, 1970; Гутельмахер и др., 1988; Монаков, 1998; Галковская, 2005; Ривьер, Литвинов, 2006), в том числе, представителей рода *Keratella* (Галковская и др., 1988; Gilbert, 2022). В связи с этим, в 2019–2020 гг. численность коловраток здесь также увеличилась: у *K. cochlearis* составила 2.5–8.2; *Synchaeta grandis* – 1.6–4.5; *Polyarthra eurytemora* – 3.6–8.8 тыс. экз./м³

против 0.03–0.2, 0–0.005 и 0.05–0.025 тыс. экз./м³ в 2016–2017 гг. соответственно.

Несмотря на перестройку в сообществе и увеличение численности в некоторых таксономических группах, межгодовые изменения общей численности и биомассы зоопланктона в зал. Мухор и проливе Малое Море в 1997–2021 гг. укладываются в амплитуду многолетних колебаний для всего озера.

Выводы. Проведенные исследования показали, что, как и в других районах озера, в функционировании фито- и зоопланктона пролива Малое Море в последние годы произошел ряд перестроек, связанных с климатическими изменениями и с биогенной нагрузкой. Климатические колебания, вызвавшие сокращение периода ледостава, и низкая солнечная активность привели в весенний период к нарушению цикличности годов с максимальным развитием диатомовых водорослей байкальского комплекса и доминированию мелкоклеточных видов. В летнем фитопланктоне в доминирующую группу, как следствие преобладания в воде органических форм азота и фосфора, вошли миксотрофные фитофлагеллаты: криптофитовые, гаптофитовые и динофитовые. Состояние осеннего фитопланктона можно оценить как более стабильное, разброс биомасс незначителен, но обилие диатомовой *Cyclotella minuta* низкое (2–5 тыс. кл./л). В прошлом столетии осенний максимум в развитии этой водоросли достигал 150–300 тыс. кл./л. Анализ состояния зоопланктона показал, что в пелагиали пролива, начиная с 2018 г. численность увеличилась на порядок. Это связано с изменениями в структуре сообщества, главным образом, с увеличением численности коловраток. В 2021 г. при обильном развитии диатомовых водорослей происходило угнетение всех групп зоопланктона. Из-за резкого уменьшения количества коловраток и их основного потребителя – циклопов нарушены трофические связи. В зал. Мухор аналогичные перестройки в сообществе не зафиксировали: как и в прежние годы, доминантами были коловратки, на втором месте – веслоногие ракообразные.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания Лимнологического института СО РАН 0279-2021-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф. 2017. Стабильность и устойчивость водных экосистем // Гидробиол. журн. Т. 53. № 1. С. 3. <https://doi.org/10.1615/Hydrobiol.v53.i3.10>
- Андроникова И. Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука.
- Андроникова И. Н., Авинский В. А., Рахала М. 2000. Показатели сообщества зоопланктона как инстру-

- мент мониторинга больших глубоководных озер // Мониторинг, исследования современного состояния и проблемы управления ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. С. 178.
- Антипова Н.Л.* 1974. Межгодовые изменения в фитопланктоне Байкала в районе Больших Котов за период 1960–1970 гг. // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С. 75.
- Барам Г.И., Верещагин А.Л., Голобокова Л.П.* 1999. Применение микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии с УФ-детектированием для определения анионов в объектах окружающей среды // Аналит. химия. Т. 54. № 9. С. 962.
- Бизина Е.В.* 1977. Соотношение пресса хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции структуры и функционирования сообществ: обзор гипотез // Журн. общ. биол. Т. 58. № 5. С. 26.
- Бондаренко Н.А.* 2022. Пространственно-временной анализ развития нанопланктонных динофитовых в оз. Байкал // Биология внутр. вод. № 3. С. 247. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030020>
- Бондаренко Н.А., Логачева Н.Ф.* 2017. Структурные изменения в фитопланктоне прибрежной зоны озера Байкал // Гидробиол. журн. № 6. С. 17. <https://doi.org/10.1615/НydrobJ.v53.i2.20>
- Бондаренко Н.А., Русанов И.И., Черницына С.М. и др.* 2020. Функционирование микроводорослей подледного планктона и ледовой интерстициали в прибрежной зоне озера Байкал // Микробиология. Т. 89. № 3. С. 344. <https://doi.org/10.1134/S0026261720030054>
- Вотинцев К.К.* 1961. Гидрохимия озера Байкал. М.: Изд-во АН СССР.
- Галковская Г.А.* 2005. Сообщество коловраток пелагического зоопланктона стратифицированных озер: структурные показатели и пути включения в трофические сети // Коловратки. IV междунар. конф. по коловраткам. Борок. С. 37.
- Галковская Г.А., Митянина И.Ф., Головщиц В.А.* 1988. Эколого-биологические основы массового культивирования коловраток. Минск: Наука и техника.
- Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г.* 1988. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Серия Общая экология. Биоэкология. Гидробиология. Т. 6. М.: ВИНТИ.
- Домышева В.М., Сороковикова Л.М., Синюкович В.Н. и др.* 2019. Ионный состав воды озера Байкал, его притоков и истока реки Ангара в современный период // Метеорология и гидрология. № 10. С. 77. <https://doi.org/10.3103/S1068373919100078>
- Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А., Мельник Н.Г.* 2010. Анализ многолетней динамики основных звеньев трофической сети в пелагиали озера Байкал // Изв. Иркут. ун-та. Серия: Биология. Экология. Т. 3. № 1. С. 3.
- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шещукова В.С.* 1951. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука. Вып. 4.
- Иванова М.Б.* 1997. К вопросу об определении состояния озерных экосистем при антропогенном воздействии // Биология внутр. вод. № 1. С. 5.
- Кожова О.М.* 1959. Фитопланктон Малого Моря // Труды Байкальской лимнологической станции. М.: Изд-во “Наука”. Вып. 16. С. 255.
- Кожова О.М., Мельник Н.Г.* 1978. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск: Иркутск. гос. ун-т.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С. и др.* 2018. Распределение фитопланктона в волжских водохранилищах летом 2015 г. // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 82. № 85. С. 2.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др.* 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II. Систематическая часть. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Крашук Л.С., Шимараева С.В., Зилов Е.А.* 2020. Пространственно-временные изменения фитопланктона в оз. Байкал в период позднего лета. 1. Температура воды и численность фитопланктона // Биология внутр. вод. № 1. С. 27. <https://doi.org/10.1134/S1995082920010083>
- Крючкова Н.М.* 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др.* 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце 20–начале 21 веков // Биосфера. Т. 10. № 2. С. 65. <https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V1013.439>
- Кутикова Л.А.* 1970. Коловратки фауны СССР (Rotatoria) подкласс Euritatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida). Л.: Наука.
- Лазарева В.И.* 2010. Особенности многолетней (1956–2005 гг.) динамики зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. Т. 37. № 5. С. 590. <https://doi.org/10.1134/S0097807810050088>
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчиникова Н.К.* 2001. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. № 4. С. 46.
- Макарова И.В., Пичкилы Л.О.* 1970. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн. Т. 55. № 10. С. 1488.
- Монаков А.В.* 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН.
- Наумова Е.Ю., Зайдыков И.Ю.* 2017. Весенний зоопланктон пелагиали озера Байкал // Гидробиол. журн. Т. 53. № 5. С. 33. <https://doi.org/10.1615/НydrobJ.v54.i1.30>
- Оболкина Л.А.* 2018. Межгодовая динамика весенних инфузорий в Южном Байкале // Тез. Междунар. конф. “Пресноводные экосистемы – современные вызовы”. Иркутск, 10–14 сентября 2018. Иркутск. С. 264.

- Онежское озеро. 1999. Экологические проблемы. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Поповская Г.И. 1991. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958–1990 гг): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С. 2006. Сравнительный анализ зоопланктона Шекснинского водохранилища в 1987 и 2001 гг. // Вод. ресурсы. Т. 33. № 5. С. 615. <https://doi.org/10.1134/S0097807806050095>
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Часть I. 2009. Ростов-на-Дону: НОК.
- Толмачев В.А. 1959. К гидрохимии Малого моря // Тр. Байкальск. лимнол. станции. М.: Изд-во “Наука”. Вып. 16. С. 137.
- Трифонов И.С., Воронцова Н.К., Макарецва Е.С. и др. 2003. Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера. СПб.: НИИ химии СПбГУ.
- Троицкая Е.С., Шимараев М.Н. 2005. Условная прозрачность и температура воды в Южном Байкале // Оптика атмосферы и океана. Т. 18. № 1–2. С. 130.
- Bondarenko N.A., Belykh O.I., Golobokova L.P. et al. 2012. Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within fresh-water ice covering the surface of Lake Baikal // J. Microbiol. V. 50. P. 8.
- Bondarenko N.A., Vorobyova S.S., Zhunchenko N.A., Golobokova L.P. 2020. Current state of phytoplankton in the littoral area of Lake Baikal, spring 2017 // J. Great Lakes Res. V. 46. P. 17. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2019.10.001>
- Bondarenko N.A., Ozersky T., Obolkin L.A. et al. 2019. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal // Limnologia. V. 75. P. 19. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.01.002>
- De Lima D.T., Moser O.G.A., Piedras F.R. et al. 2019. Abiotic changes driving microphytoplankton functional diversity in Admiralty Bay, King George Island (Antarctica) // Frontiers in Mar. Sci. V. 6. P. 1. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00638>
- Einsle U. 1996. Copepoda: Cyclopoida. Genera *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 10. N.Y.; Amsterdam: SPB Acad. Publ. BV.
- Gilbert J.J. 2022. Food niches of planktonic rotifers: diversification and implications // Limnol., Oceanogr. V. 67. P. 2218. <https://doi.org/10.1002/lno.12199>
- Hampton S.E., Izmes'teva L.R., Moore M.V. et al. 2008. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // Global Change Biol. V. 14. P. 1947. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x>
- Honsell G., Bonifacio A., de Bortoli M. et al. 2013. New insights on cytological and metabolic features of *Ostreopsis* cf. *ovata* Fukuyo (Dinophyceae): A multidisciplinary approach // PLoS ONE. № 8. e57291.
- Izmes'teva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. et al. 2016. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 6. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.11.006>
- Khursevich G.K., Karabanov E.B., Prokopenko A.A. et al. 2001. Insolation regime in Siberia as a major factor controlling diatom production in Lake Baikal during the past 800,000 years // Quat. Int. V. 80. P. 47. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(01\)00018-0](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(01)00018-0)
- Komárek J., Anagnostidis K. 1998. Cyanoprokaryota. Chlorococcales, Heidelberg; Berlin, Spektrum, Akad. Verl. // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/1.
- Kravtsova L.S., Izhboldina L.A., Khanaev I.V. et al. 2014. Nearshore benthic blooms of filamentous green algae in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. V. 40. P. 441. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2014.02.019>
- Mackay A.W., Ryves D.B., Morley D.W. et al. 2006. Assessing the vulnerability of endemic diatom species in Lake Baikal to predicted future climate change: a multivariate approach // Global Change Biol. V. 12. P. 2297. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01270.x>
- Pejler B. 1957. Taxonomic and ecological studies on planktonic Rotatoria from Central Sweden // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens handlingar; serie 4. Stockholm: Almqvist & Wiksell. Bd 6. № 7.
- Revie E.D., Sgro G.V., Estep L.R. 2017. Climate warming and changes in *Cyclotella* sensu lato in the Laurentian Great Lakes // Limnol., Oceanogr. V. 62. P. 768. <https://doi.org/10.1002/lno.10459>
- Rühland K., Paterson A.M., Smol J.O. 2008. Hemispheric-scale patterns of climate-related shifts in planktonic diatoms from North American and European lakes // Global Change Biol. V. 14. P. 2740. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008>
- Roberts S.L., Swann E.A., McGowan S. et al. 2018. Diatom evidence of 20th century ecosystem change in Lake Baikal, Siberia // PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208765>
- Sheveleva N.G., Penkova O.G. 2020. Long-term dynamics of the zooplankton community in the southern part of the Maloye More Strait (Lake Baikal) // Limnol. and Freshwater Biol. № 4. P. 746. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-746>
- Shimaraev M.N., Domysheva V.M. 2013. Trends in hydrological and hydrochemical processes in Lake Baikal under conditions of modern climate change, in Climatic change and global warming of inland waters. New York: Wiley-Blackwell. P. 43.
- Sterner R.W., Reim K.L., Lafrancois B.M. et al. 2020. A first assessment of cyanobacterial blooms in oligotrophic Lake Superior // Limnol., Oceanogr. V. 9999. P. 1. <https://doi.org/10.1101/2020.11.03.366955>
- Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M. et al. 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 487. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2016.02.011>
- Wetzel R.G., Likens G.E. 2000. Limnological Analyses. New York: Springer.

Changes in Phyto- and Zooplankton under the Climatic Shifts and Anthropogenic Load (Lake Baikal, Russia)

N. A. Bondarenko¹, I. V. Tomberg¹, O. G. Pen'kova^{2, *}, and N. G. Sheveleva¹

¹*Limnological Institute of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia*

²*Irkutsk State University, Irkutsk, Russia*

**e-mail: kaktus@lin.irk.ru*

The hydro-chemical data collected today and structural and quantitative parameters of phyto- and zooplankton from Maloe More Strait, Lake Baikal, were analysed. Comparison of current and earlier observations revealed recent alterations in phyto- and zooplankton functions analogous to other areas of Lake Baikal. Major reconstructions in phytoplankton were registered in spring: violation in cycles of annual growth maxima of large-cell Baikalian diatoms and changes in dominant species. Dramatic abundance of rotifers caused the increase by an order of magnitude in pelagic zooplankton numbers in 2019–2020. In 2021, all of these groups were suppressed under intensive diatom vegetation. In the Mukhor bay, such changes were related to a sharp increase of rotifer numbers until 2021. In 2021, we observed decline in plankton abundance, meanwhile the relative proportion of taxonomic groups did not change with dominance of rotifers.

Keywords: Lake Baikal, phyto- and zooplankton, water chemistry, change in climatic parameters, anthropogenic load, structural changes

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.524+556.551(282.247.211)

СОВРЕМЕННОЕ ТРОФИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ И КАЧЕСТВО ВОДЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

© 2023 г. Е. В. Теканова^а, *, Н. М. Калинкина^а, Е. М. Макарова^а, В. С. Смирнова^а

^аФедеральный исследовательский центр “Карельский научный центр Российской академии наук”,
Институт водных проблем Севера, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия

*e-mail: etekanova@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 28.03.2023 г.

Принята к публикации 18.05.2023 г.

Оценено трофическое состояние и качество воды Онежского озера при потеплении климата и изменении антропогенной нагрузки в последние 30 лет. По концентрации хлорофилла *a* в период летней стратификации водоем сохраняет природное олиготрофное состояние. Небольшое количество легкоминерализуемого органического вещества в воде определяет низкий уровень развития сапрофитных бактерий, соответствующий ксеносапробным и β-олигосапробным водам. Более высоким уровнем трофии (мезотрофный) и сапробности воды (β-мезосапробный) характеризуется лишь Кондопожская губа Онежского озера вследствие загрязнения сточными водами целлюлозно-бумажного комбината и отходами форелевых хозяйств. Летом 2022 г. на фоне аномального прогресса эпиплимниона впервые за 50-летнюю историю исследований наблюдали локальные пятна “цветения” цианобактерий в открытом плесе озера. Возрастание концентрации гумусовых веществ в воде заливов в результате потепления климата на данном этапе не привело к изменению уровня сапрофитных бактерий.

Ключевые слова: Онежское озеро, хлорофилл *a*, сапрофитные бактерии, “цветение” воды, климатические изменения, эвтрофирование

DOI: 10.31857/S0320965223060335, **EDN:** LWNFIR

ВВЕДЕНИЕ

Явные признаки потепления в Северном полушарии наблюдаются в последние 30 лет (North et al., 2013; O’Reilly et al., 2015 и др.). В условиях антропогенной нагрузки, которую в той или иной мере испытывает большинство пресных водоемов, потепление климата, как правило, ускоряет трансформацию водных экосистем – нарушаются трофические связи, изменяется фенология биоты, развивается эвтрофирование и ухудшается качество воды (Niinemets et al., 2017 и др.). Следует отметить, что реакция экосистем больших глубоких озер на изменение климата изучена значительно меньше, чем малых (Jenny et al., 2020). В связи с этим, необходим тщательный контроль за состоянием таких водоемов, имеющих важное экономическое значение. К ним относится Онежское озеро, второе по величине в Европе, – глубоководный, лимнически сложный, холодноводный и природно олиготрофный водоем (Экосистема..., 1990).

Онежское озеро уже >90 лет испытывает нагрузку сточных вод Кондопожского ЦБК. Кроме того, в последние 20 лет на акватории активно развивается товарное производство форели. К настоящему времени доказано, что в результате увеличения температуры воздуха за последние 55 лет возросла продолжительность безледоставного периода и “биологического” лета, увеличилась средняя температура поверхности воды Онежского озера (Диагноз..., 2020). Показано, что на аномально высокий весенний прогрев воды планктон Онежского озера реагирует смещением сезонных фаз на более ранний период (Сярки, Фомина, 2019; Калинкина и др., 2021). Другим следствием потепления климата стало увеличение речного стока аллохтонных веществ гумусового происхождения в Онежское озеро за последние 30 лет, что привело к возрастанию цветности воды, концентрации общего железа и углекислого газа в заливах (Калинкина и др., 2019; Kalinkina et al., 2020).

Цель работы – выявить возможные изменения трофического состояния (по содержанию Хл *a*) и качества воды (по количеству сапрофитных бактерий) в Онежском озере в летний период 2016–

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*; ЦБК – целлюлозно-бумажный комбинат.

2022 г. по сравнению с 1992–2010 гг. в связи с усилением воздействия на экосистему внешних факторов (отходов форелевых хозяйств, потепления климата).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сравнительный анализ трофического состояния и качества воды Онежского озера за периоды 1992–2010 гг. и 2016–2022 гг. проводили по величинам Хл *a* и количеству сапрофитных бактерий в июле и августе. Эти месяцы характеризуются наибольшей стабильностью водной среды и максимальным прогревом эпилимниона (Экосистема..., 1990). В работе использовали сведения из зарегистрированных баз данных КарНЦ РАН за 1992–2010 гг.^{1, 2} и собственные данные за 2016–2022 гг.

Концентрацию Хл *a* и количество сапрофитных бактерий в течение всего периода исследований измеряли в поверхностном слое воды на 49 постоянных станциях наблюдений в разных районах озера: Петрозаводская губа (2), Кондопожская губа (6), Уницкая губа (6), Лижемская губа (7), залив Большое Онего (1), Повенецкий залив (5), Заонежский залив (3), Малое Онего (5), Центральное Онего (5), Южное Онего (5), Кижские шхеры (4). В июле 2022 г. отобраны пробы воды на трех дополнительных станциях в пятнах “цветения” воды в открытом плесе Онежского озера для оценки состояния фитопланктона и концентрации Хл *a*.

Кроме того, в июле 2022 г. были измерены концентрации растворенного органического углерода в поверхностном слое воды на 20 станциях в разных районах Онежского озера: Петрозаводская губа (3), Кондопожская губа (7), Уницкая губа (1), Лижемская губа (1), залив Большое Онего (1), Повенецкий залив (1), Центральное Онего (4), Южное Онего (2).

Концентрацию Хл *a* измеряли стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO..., 1966). Для изучения фитопланктона в пятнах “цветения” пробы воды объемом 0.5 л фикси-

ровали 10 мл 40%-ного формалина. Пробы концентрировали на мембранных фильтрах ($D_{пор} = 0.8$ мкм) до объема 5 мл (Федоров, 1979). Видовой состав, численность и структуру фитопланктона изучали с помощью микроскопа Микмед-6 при увеличении $\times 400$. Таксономическую идентификацию проводили по определителям (Tikkanen, 1986; Водоросли..., 2006). Биомассу фитопланктона вычисляли на основе индивидуальных объемов клеток. Сапрофитных бактерий выращивали на среде РПА в течение пяти суток при 22°C (Кузнецов, Дубинина, 1989). Растворенный органический углерод³ определяли в Центре коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН” на анализаторе Shimadzu TOC-Lcspn способом высокотемпературного разложения до CO₂ с ИК-детектированием.

Картосхемы пространственного распределения содержания Хл *a* и количества сапрофитных бактерий на акватории Онежского озера в июле 2022 г. созданы в лицензированном ПО ГИС MapInfo v. 12.5 с использованием метода IDW интерполяции (метод взвешенных обратных расстояний Inverse Distance Weighting).

При статистическом анализе данных вычисляли медианные значения Хл *a* и количества сапрофитных бактерий за 1992–2010 гг. и 2016–2022 гг. Достоверность различий показателей в эти периоды оценивали по критерию Манна–Уитни в лицензированном пакете Statistica Adv. v.10 for Windows Ru.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Хлорофилл *a*. Содержание Хл *a* за последние 7 лет почти на всей акватории Онежского озера не превышает верхнего предела олиготрофии 3 мкг/л (Китаев, 1984), его медианные концентрации находятся в пределах 1.8–3 мкг/л (рис. 1а, табл. 1). Исключение – район Кижских шхер и Кондопожская губа, которые традиционно отличаются повышенным уровнем трофии (слабо мезотрофный) по сравнению с остальной акваторией (рис. 1а, табл. 1).

В Кижских шхерах это связано с мелководностью (4–11 м) и слабой динамикой водных масс, что определяет лучший прогрев воды. В то же время, массовому развитию фитопланктона препятствует обилие высшей водной растительности, которая способствует связыванию фосфора, поступающего с водосборной территории (Søndergaard, Moss, 1997 и др.). Так, содержание общего фосфора (7–13 мкг/л) здесь не отличается от та-

¹ Сярки М.Т., Теканова Е.В., Чекрыжева Т.А. 2015. Планктон пелагиали Онежского озера. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015620274. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU). Дата государственной регистрации в реестре баз данных 13.02.2015 г.

² Сабьлина А.В., Теканова Е.В., Калинин Н.М. 2018. Хлорофилл “*a*” в воде Онежского озера. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2018621068. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр Российской академии наук” (RU). Дата государственной регистрации в реестре баз данных 13.06.2018 г.

³ ГОСТ 31958-2012. 2013. Вода. Методы определения содержания общего и растворенного органического кислорода (ISO 8245:1999, NEQ). Москва. Стандартинформ. Дата введения в действие 01.01.2014.

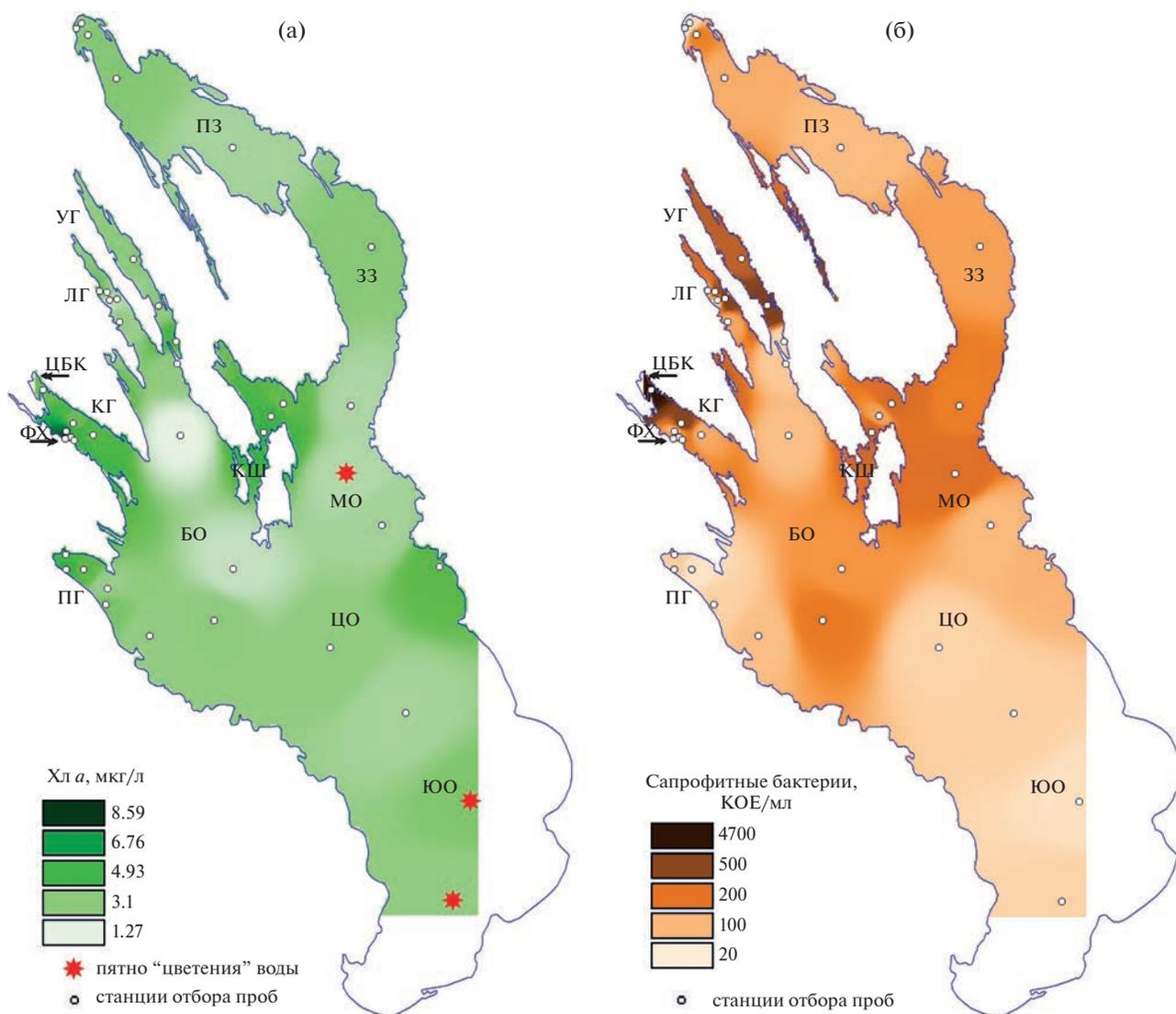


Рис. 1. Распределение концентраций Хл *a* (а) и количества сапрофитных бактерий (б) на акватории Онежского озера 22–30 июля 2022 г. ПГ – Петрозаводская губа, КГ – Кондопожская губа, ЛГ – Лижемская губа, УГ – Уницкая губа, ПЗ – Повенецкий залив, ЗЗ – Заонежский залив, КШ – Кижские шхеры, МО – Малое Онего, БО – Большое Онего, ЦО – Центральное Онего, ЮО – Южное Онего, ФХ – форелевые хозяйства, ЦБК – целлюлозно-бумажный комбинат. Стрелками обозначены места расположения ЦБК и ФХ. В легенде цифрами обозначены средние значения величин для каждой градации показателей.

кового в центральном плесе озера (Zobkov et al., 2022).

Повышенные концентрации Хл *a* в вершинной и центральной частях Кондопожской губы – результат влияния биогенной нагрузки со сточными водами ЦБК. Кроме того, в последние 20 лет в прибрежье центральной части залива появился новый участок повышенной трофии в результате размещения здесь форелевых ферм, где выращивают ~2000 т товарной форели в год. Именно на этом прибрежном участке отмечен наиболее высокий в Онежском озере уровень Хл *a* (табл. 1, рис. 1а), свойственный β-мезотрофным экосистемам (Китаев, 1984), а максимальные концен-

трации фосфора в верхнем слое воды летом достигают 20–109 мкг/л (Zobkov et al., 2022).

Сравнение концентраций Хл *a* в разных районах Онежского озера за 1992–2010 гг. и 2016–2022 гг. показало отсутствие значимых различий по критерию Манна–Уитни, за исключением Петрозаводской губы. Здесь в последние годы произошло снижение концентрации Хл *a*. В настоящее время эти изменения приобрели значимый характер ($p = 0.01$). Тем не менее, на фоне в целом невысоких концентраций Хл *a* в Петрозаводской губе (табл. 1), снижение медианного значения на 25% вряд ли можно считать существенным. В оба периода трофическое состояние Петрозаводской

Таблица 1. Концентрация Хл *a* и количество сапрофитных бактерий в поверхностном слое воды Онежского озера

Район озера	Хл <i>a</i> , мкг/л			Сапрофитные бактерии, КОЕ/мл		
	1992–2010 гг.	2016–2022 гг.	<i>p</i>	1992–2010 гг.	2016–2022 гг.	<i>p</i>
ЦО	$2.5 \pm 0.6(17)$ 1.3–5.7	$2.7 \pm 0.2(31)$ 0.5–6.0	0.76	$128 \pm 36(21)$ 12–1065	$89 \pm 26(23)$ 48–770	0.75
ЮО	$3.6(4)$ 2.0–4.3	$2.3 \pm 0.3(14)$ 1.7–3.9	0.15	$132 \pm 82(13)$ 18–1040	$58 \pm 88(13)$ 16–830	0.41
БО	$3.0 \pm 0.8(7)$ 0.8–4.4	$2.6 \pm 0.5(7)$ 1.2–3.1	0.31	$157 \pm 50(10)$ 54–306	$142 \pm 87(8)$ 30–478	0.89
МО	–	$2.3 \pm 0.4(5)$ 1.2–3.9	–	$52(3)$ 16–93	$209(4)$ 96–257	–
ПЗ	–	$3.0 \pm 0.2(9)$ 2.4–3.9	–	$92 \pm 46(11)$ 10–732	$94 \pm 45(9)$ 15–483	0.62
ЗЗ	–	$1.8(4)$ 1.0–3.1	–	$204(3)$ 95–294	$130(1)$	–
УГ	$2.8 \pm 0.3(8)$ 1.2–4.1	$3.0(4)$ 2.9–4.5	0.44	$301 \pm 108(9)$ 18–1092	$204(4)$ 49–865	0.94
ЛГ	$2.2(4)$ 1.0–4.6	$2.6 \pm 0.6(6)$ 1.7–4.0	0.75	$179 \pm 25(7)$ 120–360	$121 \pm 116(6)$ 48–820	0.43
КШ	$3.4 \pm 0.3(14)$ 2.2–8.3	$4.6 \pm 0.7(8)$ 2.5–5.7	0.29	$254 \pm 48(13)$ 114–2316	$281 \pm 95(7)$ 117–600	0.75
ПГ	$3.8 \pm 0.4(14)$ 0.9–6.5	$2.8 \pm 0.2(20)$ 1.7–4.7	0.01*	$155 \pm 49(26)$ 9–1000	$73 \pm 23(15)$ 12–765	0.26
КГВ	$5.3 \pm 1.5(10)$ 1.6–8.7	$4.1 \pm 0.6(8)$ 2.8–9.8	0.76	$2725 \pm 747(12)$ 428–5480	$2264 \pm 442(8)$ 713–22500	0.91
КГЦ	$4.2 \pm 0.6(6)$ 2.5–6.4	$4.7 \pm 0.7(8)$ 1.9–9.6	0.65	$162 \pm 148(13)$ 38–1817	$186 \pm 58(8)$ 55–1020	0.79
КГФХ	–	$8.6 \pm 0.9(21)$ 4.8–15.4	–	–	$300 \pm 88(27)$ 81–1680	–

Примечание. ЦО – Центральное Онего; ЮО – Южное Онего; БО – Большое Онего; МО – Малое Онего; ПЗ – Повенецкий залив; ЗЗ – Заонежский залив; УГ – Уницкая губа; ЛГ – Лижемская губа; КШ – Кижские шхеры; ПГ – Петрозаводская губа; КГВ – Кондопожская губа вершина; КГЦ – Кондопожская губа центр; КГФХ – Кондопожская губа форелевые хозяйства. Над чертой – медиана и ее ошибка, в скобках – объем выборки; под чертой – диапазон измеренных значений; “–” – данные отсутствуют, *p* – уровень значимости; “*” – различия достоверны (*p* < 0.05).

губы находилось в пределах олиго-мезотрофии. Причины наблюдаемого изменения требуют дополнительного исследования, поскольку концентрации общего фосфора в эпилимнионе летом не претерпели значительных изменений с 1990-х по 2020-е годы (Калинкина и др., 2019; Zobkov et al., 2022).

Летом 2022 г. в районах Южного Онего и Малого Онего на фоне низких концентраций Хл *a* (табл. 1) были обнаружены пятна “цветения” воды (рис. 1а). Если для Кондопожской губы такое

явление не редкость из-за антропогенной нагрузки в этом районе, то “цветение” воды в открытом плесе обнаружено впервые за 50-летнюю историю исследования планктона Онежского озера. Биомасса цианобактерий в этих пятнах достигала 6.8–36.4 мг/л, численность – 24–130 млн кл./л, хотя по многолетним данным летом в открытом плесе озера показатели фитопланктона в целом не превышают 2.02 мг/л и 2.9 млн кл./мл соответственно. Даже в прибрежных эвтрофируемых участках Кондопожской губы максимальная биомасса фито-

планктона за 30-летний период исследований достигала лишь 17.7 мг/л, численность – 9 млн кл./м.¹ Биомасса цианобактериального сообщества в пятнах “цветения” на 60–90% была представлена цианобактерией *Dolichospermum flos-aquae* (Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & Komárek, потенциально способной к выработке цианотоксинов. Выявленные пятна “цветения” могут свидетельствовать о кратковременных реакциях фитопланктона Онежского озера на потепление климата, имеющих на данном этапе обратимый характер. Открытый плес озера характеризуется высокой гидродинамической активностью, наличием постоянных ветровых течений (Экосистема..., 1990), которые могли вынести скопления фитопланктона из прибрежных вод. Например, для озер Байкал (Пислегина и др., 2011) и Шира (Толмеев и др., 2022) уже доказана возможность горизонтального переноса планктона на большие расстояния за счет ветровых течений.

Пятна “цветения” были обнаружены в условиях значительного прогрева воды в открытом плесе озера, температура которого достигала 19–20°C. Эти показатели на 4–5°C превышали среднемесячные значения температуры поверхности воды Онежского озера для июля в 1970–1980-х гг. (Экосистема..., 1990). К настоящему времени по эмпирическим данным доказано увеличение температуры поверхности воды в прибрежной части Онежского озера на 2.2°C за 1959–2014 гг. (Диагноз..., 2020), по спутниковым данным в глубоководной части температура воды возросла на 1.6°C за период 1991–2011 гг. (Woolway, Merchant, 2018).

В настоящее время значимый тренд повышения температуры поверхности воды выявлен во многих больших глубоких озерах Северного полушария, в частности, в Ладожском, Байкал, Вашингтон, Тахо, Боденском, Женевском, Гарда, Великих Американских озерах (Winder, Schindler, 2004; Shimoda et al., 2011; Izmet'eva et al., 2016; Диагноз..., 2020). В этих озерах наблюдается смещение фенологических фаз развития биоты на более ранний период (Winder, Schindler, 2004; Shimoda et al., 2011). В оз. Байкал выявлены изменения размерно-структурной организации весеннего фитопланктона с увеличением доли мелкоклеточной диатомеи *Synedra acus* subsp. *radians* (Kütz.) Skabitsch. (Bondarenko et al., 2019), а также вертикальной структуры планктона в связи с сокращением мощности эпилимниона, что может повлиять на трофическую сеть озера (Hampton et al., 2014). Кроме того, в оз. Байкал отмечено возрастание концентрации летнего Хл *a* на 46% за период 1977–2003 гг. (Izmet'eva et al., 2016). Среди Великих Американских озер только в оз. Верхнем, которое не испытывает антропогенной нагрузки и влияния инвазивных видов, изменения в фитопланктоне связывают с потеплением климата. В этом озере отмечены тенденции к возрастанию

численности весеннего фитопланктона, а летом – увеличение видов *Cyclotella* spp., но не численности (Reavie et al., 2014). Напротив, в оз. Тахо зафиксировано увеличение численности *Cyclotella* spp. без увеличения видовой разнообразия (Winder et al., 2009). Таким образом, в силу инертности большого объема водных масс, в больших и глубоких водоемах Северного полушария в настоящее время наблюдаются первые признаки реакции биоты на потепление климата.

Сапрофитные бактерии. Сапрофитная микрофлора в верхнем слое воды в настоящее время характеризуется слабым развитием на всей акватории Онежского озера (табл. 1, рис. 16). По медианным значениям количества сапрофитных бактерий (≤ 300 КОЕ/мл) онежская вода относится к ксеносапробным и β -олигосапробным, т.е. к очень чистым водам (Оксиюк и др., 1993). Исключение – вершинный участок Кондопожской губы, куда поступают сточные воды Кондопожского ЦБК, и вода обогащается органическим веществом и аллохтонной микрофлорой. По уровню развития сапрофитных бактерий (медиана 2264 КОЕ/мл) этот участок губы соответствует β -мезосапробным водам.

Критерий Манна–Уитни, примененный для сравнения обилия сапрофитных бактерий в 1992–2010 гг. и 2016–2022 гг., не выявил значимых различий между двумя периодами ни в одном из изученных районов озера. За последние 30 лет их количество в Онежском озере остается стабильно низким, хотя медианные значения количества сапрофитных бактерий иногда в эти два периода различаются в 2–4 раза. Такое различие медиан определяется или малой выборкой (Малое Онего), или высокой вариабельностью количества сапрофитных бактерий (Южное Онего). Южное Онего характеризуется небольшой глубиной (средняя 13.6 м), поэтому здесь не всегда формируется устойчивая температурная стратификация, т.е. сохраняется возможность перемешивания воды до дна.

Низкий уровень развития сапрофитных бактерий почти на всей акватории озера определяется небольшим количеством легкоминерализуемого органического вещества в воде, определяемого по БПК₅ – 0.5–0.9 мг О₂/л (Zobkov et al., 2022). В Кондопожской губе, где отмечено повышенное количество сапрофитных бактерий, величина БПК₅ увеличивается до 1.3–2.6 мг О₂/л (Zobkov et al., 2022). Легкоминерализуемое органическое вещество в общем содержании углерода в воде Онежского озера не превышает 10% (Теканова, 2012). В целом вода характеризуется высоким содержанием общего органического углерода преимущественно гумусовой природы, летние концентрации которого на акватории озера варьируют в пределах 5.1–17.4 мг С/л (Zobkov et al., 2022). Ор-

ганический углерод в Онежском озере находится, главным образом, в растворенной форме. Так, по нашим данным, концентрации растворенного органического углерода летом 2022 г. были близки к содержанию общего органического углерода в 2019–2020 гг. (Zobkov et al., 2022). В открытом плесе озера (Центральное и Южное Онего, залив Большое Онего, Повенецкий залив) медианное значение растворенного органического углерода составляло 6.5 ± 0.1 (пределы 5.9–7.1) мг С/л, $n = 8$, в приустьевых участках озера – достигало 8.3 ± 0.1 (пределы 7.3–9.6) мг С/л, $n = 12$.

За период 1992–2018 гг. в Онежском озере произошло значимое увеличение содержания гумусовых веществ по индикаторным показателям – цветности воды (на 17 град), общему железу (в 3.5 раза) и углекислому газу (в 2.5 раза) в воде заливов в результате потепления климата (Калинкина и др., 2019; Kalinkina et al., 2020). Тем не менее, уровень развития сапрофитных бактерий не претерпел значимых изменений (табл. 1). Гумусовые органические вещества трудно поддаются бактериальному разрушению. Установлено, что водные бактерии могут потреблять лишь 15% гумусовых веществ (Tranvik, 1998).

Выводы. Исследования Онежского озера в 2016–2022 гг., проведенные в период летней температурной стратификации, показали, что по содержанию Хл *a* и количеству сапрофитных бактерий водоем на основной акватории сохраняет прежнее олиготрофное состояние и высокое качество воды (ксено- и β-олигосапробные воды). Повышенный трофический уровень и более низкое качество воды отмечены лишь в Кондопожской губе. Количество сапрофитных бактерий в вершинной части залива, принимающей сточные воды ЦБК, характеризует ее как β-мезосапробную удовлетворительной чистоты. В районе расположения форелевых садков концентрации Хл *a* достигают уровня β-мезотрофных экосистем. Реакция фитопланктона на аномально высокую температуру воды (19–20°C) в июле 2022 г. проявилась в виде пятен “цветения” цианобактерий с доминированием *Dolichospermum flos-aquae* в открытом плесе озера, которые были зафиксированы впервые за 50-летний период наблюдений. Механизм формирования этих пятен в олиготрофном водоеме требует дополнительных исследований. Возрастание в воде заливов гумусовых веществ в результате потепления климата не отразилось на микробиологических показателях сапробности воды. Гумусовые вещества трудно минерализуются и медленно поддаются бактериальному разложению. В целом, реакция экосистемы Онежского озера на антропогенные и климатические изменения на данном этапе ее функционирования носит локальный характер. До настоящего времени природное состояние основной акватории Онежского озера сохраняется, с одной

стороны, за счет холодноводности, препятствующей быстрому нарастанию биомассы планктона, с другой – за счет большого объема водных масс, определяющего большие потенциальные возможности самоочищения экосистемы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи выражают глубокую благодарность А.В. Толстикovu и А.П. Георгиеву за помощь в организации работ и О.В. Дерусовой за помощь в оцифровке карт-схем (Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института водных проблем Севера Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Водоросли, вызывающие “цветение” водоемов Северо-Запада России. 2006. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Диагноз и прогноз термогидродинамики и экосистем великих озер России. 2020. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Калинкина Н.М., Теканова Е.В., Ефремова Т.В. и др. 2021. Реакция экосистемы Онежского озера в весенне-летний период на аномально высокую температуру воздуха зимы 2019/2020 годов // Изв. РАН. Сер. геогр. Т. 85. № 6. С. 888. <https://doi.org/10.31857/S2587556621060078>
- Калинкина Н.М., Теканова Е.В., Сабылина А.В., Рыжиков А.В. 2019. Изменения гидрохимического режима Онежского озера с начала 1990-х годов // Изв. РАН. Сер. геогр. № 1. С. 62. <https://doi.org/10.31857/S2587-55662019162-72>
- Китаев С.П. 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. 1989. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука.
- Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. 1993. Комплексная экологическая классификация поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62.
- Пислегина Е.В., Шапов К.С., Измestьева Л.Р. 2011. Влияние ветров на обилие планктона в период прямой термической стратификации 2009 г. в Южном Байкале (р-н пос. Большие Коты) // Изв. Иркутского гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. Т. 4. № 1. С. 67.
- Сярки М.Т., Фомина Ю.Ю. 2019. Зоопланктон Онежского озера, его центрального плеса и залива Большое Онего в различные по температурному режиму годы // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 9. С. 104. <https://doi.org/10.17076/lim982>
- Теканова Е.В. 2012. Вклад первичной продукции в содержание органического углерода в Онежском озере // Биология внутр. вод. № 4. С. 38.

- Толмеев А.П., Дубовская О.П., Кравчук Е.С. и др. 2023. Горизонтальные неоднородности функционирования фито- и зоопланктона в озере с ветровыми течениями // Биология внутр. вод. № 2. С. 196. <https://doi.org/10.31857/S0320965223020249>
- Федоров В.Д. 1979. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Наука.
- Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. 1990. Л.: Наука.
- Bondarenko N.A., Ozersky T., Obolkina L.A. et al. 2019. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal, Russia // *Limnologia*. V. 75. P. 19. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.01.002>
- Hampton S.E., Gray D.K., Izmet'eva L.R. et al. 2014. The rise and fall of plankton: long-term changes in the vertical distribution of algae and grazers in Lake Baikal, Siberia // *PLoS ONE*. V. 9(2). e88920. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088920>
- Izmet'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. et al. 2016. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal // *J. Great Lakes Res.* V. 42. P. 6. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.11.006>
- Jenny J.-Ph., Anneville O., Arnaud F. et al. 2020. Scientists' Warning to Humanity: Rapid degradation of the world's large lakes // *J. Great Lakes Res.* V. 46 P. 686. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.05.006>
- Kalinkina N., Tekanova E., Korosov A. et al. 2020. What is the extent of water brownification in Lake Onego, Russia? // *J. Great Lakes Res.* V. 46. Iss. 4. P. 850. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.02.008>
- Niinemets Ü., Kahru A., Mander Ü. et al. 2017. Interacting environmental and chemical stresses under global change in temperate aquatic ecosystems: stress responses, adaptation, and scalin // *Reg. Environ. Change*. V. 17. P. 2061. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1196-3>
- North R.P., Livingstone D.M., Hari R.E. et al. 2013. The physical impact of the late 1980s climate regime shift on Swiss rivers and lakes // *Inland Waters*. V. 3. P. 341. <https://doi.org/10.5268/IW-3.3.560>
- O'Reilly C.M., Sharma S., Gray D.K. et al. 2015. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe // *Geoph. Res. Letters*. V. 42. P. 10773. <https://doi.org/10.1002/2015GL066235>
- Reavie E.D., Barbiero R.P., Allinger L.E., Warren G.J. 2014. Phytoplankton trends in the Great Lakes, 2001–2011 // *J. Great Lakes Res.* V. 40. P. 618. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2014.04.013>
- SCOR-UNESCO Working Group № 17. 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on oceanographic methodology*, 1. Paris: UNESCO.
- Shimoda Y., Azim M.E., Perhar G. et al. 2011. Our current understanding of lake ecosystem response to climate change: what have we really learned from the north temperate deep lakes? // *J. Great Lakes Res.* V. 37. P. 173. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2010.10.004>
- Søndergaard M., Moss B. 1997. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes // *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. V. 131. N.Y.: Springer. P. 115.
- Tikkanen T. Kasviplanktonopas. 1986. Helsinki: Suomen Luonnonsuojelun Tuki Oy.
- Tranvik L.J. 1998. Degradation of dissolved organic matter in humic waters by bacteria // *Aquatic humic substances. Ecology and Biogeochemistry*. Berlin: Springer. P. 259. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03736-2_11
- Winder M., Reuter J.E., Schladow S.G. 2009. Lake warming favours small-sized planktonic diatom species // *Proc. R. Soc. B*. V. 276. P. 427. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1200>
- Winder M., Schindler D. 2004. Climatic effects on the phenology of lake processes // *Global Change Biol.* Iss. 10. P. 1844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00849.x>
- Woolway R.I., Merchant C.J. 2018. Intralake heterogeneity of thermal responses to climate change: A study of large Northern Hemisphere lakes // *J. Geoph. Res.: Atmospheres*. V. 123. P. 3087. <https://doi.org/10.1002/2017JD027661>
- Zobkov M., Zobkova M., Galakhina N. et al. 2022. Data on the chemical composition of Lake Onego water in 2019–2021 // *Data in Brief*. Available online. Accepted 15 March 2022. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2022.108079>

The Current Trophic State and Water Quality of Lake Onego

E. V. Tekanova¹*, N. M. Kalinkina¹, E. M. Makarova¹, and V. S. Smirnova¹

¹Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia

*e-mail: etekanova@mail.ru

The trophic state and water quality of Lake Onego were assessed under climate warming and changes in anthropogenic load over the past 30 years. The water body retains its natural oligotrophic state during the summer stratification according to the concentration of chlorophyll *a*. A small amount of readily mineralizable organic matter in water determines the low level of development of saprophytic bacteria, corresponding to xenosaprobic and β -oligosaprobic waters. Only the Kondopogskaya Bay of Lake Onego is characterized by a higher level of trophy (mesotrophic) and water saprobity (β -mesosaprobic) due to pollution by wastewater from the pulp and paper mill and waste from trout farms. Local “bloom” of cyanobacteria of in the open area of the lake was observed during the anomalous heating of the epilimnion in the summer of 2022 for the first time in the 50-year history of research. The increase in the concentration of humic substances in the water of the bays as a result of climate warming at this stage did not lead to a change in the level of saprophytic bacteria.

Keywords: Lake Onego, chlorophyll *a*, saprophytic bacteria, water “bloom”, climate change, eutrophication

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК [574.583(28):59]:574.532

ОБИЛИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СМЕРТНОСТЬ ГИДРОБИОНТОВ НА РЕЧНОМ УЧАСТКЕ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ПОДОГРЕТЫХ ВОД ГРЭС

© 2023 г. Ю. В. Герасимов^{а, *}, С. Э. Болотов^а, А. И. Цветков^а, Э. С. Борисенко^б

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

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

*e-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.09.2022 г.

После доработки 31.01.2023 г.

Принята к публикации 10.02.2023 г.

Проведен сравнительный анализ таксономического состава, обилия и сезонной динамики плотности зоопланктона и рыб на речном участке Горьковского водохранилища и в р. Шача в зоне влияния сбросных подогретых вод Костромской ГРЭС в вегетационный период (май–ноябрь) 2021 г. В местах максимального прогрева воды наблюдали пониженное видовое богатство, которое, однако, быстро возвращалось к исходным значениям на нижерасположенном участке реки. Летальное действие теплых вод на зоопланктон проявлялось преимущественно в летний период, когда на естественный прогрев реки накладывалось влияние подогретых вод ГРЭС. Осенью отепляющий эффект подогретых вод, наоборот, способствовал лучшей выживаемости организмов. Высокой численности рыбы на исследуемом участке достигали к концу лета, когда подросшая молодь выходила с мелководий. В осенний период отмечено перераспределение рыб и достоверное увеличение численности на участках акватории с подогретой водой по сравнению с фоновыми. Полученные результаты свидетельствуют об отсутствии экологически значимого летального эффекта. Локальные потери планктона быстро компенсируются за счет высоких темпов размножения и короткоцикличности развития беспозвоночных. Летальный эффект воздействия повышенных температур на рыб не отмечен.

Ключевые слова: ГРЭС, тепловое загрязнение, состав зоопланктона, смертность, рыбное население, сезонная динамика плотности, распределение

DOI: 10.31857/S0320965223060116, EDN: KFLKDG

ВВЕДЕНИЕ

Роль температуры как фактора, регулирующего все стороны биологии и экологии пойкилотермных гидробионтов, известна (Kishi et al., 2005; Havens et al., 2014). Это касается и беспозвоночных (Тарра, 1965; Geraldес, Voavida, 2004; Лунева, 2014; Вербицкий и др., 2017; Герасимова и др., 2021), и рыб (Голованов, 2013; Gorlacheva, 2015; Девятков и др., 2017; Мочек, Павлов, 2021). Изучение влияния на зоопланктонные сообщества пресных водоемов комплекса абиотических и биотических факторов привело ряд исследователей к убеждению, что именно температура служит основным структурирующим фактором для этих сообществ, а распределение и сезонная последовательность смены видов Cladocera может быть во многих случаях объяснена различием или изменением температуры воды (Тарра, 1965; Geraldес, Voavida, 2004).

Наиболее сильное воздействие на структуру экосистемы оказывает температура в водоемах-

охладителях (Животова, 2007а, 2007б; Протасов, Силаева, 2012; Лунева, 2014; Девятков и др., 2017). Но водоемы-охладители – технологические водоемы, для которых повышенный температурный фон считается “естественным” и относительно постоянным. По утверждению Животовой (2007а, 2007б), состав и структура зоопланктоценозов водоема-охладителя зависят от режима эксплуатации АЭС и температурного режима и не связаны с их географическим положением и морфометрическими характеристиками. В предложенной автором классификации водоемов-охладителей (Животова, 2007а) они ранжируются исключительно по уровню тепловой нагрузки, зависящей от режима эксплуатации энергетического предприятия.

Термин “тепловое загрязнение”, очевидно, логичнее использовать для естественных водоемов, на участки которых происходит локальный сброс более или менее охлажденных вод из водоемов-охладителей. Таким участкам свойственны

значительные колебания тепловой нагрузки. На них, кроме режима эксплуатации предприятия, в значительной степени влияют и изменения факторов среды: сезонные изменения температуры среды, водности (уровня и проточности), наличие течений, их скорость и направление и т.д.

Один из таких участков – акватория Горьковского водохранилища, куда сбрасываются теплые воды из водоемов-охладителей Костромской ГРЭС. Сброс подогретой воды с двух энергоблоков первой и второй очередей строительства ГРЭС по 300 МВт каждый осуществляется в залив устьевой части р. Шача, образованный за счет подпора реки водой Горьковского водохранилища. Поступление теплой воды в Горьковское водохранилище происходит через естественное устье р. Шача. Сброс воды с энергоблока третьей очереди мощностью 1200 МВт осуществляется через открытый сбросной канал в водоем-охладитель, образованный на переформированном русле р. Кешка и затем по каналу сбрасывается на речной участок Горьковского водохранилища выше по течению от устья р. Шача.

Цель работы – дать сравнительный анализ таксономического состава, обилия и сезонной динамики плотности зоопланктона и рыб на речном участке Горьковского водохранилища и в р. Шача в зоне влияния сбросных подогретых вод Костромской ГРЭС.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводили на речном участке Горьковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС (рис. 1) ежемесячно в вегетационный период (май–ноябрь) 2021 г.

Во время проведения исследований энергоблок третьей очереди мощностью 1200 МВт периодически отключался, соответственно, поступление подогретой воды в Горьковское водохранилище из водоема-охладителя в р. Кешка происходило эпизодически. Поэтому данные по сезонной динамике были получены только на участке сброса подогретой воды из водоема-охладителя в устьевой части р. Шача на речной участок Горьковского водохранилища и от устья р. Шача вверх по ее руслу на расстояние 3 км до верхней границы влияния теплых вод Костромской ГРЭС (рис. 1).

Температура. Для измерения характеристик полей поверхностных температур использовали кондуктометр “Марк-603” (ООО “Взор”, <https://vzor.nn.ru>, точность измерения $\pm 0.3^\circ\text{C}$), подключенный к микрокомпьютеру на базе RK3399(2018) (<https://wiki.radxa.com/Rock4>) с приемником GPS. Интервал измерения одна минута.

Для получения общей картины распределения температуры поверхностных слоев воды в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС ис-

пользовали данные со спутников Landsat-8 с разрешением 100 м в пикселе (<https://apps.sentinel-hub.com/eo-browser>) (рис. 2). Эти данные хорошо согласовались с данными наших измерений температуры воды, проводимых в аналогичный период с точностью до $\pm 1^\circ\text{C}$.

Измерения на глубинных профилях стандартных станций проводили при помощи многопараметрического ручного зонда YSI EXO2 (<https://www.ysi.com/exo2>, USA, точность измерения $\pm 0.01^\circ\text{C}$) в режиме автоматического зондирования с временным интервалом 1 с, путем постепенного равномерного опускания зонда на тросе.

Зоопланктон. Пробы зоопланктона отбирали ежемесячно на семи станциях: ст. 1 и 4 – фоновые станции водохранилища, выше сброса подогретых вод; ст. 2 и 5 – непосредственно в потоке теплой воды на устьевых участках сбросных каналов; ст. 3 и 6 – в акватории водохранилища ниже по течению от мест поступления теплой воды (рис. 1). Также исследования проводили на ст. 7 – верховья зоны стабильного подпора устьевой области р. Шача, где преобладает естественный термический режим, но периодически могут поступать теплые воды. Несмотря на это, авторы рассматривают ст. 7 как фоновую, поскольку, как показано далее, планктон ее вод отвечает особенностям сообществ, свойственным устьевым областям рек с природным экологическим режимом: высокое видовое богатство, специфический таксономический состав, повышенные обилие и продуктивность, низкие, относительно импактных участков, показатели смертности (Гидроэкология..., 2015).

Зоопланктон собирали планктоботометром Дьяченко–Кожевникова (объем 5 л) в столбе воды от поверхности до дна с последующим процеживанием через сито с размером ячеек 64 мкм. Для характеристики летального действия повышенной температуры воды на зоопланктон оценивали смертность планктонных животных методом прижизненного окрашивания (Семенова, 2010). Для этого свежееотобранную пробу зоопланктона количественно переносили и в течение 15 мин выдерживали в стейнере с 7.5%-ным раствором анилинового голубого красителя. Затем окрашенную таким способом пробу отмывали от красителя профильтрованной через ситоткань водой и фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб зоопланктона проводили по стандартной методике (Методика..., 1975).

Зоопланктон оценивали по видовому богатству, удельному разнообразию (Sp) – среднему числу видов в одной пробе, численности (N), биомассе (B) и суточной продукции ($P_{\text{сод}}$). При характеристике видовой структуры сообществ к доминантам относили виды с относительным обилием (по численности и биомассе) $\geq 5\%$. Оценку экологического состояния речных вод давали на

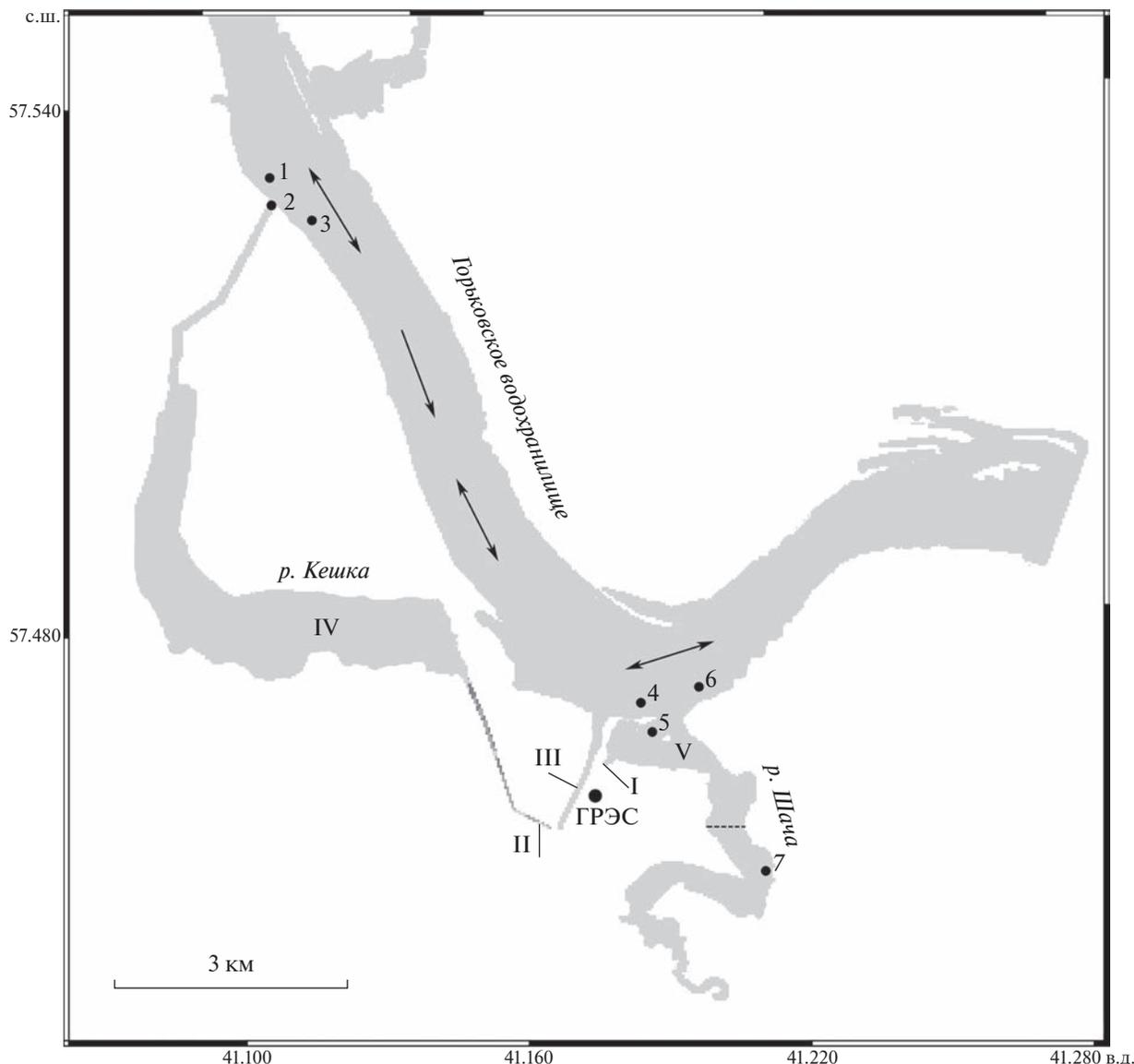


Рис. 1. Район исследований. I – сбросной канал 1, II – сбросной канал 2, III – водозаборный канал, IV – водоем-охладитель (русло р. Кешка), V – водоем-охладитель (устье р. Шача); 1–7 – номера станций отбора планктонных проб. Стрелкой обозначено направление течения, двойными стрелками – места траления, пунктиром – место постановки сетей.

основе индекса сапробности S , рассчитанному по методу Пантле–Букк в модификации Сладечека (Sladecsek, 1973). Экологические параметры зоопланктона рассчитывали с использованием модуля экологического анализа сообществ пресноводного зоопланктона “FW-Zooplankton”, разработанного в Институте биологии внутренних вод РАН и зарегистрированного в системе РОСПАТЕНТа. Всего собрано, обработано и проанализировано 46 проб зоопланктона.

Рыбы. Плотность и распределение рыб исследовали при помощи малогабаритного многолучевого научно-исследовательского комплекса “PanCor” (ООО “Промгидроакустика”, Россия), установлен-

ного на моторной лодке. Эхосъемку проводили в светлое время суток в режиме вертикального зондирования водной среды равномерными пилообразными галсами от берега к берегу на постоянной скорости моторной лодки (~5 км/ч). Съёмку начинали выше места сброса подогретой воды и заканчивали ниже.

Обследовали три участка: в районе сброса воды третьего энергоблока, в районе устья р. Шача и участок р. Шача от устья и вверх по течению на расстояние 2.3 км до границы влияния теплых вод Костромской ГРЭС. Наблюдения проводили в безледный период с мая по ноябрь один раз в месяц.

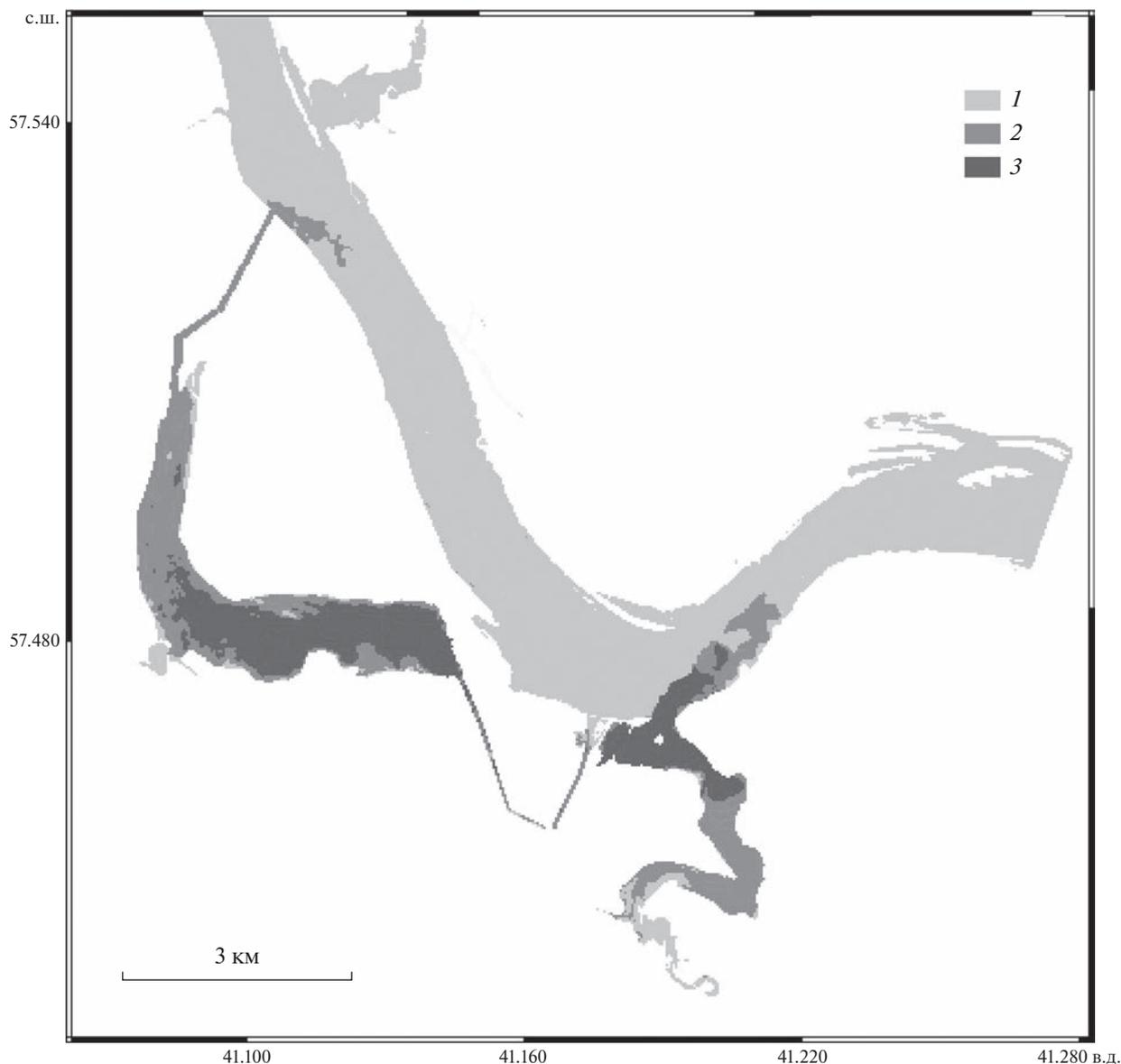


Рис. 2. Температура воды ($^{\circ}\text{C}$) на участке Горьковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС в период максимального прогрева в июле (31.07.2021 г.). Данные со спутников Landsat-8 с разрешением 100 м в пикселе (<https://apps.sentinel-hub.com/eo-browser/>): 1 – (19–21 $^{\circ}\text{C}$); 2 – (21–24 $^{\circ}\text{C}$); 3 – (24–29 $^{\circ}\text{C}$).

В результате эхометрических съемок акваторий строили карты-планшеты пространственного распределения рыбы на обследованных участках, определяли плотности скоплений рыб за каждые 100 посылок гидроакустических сигналов и осуществляли аппроксимацию плотностей распределения рыб в акватории методом “кригинга” (Surfer8, 2000) с линейной моделью вариограммы. Определяли распределение плотности рыб, среднюю плотность скоплений и общую численность рыбного населения на исследуемых участках. По значениям силы цели рыб строили гистограммы размерного состава рыб.

Видовой состав рыб определяли по траловым уловам при тралении разноглубинным тралом с научно-исследовательского судна Института биологии внутренних вод РАН “Академик Топчиев”. Траления проводили на трех траловых станциях в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС (рис. 1) в направлении против течения. Рыбу отлавливали с помощью пелагического трала со следующими параметрами: горизонтальное раскрытием – 17 м, вертикальное раскрытие – 1.8 м, ячея в кутке – 4 мм. Длина ваеров 75 м, продолжительность траления 10 минут, скорость судна ~4.5 км/ч.

На каждой станции проводили два траления: одно — в поверхностном слое, второе — на горизонтах от 2 до 6 м в зависимости от вертикального распределения рыб, которое оценивали по данным гидроакустики. На мелководье акватории Горьковского водохранилища в р. Шача рыб отлавливали порядком из разноячейных жаберных сетей с диапазоном размера ячеек от 16 до 50 мм.

Статистика. Для характеристики статистической неопределенности выборочных средних методом непараметрического бутстрепа (алгоритм *BCa*, 9999 пермутаций) рассчитывали их 95%-ные доверительные интервалы. Статистические различия экологических параметров сообществ оценивали на основе непараметрического аналога дисперсионного анализа — *H*-критерия Краскела—Уоллиса, апостериорные сравнения групповых средних выполняли с применением *U*-критерия Манна—Уитни. Статистическую оценку различий в распределении плотностей рыб на отдельных участках акватории определяли с использованием непараметрического критерия Колмогорова—Смирнова (*K-S statistic*). Статистически значимыми принимали различия при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Температура. На речном участке Горьковского водохранилища доминирует стоковое течение со скоростью 0.05–0.08 м/с. Участки сброса подогретой воды находятся друг от друга на расстоянии 8.5 км (рис. 1, рис. 2). Спутниковые данные по распределению температуры поверхностных слоев воды в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС, полученные в период максимального прогрева водной массы в июле показали, что отопляющий эффект от сбросных вод не распространяется на стрижневую часть русла и пойму левого берега (рис. 2). Это соответствовало данным наших измерений на участке, примыкающем к устью р. Шача (рис. 3). Теплые воды распространялись вниз по течению по правобережной пойме.

Подогретая вода в системе р. Шача — устьевой участок р. Шача, преобразованный в водоем охладитель, — участок Горьковского водохранилища, куда поступает частично охлажденная вода из устьевого участка р. Шача, распределялась от устьевой части р. Шача вверх (по участку подпора реки водой Горьковского водохранилища) на расстояние до 3 км и вниз по течению речного участка Горьковского водохранилища (по правой пойме) на расстояние до 2 км (рис. 2, рис. 3).

Подогретая вода в системе р. Кешка — участок русла р. Кешка, преобразованный в водоем-охладитель (сбросной канал), поступает на участок акватории Горьковского водохранилища, более

охлажденной, чем из р. Шача, и распространяется вниз по течению на расстояние <1 км (рис. 2).

Во все сезоны разница между температурой сбросной воды и фоновой температурой была >10°C. Температура воды, поступающей на участок Горьковского водохранилища через естественное устье р. Шача, превышала фоновую температуру на 6–8°C. Температура воды в р. Шача на расстоянии 3 км от устья отличалась от фоновой на 2–2.5°C, что подтверждают данные спутника (рис. 2) и наши измерения (рис. 3).

Зоопланктон. В период исследований в 2021 г. зоопланктон Горьковского водохранилища в зоне влияния Костромской ГРЭС представляли 114 таксонов. Основу видового богатства формировали коловратки (69 видов), меньшим разнообразием характеризовались планктонные ракообразные — 45 видов, из них ветвистоусых раков — 33 вида, веслоногих — 12.

Видовой состав планктона типичен для водоемов бассейна Средней Волги, отличается высокой представленностью широко распространенных всесветных и бореально-арктических элементов. В экологическом отношении разнообразие беспозвоночных характеризуется значительной долей зарослевых форм (коловратки родов *Cephalodella*, *Colotheca*, *Dicranophorus*, *Euchlanis*, *Lecane*, *Mytilina*, *Trichocerca*, ракообразные сем. *Daphniidae*, подсем. *Chydorinae*, *Sida crystallina*) и мейобентосных (коловратки отряда *Bdelloida*, *Notommata cyrtopus*, *Proales decipiens*, ветвистоусые раки подсем. *Aloninae*, *Ilyocryptus sordidus*, *Leydigia leydigi* и др., копепода *Paracyclops fimbriatus*).

В составе сообществ отмечено 30 видов-индикаторов мезоэвтрофных вод — коловратки *Anuraeopsis fissa*, *Brachionus angularis*, *B. calyciflorus*, *B. diversicornis*, *B. quadridentatus*, *B. urceus*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *K. testudo*, *Polyarthra euryptera*, *P. major*, *Pompholyx sulcata*, *Trichocerca (D.) similis*, *T. (D.) tenuior*, *T. capucina*, *T. cylindrica*, *T. elongata*, *T. longiseta*, *T. mucosa*, *T. pusilla*, *T. rattus*, *T. stylata*, *T. pocillum*, *Trichotria truncata*, ракообразные *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia cucullata*, *Thermocyclops crassus*.

Среди планктонных животных регулярной встречаемостью ($P = 80–100\%$) отличались *Keratella quadrata* (93.5%), *Bosmina longirostris* (82.6), *Brachionus angularis* (80.4) и *Keratella cochlearis* (80.4). Сравнительно часто ($P = 50–80\%$) отмечали *Chydorus sphaericus* (78.3%), *Mesocyclops leuckarti* (78.3), *Asplanchna priodonta* (76.1), *Daphnia galeata* (76.1), *Euchlanis dilatata* (73.9), *Bosmina longispina* (73.9), *Synchaeta pectinata* (71.7), *S. tremula* (67.4), *Kellicottia longispina* (56.5), *Polyarthra major* (56.5), *Daphnia cucullata* (50.0), *Thermocyclops crassus* (50.0). Частота встречаемости подавляющего большинства (98 из 114) видов не превышала 50%, что свидетельствует

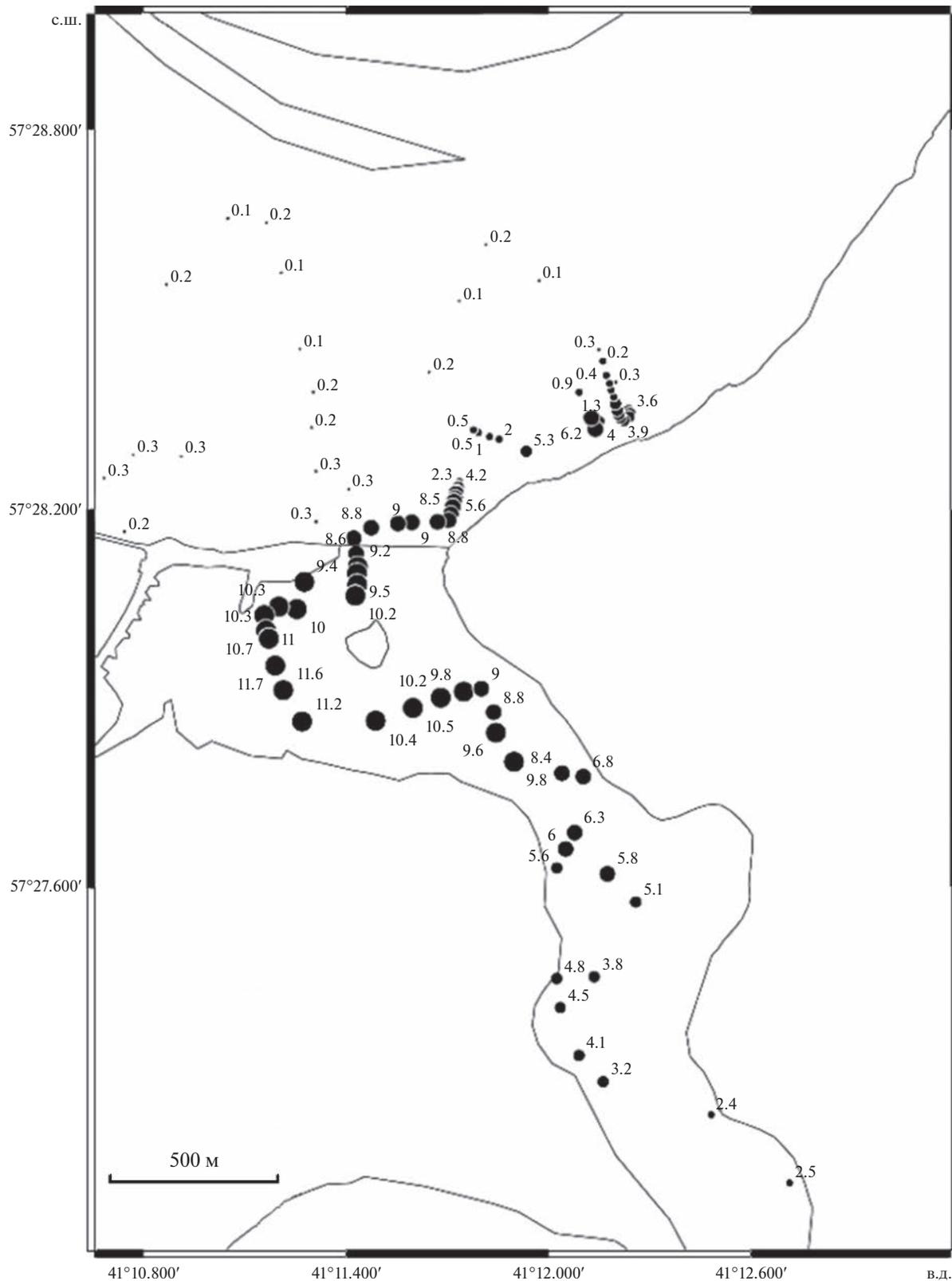


Рис. 3. Распределение температуры в р. Шача и прилегающем участке Горьковского водохранилища в ноябре. Размер кружков пропорционален температуре воды. Рядом с кружками показаны значения температуры ($^{\circ}\text{C}$) в данной точке.

о сильной пространственно-временной изменчивости видовых комплексов планктонных сообществ. Особенно специфичен видовой состав планктона в зоне выпуска подогретых вод. Так, сообщества в зоне сброса теплых вод (ст. 2 и 5) отличаются своеобразным составом и за счет теплолюбивых видов обособляются отдельными фаунистическими кластерами (рис. 4). Аналогичная картина характерна для ст. 7, но ее фаунистическая специфика, по-видимому, связана с природными причинами – естественным прогревом широкой и мелководной устьевой области р. Шача в зоне стабильного подпора. При этом состав планктона в зоне техногенного (ст. 2 и 5) и преимущественно естественного прогрева (ст. 7) схожи только на 49.4–56.2% соответственно.

Наряду с этим, сообщества участков водохранилища, расположенных выше и ниже выпуска подогретых вод, демонстрируют сильное сходство видовых комплексов и выделяются обособленными от прочих кластерами описаний. Это может свидетельствовать об отсутствии значимой трансформации видового состава зоопланктона участков водохранилища, расположенных ниже сброса теплых вод. Аналогичные выводы следуют из анализа видового богатства сообществ (табл. 1). Относительно фоновых участков реки видовое богатство зоопланктона в зоне сброса теплых вод либо возрастает (ст. 2), либо незначительно снижается (ст. 5), но в целом увеличивается на участках ниже водовыпуска.

По показателям количественного развития планктон Горьковского водохранилища в зоне

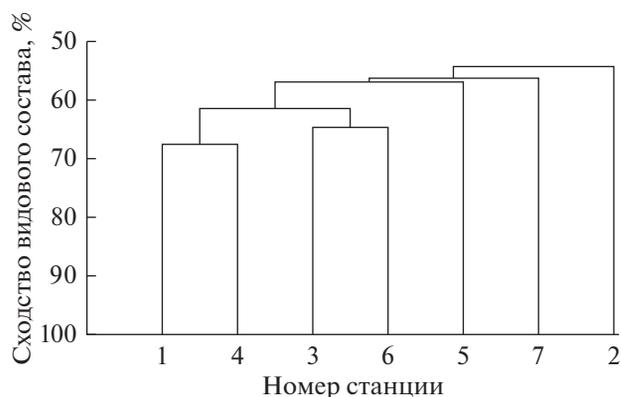


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава зоопланктона в точках его отбора в районе Костромской ГРЭС. Нумерация станций в соответствии с рис. 1.

влияния подогретых вод Костромской ГРЭС демонстрирует своеобразные и разнонаправленные паттерны распределения (табл. 1). В одном случае наблюдается стимулирующее воздействие на планктон в зоне сброса теплых вод (ст. 1–3), в другом – его угнетение относительно фоновых показателей (ст. 4–6). Указанные различия, по-видимому, определяются техногенным режимом сброса подогретых вод ГРЭС (периодический или регулярный, хронический) и интенсивностью их прогрева.

Удельное видовое богатство зоопланктона сравнительно невелико и в среднем было 24.8 ± 1.9 вида на пробу. Количество видов, обнаруженных в одной пробе, увеличивалось с мая (19.4 ± 2.4 вида на

Таблица 1. Показатели сообществ зоопланктона на участке Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС в 2021 г.

Показатель	Станция						
	1	2	3	4	5	6	7
N_{sp}	60	69	69	67	61	68	64
S_p	$\frac{24.8}{20.2-29.5}$	$\frac{26.7}{21.7-31.2}$	$\frac{26.0}{21.0-30.5}$	$\frac{26.7}{20.0-33.1}$	$\frac{22.1}{19.1-24.9}$	$\frac{23.1}{17.6-28.4}$	$\frac{24.9}{21.4-28.1}$
$N_{общ}$	$\frac{51.7}{23.3-81.3}$	$\frac{71.3}{43.2-100}$	$\frac{64.6}{39.7-87.5}$	$\frac{88.1}{28.3-172}$	$\frac{20.7}{16-26.3}$	$\frac{36.2}{17.6-56.2}$	$\frac{139}{54.5-230}$
$B_{общ}$	$\frac{288.5}{144.8-439.9}$	$\frac{549.8}{211.0-945.3}$	$\frac{426.8}{230.9-614.9}$	$\frac{387.3}{180.9-616.6}$	$\frac{133.6}{93.1-172.3}$	$\frac{208.7}{83.5-354.2}$	$\frac{1369.2}{397.8-2396.5}$
$P_{сооб}$	$\frac{23.9}{13.2-34.8}$	$\frac{43.0}{17.1-70.9}$	$\frac{32.2}{19.0-46.6}$	$\frac{32.1}{14.2-53.8}$	$\frac{10.7}{7.4-13.8}$	$\frac{15.2}{6.2-25.9}$	$\frac{81.1}{6.0-163.4}$
S	$\frac{1.52}{1.44-1.59}$	$\frac{1.58}{1.53-1.63}$	$\frac{1.51}{1.48-1.53}$	$\frac{1.52}{1.47-1.56}$	$\frac{1.55}{1.47-1.63}$	$\frac{1.49}{1.45-1.54}$	$\frac{1.51}{1.47-1.55}$

Примечание. Здесь и в табл. 3 N_{sp} – видовое богатство; S_p – уровень удельного разнообразия (видов); $N_{общ}$ – численность, (тыс. экз./м³); $B_{общ}$ – биомасса беспозвоночных, (мг/м³); $P_{сооб}$ – суточная продукция сообществ, кал/(м³ · сут), S – сапробности воды (ед). Над чертой – среднее, под чертой – нижняя и верхняя границы 95%-ного доверительного интервала. Здесь и далее нумерация станций в соответствии с рис. 1.

Таблица 2. Статистическая оценка значимости изменения показателей количественного развития зоопланктона в зоне влияния подогретых вод на основе *H*-критерия Краскела—Уоллиса

Показатель	ст. 1–3				ст. 4–7			
	<i>Sp</i>	<i>N</i> _{общ}	<i>B</i> _{общ}	<i>P</i> _{сооб}	<i>Sp</i>	<i>N</i> _{общ}	<i>B</i> _{общ}	<i>P</i> _{сооб}
Весенне-летний период								
<i>H</i>	1.510	0.269	0.500	0.154	3.358	9.154	9.949	4.919
<i>p</i>	0.466	0.874	0.779	0.926	0.338	0.027	0.019	0.178
Весь вегетационный период								
<i>H</i>	0.667	0.784	1.064	0.737	1.382	5.964	7.725	4.448
<i>p</i>	0.715	0.676	0.587	0.692	0.708	0.113	0.052	0.217

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты влияния подогретых вод при $p \leq 0.05$.

пробу), достигало максимума в июле—августе (30.7 ± 2.4 и 31.6 ± 3.1 соответственно) и снижалось в ноябре (17.0 ± 1.5). Удельное разнообразие планктона в зоне сброса теплых вод на ст. 2 в среднем было выше по сравнению с выше- и нижерасположенными участками реки (26.7 против 24.8 и 26.0 вида на пробу соответственно). Напротив, планктон ст. 5 в зоне сброса подогретых вод характеризовался пониженным удельным разнообразием относительно выше- и нижерасположенных участков реки (22.1 вида на пробу против 26.7 и 23.1 соответственно).

Зоопланктон водохранилища в районе Костромской ГРЭС отличался умеренным обилием со средними значениями численности 67.7 ± 22.3 тыс. экз./м³, биомассы — 484.4 ± 213.4 мг/м³. Сезонная кривая обилия имела бимодальный вид с основным максимумом в июне (пик биомассы — 979.7 ± 622.3 мг/м³) или июле (пик численности — 137.2 ± 84.5 тыс. экз./м³) и меньшим пиком в сентябре (59.3 ± 20.8 тыс. экз./м³ и 361.2 ± 164.8 мг/м³). Планктон в зоне влияния подогретых вод на ст. 2 был более обильным (в среднем 71.3 тыс. экз./м³ и 549.8 мг/м³), чем на выше- (51.7 тыс. экз./м³ и 288.5 мг/м³) и нижележащих (64.6 тыс. экз./м³ и 426.8 мг/м³) участках реки. Напротив, обилие беспозвоночных в зоне выпуска теплых вод в р. Шача (ст. 5) было ниже, чем на ст. 4 и 7 с преобладанием естественного термического режима (в 4–6 раз по численности и 3–10 раз по биомассе) и расположенной ниже по течению ст. 6 (в 1.7 раза по численности и 1.6 раза по биомассе). Это указывает на угнетающее для зоопланктона воздействие подогретых вод, сбрасываемых в р. Шача.

Аналогичные черты свойственны для величины продуктивности сообществ. Так, суточная продукция зоопланктона в зоне водовыпуска (ст. 2) в 1.3–1.8 раза превышала таковую на выше- и нижерасположенных участках реки (43.0 против 23.9 и 32.2 кал/(м³ · сут) соответственно). Напротив, перегрев водных масс в зоне сброса теплых вод в р. Шача приводил к снижению продуктивно-

сти сообщества на ст. 5 (до 10.7 кал/(м³ · сут)) относительно фоновых в 3–7.6 раза (32.1 кал/(м³ · сут) на ст. 4 и 81.1 — на ст. 7) и нижележащих — в 1.4 раза (15.2 кал/(м³ · сут) на ст. 6) речных участков. В целом, зоопланктон Горьковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС можно охарактеризовать как умеренно-продуктивный со средними значениями суточной продукции 34.1 ± 15.8 кал/(м³ · сут).

Расчетные оценки индекса сапробности Пантле—Букк, вычисленного по показателям развития зоопланктона, соответствуют верхней границе олигосапробных — нижней границе β-мезосапробных вод. Это соответствует категории чистых — умеренно загрязненных вод. Максимальные значения сапробности регистрировали в зоне сброса подогретых вод (в среднем 1.58 на ст. 2 и 1.55 — на ст. 5), меньшие (1.51–1.52) — на фоновых участках рек, минимальные (1.49–1.51) — на участках ниже сброса теплых вод. Это указывает на локализацию повышенного содержания лабильной органики в зоне выпуска подогретых вод.

Статистическое тестирование эффектов влияния особенностей термического режима на показатели развития зоопланктона выявило достоверные изменения количественных характеристик сообществ подогретых вод в весенне-летний период только для группы станций 4–7, и лишь для показателей численности и биомассы организмов (табл. 2). Это свидетельствует об отсутствии экологически значимых эффектов сброса теплых вод для группы станций 1–3, снижении численности и биомассы (но не разнообразия и продуктивности) планктона для группы станций 4–7.

С целью интегральной оценки негативного воздействия на зоопланктон сбрасываемых подогретых вод проведены дополнительные исследования его смертности методом прижизненного окрашивания анилиновым голубым (табл. 3, рис. 4).

Относительно речных участков с преобладанием природного термического режима (ст. 1, 7) доля мертвого зоопланктона в условиях воздей-

Таблица 3. Сезонная динамика смертности зоопланктона Горьковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС

Месяц	Смертность планктона (%)					
	1	3	4	5	6	7
Май	2.8	6.4	2.0	9.5	4.3	0.4
Июнь	1.3	2.8	0.7	13.3	5.3	1.6
Июль	2.2	6.1	14.7	19.1	6.8	0.8
Август	1.4	0.9	1.7	8.7	1.5	0.9
Сентябрь	1.4	1.5	1.3	4.5	1.3	0.9
Октябрь	0.5	0.1	0.9	1.3	1.1	0.2
Ноябрь	—	—	4.2	1.4	4.6	1.6
Среднее за вегетационный период	$\frac{1.60}{1.03-2.13}$	$\frac{2.97}{1.05-4.88}$	$\frac{1.80}{0.98-2.75}$	$\frac{8.26}{3.97-12.71}$	$\frac{3.56}{2.09-5.10}$	$\frac{0.91}{0.53-1.27}$

Примечание. 1–7 — станции. Над чертой — среднее, под чертой — нижняя и верхняя границы 95%-ного доверительного интервала, “—” — отсутствие данных.

ствия подогретых вод существенно возрастает: в среднем в 1.8 раз для ст. 3, в 2.3 раза — для ст. 4, в 5.7 раз — для ст. 5, в 2.2 раза — для ст. 6. В наибольшей степени летальное действие теплых вод на зоопланктон проявляется в летний период, когда на естественный прогрев реки накладывается влияние подогретых вод ГРЭС. При этом доля мертвого зоопланктона в отдельных случаях может достигать 8.7–19.1%.

Осенью отепляющий эффект подогретых вод, наоборот, способствует лучшей выживаемости организмов планктона, чем в холодных речных водах.

При оценке фонового уровня смертности зоопланктона следует ориентироваться на максимальные значения таковой на ст. 1, не подверженной воздействию подогретых вод ГРЭС. Смертность животных здесь была в среднем $1.6 \pm 0.5\%$ и в течение вегетационного периода не превышала 2.8–3.0%. Эту величину (3%) следует рассматривать как референсное значение смертности, не связанной с хищничеством, при оценивании негативных эффектов на зоопланктон Горьковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС.

Наименьший уровень смертности планктона регистрировали на станциях, не подверженных тепловому воздействию подогретых вод (ст. 1) или подверженных минимально (ст. 7) — в среднем 1.6 и 0.9% соответственно. Более высокие значения смертности отмечали на станциях 3, 4 и 6 (2.9, 1.8 и 3.5% соответственно), максимальные — в зоне сброса теплых вод в р. Шача на ст. 5 (в среднем 8.3%). В отдельных случаях, летом, в период наибольших температур, имело место комбинированное влияние естественного и техногенного прогрева речных вод, вызывающего повышенную гибель планктона. Такую ситуацию наблюдали в

июле на фоновой ст. 4 (выше устьевой области р. Шача), когда в период сильного естественного прогрева в реку дополнительно поступали теплые воды ГРЭС (как прямоотком из сбросного канала с вышерасположенного участка, так и, вероятно, затоком из устьевой области р. Шача). В результате, смертность зоопланктона на этой фоновой станции в июле достигала аномально высокой величины (14.7%), статистически определяемой как выброс. С учетом этого, среднесезонная величина смертности зоопланктона на ст. 4 была 1.8%, что соответствует фоновым значениям.

Для статистической оценки значимости летального воздействия повышенных температур проведено тестирование на основе критерия Краскела–Уоллиса, по которому изменчивость показателя смертности планктона импактных станций, где идет приток подогретых вод, сравнивалась с таковой для участков с естественным термическим режимом или близким к нему (ст. 1, 7) (табл. 4). Результаты расчетов свидетельствуют об отсутствии статистически значимого влияния фактора подогретых вод на величину смертности планктона сбросного канала (ст. 3) и достоверном летальном эффекте повышенных температур в р. Шача (ст. 5, 6).

Результаты апостериорных тестов свидетельствуют о повышенной смертности планктона в низовьях устьевой области р. Шача (ст. 5), которая статистически значимо выше по сравнению со ст. 1 и 7, где преобладает естественный термический режим. Достоверные отличия смертности планктона на ст. 6 (р. Волга, ниже впадения р. Шача) от таковой на ст. 1 и 7 отсутствуют.

Рыбы. В пелагиали исследованного участка Горьковского водохранилища доминировала разновозрастная черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), на кото-

Таблица 4. Статистическая оценка значимости изменения уровня смертности зоопланктона в зоне влияния подогретых вод на основе *H*-критерия Краскела–Уоллиса

Показатель	ст. 1(ф) – ст. 3	ст. 1(ф) – ст. 5 и 6	ст. 7(ф) – ст. 5 и 6
<i>H</i>	0.519	8.769	9.534
<i>p</i>	0.470	0.012	0.008

Примечание. Фоновая станция (ф) – ст. 1 и ст. 7; станция в зоне влияния подогретых вод – ст. 3, 5 и 6. Жирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты влияния подогретых вод при $p \leq 0.05$.

рую приходилось до 86% улова пелагического трала, менее многочисленными в уловах были разновозрастной судак (*Sander lucioperca* (L., 1758)) – 6% и чехонь (*Pelecus cultratus* (L., 1758)) – 3%. Остальную часть улова представляли рыбы из семейства карповых: лещ (*Abramis brama* (L., 1758)), елец (*Leuciscus leuciscus* (L., 1758)), язь (*L. idus* (L., 1758)), густера (*Blicca bjoerkna* (L., 1758)), уклейка (*Alburnus alburnus* (L., 1758)) – 5%.

По данным сетных уловов, в р. Шача при проведении исследований тюлька и чехонь отсутствовали, в основном, встречались карповые с доминированием плотвы, из окуневых преобладал обыкновенный окунь, встречался ерш.

Динамика плотности рыб на исследованной акватории Горьковского водохранилища обусловлена наличием обширных нерестилищ вдоль левого берега данного участка, с которых к концу лета стала выходить подросшая молодежь. Минимальная плотность рыб отмечена в мае: на участке поступления теплой воды из р. Кешка она была 1.5 ± 1.1 экз./га, у устья р. Шача – 36 ± 23 экз./га, в самой р. Шача зарегистрированы самые высокие плотности – 124 ± 54 экз./га, поскольку река в зоне подпора Горьковского водохранилища имеет относительно узкое русло и широкую залитую пойму с обширными нерестилищами фитофильных рыб. Осенью, по мере выхода подросшей молодежи в пелагиаль, плотность рыб на указанных участках возрастала до 1781 ± 1177 , 498 ± 395 и 2871 ± 1323 экз./га соответственно.

На горизонтальное и вертикальное распределение рыб в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС за пределами водоема охладителя в эстуарии р. Шача в значительной степени влияли изменения факторов среды, в первую очередь – фоновая температура воды на речном участке Горьковского водохранилища и в р. Шача (рис. 5). На рис. 5а представлена эхограмма распределения рыб в акватории р. Шача в июне. Моторная лодка с установленным на ней эхолотом пересекала реку от берега до берега пилообразными галсами. На данной эхограмме показано четырехкратное последовательное пересечение русла р. Шача на верхнем участке подпорной зоны реки. В этот период в нижнем слое воды в русле реки протекали стоковые воды с естественными температурами ($\sim 15^\circ\text{C}$), а по поверхности распро-

странялись теплые сбросные воды Костромской ГРЭС ($\sim 18^\circ\text{C}$). В этих условиях рыбы избирали теплый поверхностный слой. В конце июля на этом же участке, когда фоновые температуры достигли летних значений ($\sim 24^\circ\text{C}$), а сбросные воды превышали их на 2–4°C, вертикальное распределение рыб стало более равномерным по всей толще (рис. 5б). В это же время на участке реки, куда поступала вода с более высокой температурой (до 32°C), рыба предпочитала находиться в нижних горизонтах, где температура воды была более умеренной (рис. 5в). Картина вертикального распределения рыб, наблюдавшаяся в июне, повторилась осенью (рис. 5г), когда в нижние горизонты стала опять поступать вода с низкими естественными температурами (0.2°C). Скопления рыб в осенний период распределялись в поверхностном слое, в котором распространялась теплая сбросная вода с температурой ($3.2\text{--}4.5^\circ\text{C}$).

Сходное распределение рыб в зависимости от температуры наблюдали и на участке Горьковского водохранилища, примыкающего к устью р. Шача, куда поступала теплая вода из водоема-охладителя в дельте р. Шача. В летний период на фоне летних фоновых температур ($24\text{--}25^\circ\text{C}$) в 500 м от места поступления подогретых вод из водоема-охладителя регистрировали равномерное распределение рыб по глубине (рис. 5д). Осенью, когда фоновые температуры снизились до 0.2°C , рыбы на этом же участке избирали верхний четырехметровый слой с температурами $\sim 4^\circ\text{C}$ (рис. 5е).

Горизонтальное распределение рыб в р. Шача и на участке Горьковского водохранилища, примыкающего к устью р. Шача, как и вертикальное распределение, в значительной степени зависело от сезонной динамики фоновых температур воды.

Отепляющий эффект от сбросных вод, поступающих из водоема-охладителя, в дельте р. Шача не распространяется на стрелневую часть русла и пойму левого берега (рис. 2). Теплые воды поступают вниз по течению по правобережной пойме.

Гидроакустическая съемка на участке Горьковского водохранилища, расположенного ниже устья р. Шачи, через которое происходит сброс отепленной воды из водоема-охладителя, показала, что распределение рыбы по ширине этого участка неравномерно. В центральной части акватории с максимальными глубинами над затоп-

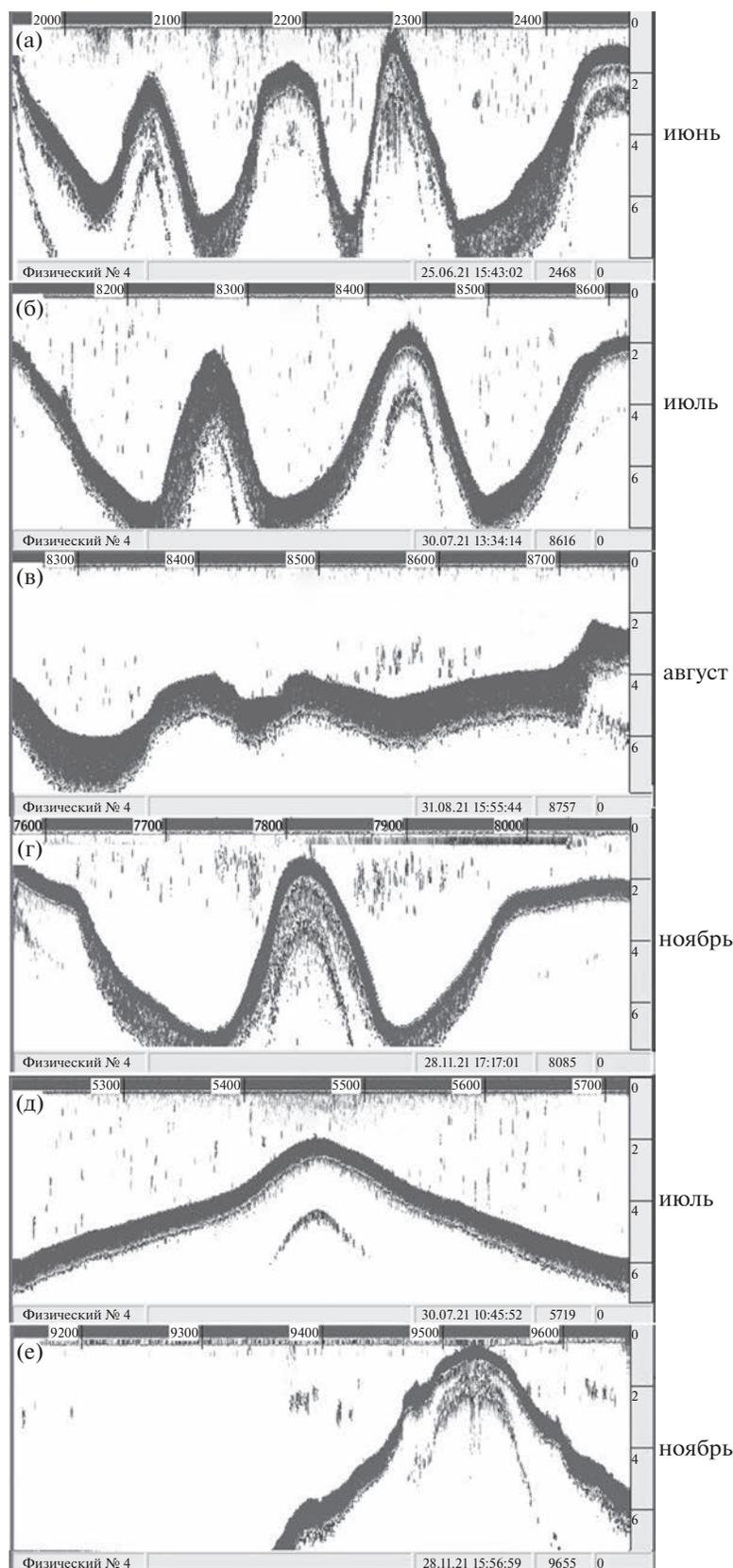


Рис. 5. Вертикальное распределение рыб в акватории р. Шача от верхней границы влияния теплых вод Костромской ГРЭС до устья (а–г) и в акватории участка Горьковского водохранилища, примыкающего к устью р. Шача (д, е) по данным ежемесячных гидроакустических съемок. На вертикальной шкале глубина (м) на обследуемом участке, на верхней горизонтальной шкале количество посылок гидроакустических сигналов с начала съемки, на нижней горизонтальной шкале дата проведения съемки и время съемки на приводимом на рисунке участке. Описание дано в тексте.

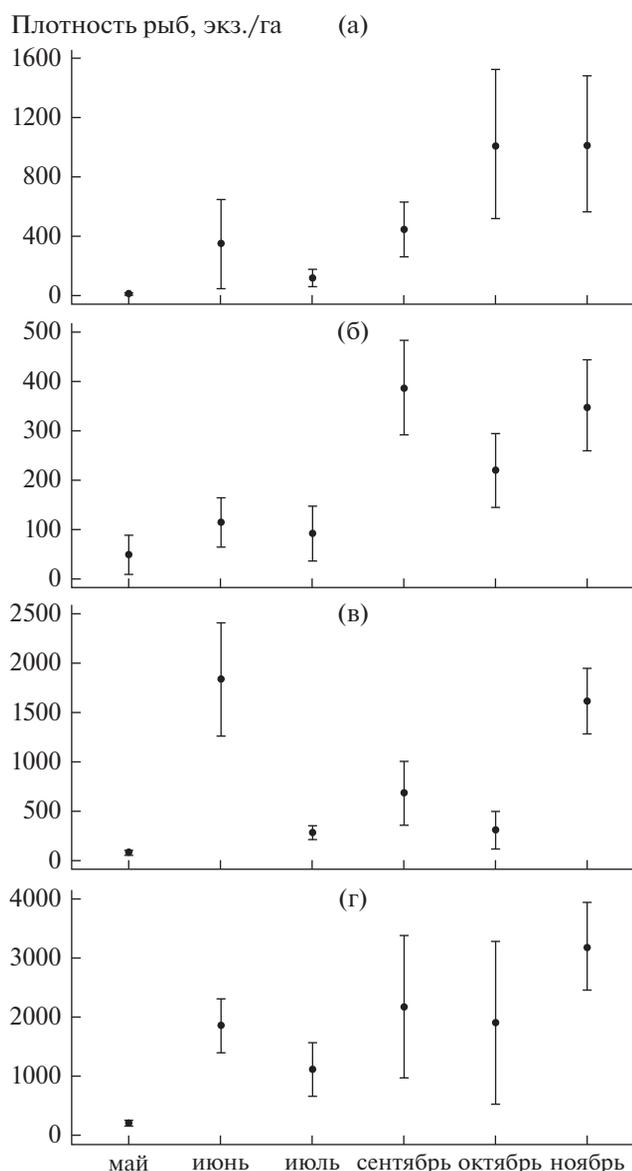


Рис. 6. Динамика плотности рыб в вегетационный период (май–ноябрь) 2021 г. на участке Горьковского водохранилища, примыкающего к устью р. Шача: а – у левого берега ниже дельты, б – у правого берега ниже дельты, в – нижняя часть зоны подпора, г – верхняя часть зоны подпора.

ленным руслом р. Волга доминировали особи размерной группы 30–100 мм, в этих скоплениях преобладала разноразмерная тюлька. В пойме левого берега с июня начала появляться молодь фитофильных видов рыб, которая выходила из мелководных заливов вдоль левого берега, где располагались их обширные нерестилища. При этом в начале лета доминировали особи длиной <30 мм, к осени подросшая молодь была представлена в скоплениях самой многочисленной размерной группой 30–50 мм. В период с мая по сентябрь за счет этой молоди плотность рыб была достоверно

выше у левого берега, куда не распространяется тепляющий эффект, – 562 ± 486 экз./га, у правого берега она была гораздо ниже – 61 ± 45 экз./га ($K-S$ statistic = 3.16, при $p < 0.05$) (рис. 6). В октябре плотности сравнялись – 265 ± 137 и 243 ± 138 экз./га соответственно. В ноябре, когда фоновые температуры воды снизились до 0.1°C , а на участке ниже впадения р. Шача за счет поступления теплой воды они были выше фоновых на $3\text{--}6^\circ\text{C}$ (рис. 3), плотность рыб на теплом акватории у правого берега достоверно превышала (1400 ± 1122 экз./га) таковую в пойме у левого берега (71 ± 41 экз./га) ($K-S$ statistic = 1.56, $p < 0.05$). Доминировали особи размером 30–50 мм и 50–100 мм.

На акватории р. Шача в пределах зоны подпора были выделены два участка – нижний, который выполняет функцию водоема-охладителя Костромской ГРЭС и верхний, куда распространяется остывающая сбросная вода (рис. 2, рис. 3). В летний период до 50% рыбного населения представляла молодь с речных нерестилищ размером <30 мм. Она появилась в июне, и ее распределение по участку подпора реки было относительно равномерным. Средняя численность на нижнем и верхнем участках достоверно не различалась – 2417 ± 1158 и 2100 ± 904 экз./га ($K-S$ statistic = 0.56, $p = 0.78$) (рис. 6). Однако в июле при прогреве воды на нижнем участке $>31^\circ\text{C}$ наблюдали перераспределение рыб по акватории реки. Численность рыб на нижнем участке стала достоверно ниже, чем на верхнем, – 284 ± 145 и 1339 ± 472 экз./га соответственно ($K-S$ statistic = 2.06, $p < 0.05$). К осени подросшая молодь перешла в размерную группу 30–50 мм, из рыб старшего возраста доминировали особи размером 50–100 мм. Подобная картина распределения рыб на этих участках сохранилась и в сентябре (685 ± 654 и 2413 ± 1044 экз./га) ($K-S$ statistic = 1.62, $p < 0.05$) и в ноябре (309 ± 390 и 2148 ± 2834 экз./га) ($K-S$ statistic = 2.37, $p < 0.05$). В ноябре, при снижении фоновой температуры до 0.2°C , численность рыб на этих участках повысилась. В верхней части нижнего участка, где температура достигала 10°C она увеличилась до 1614 ± 671 экз./га. На верхнем участке, где температура была ниже – от 5 до 2.5°C численность достигла 3638 ± 2091 экз./га ($K-S$ statistic = 1.92, $p < 0.05$). Динамика общей плотности рыб в реке обусловлена миграционным поведением, и в первую очередь – покатыми миграциями ранней молоди наиболее многочисленной части рыбных скоплений в реке.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Зоопланктон Горьковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС имеет сравнительно богатый таксономический состав с преобладанием видов всеветного и бо-реально-арктического распространения, харак-

теризуется повышенной долей фитофильных и планктобентосных форм. Значимая компонента фауны (25% таксономического списка) представлена видами, тяготеющими к мезоэвтрофным водам. Зоопланктон в зоне сброса подогретых вод отличается своеобразным таксономическим составом и в некоторых местах (низовья устьевой области р. Шача) пониженным видовым богатством, которое, однако, быстро возвращается к исходным значениям на нижерасположенном участке реки.

В отношении количественных параметров (видовое богатство, удельное разнообразие, численность, биомасса, продукция) сообщества демонстрируют разнонаправленную реакцию на приток теплых вод. В одном случае (сбросной канал р. Кешка, куда слабоподогретые воды ГРЭС поступают периодически) наблюдается тенденция к стимулирующему воздействию на планктон, во втором (низовья устьевой области р. Шача, где осуществляется хронический сброс сильно прогретых вод) — его угнетению относительно фоновых показателей.

Данные статистического анализа свидетельствуют об отсутствии экологически значимых эффектов сброса теплых вод для планктона сбросного канала (ст. 1–3), угнетающем влиянии в отношении снижения численности и биомассы (но не разнообразия и продуктивности) планктона низовий устьевой области р. Шача (ст. 4–7). В последнем случае угнетение планктона в водоем-приемнике р. Шача носит сезонный характер: проявляется в весенне-летний период и сглаживается осенью. Однако, учитывая высокие темпы размножения и короткоцикличность развития беспозвоночных планктона, эти потери быстро компенсируются.

В условиях воздействия подогретых вод ГРЭС наблюдается тенденция к увеличению смертности планктона относительно фоновых величин. Летальное действие теплых вод на зоопланктон усиливается в летний период, когда на естественный прогрев реки накладывается влияние подогретых вод ГРЭС. Осенью отепляющий эффект подогретых вод, наоборот, способствует лучшей выживаемости организмов. Результаты статистического анализа указывают на достоверно повышенную относительно референсных значений смертность планктона низовий устьевой области р. Шача. Смертность планктона на других станциях статистически неотличима от таковой на фоновых участках рек Волга и Шача.

В целом, это свидетельствует об отсутствии экологически значимого летального эффекта на планктон проточной водной системы. Протекающая вода с содержащимся в ней планктоном смешивается с теплой водой, сбрасываемой из водоема-охладителя, что приводит к понижению количе-

ственных и качественных показателей дрейфующих организмов. Однако эти показатели быстро возвращаются к исходным значениям на нижерасположенном участке реки, где происходит дальнейшее охлаждение сбрасываемой воды, характерное для речных водоемов-приемников теплой воды (Животова, 2007а). На участках с умеренным прогревом наблюдается тенденция к стимулирующему воздействию на планктон, что отмечают и другие авторы (Мощенко и др., 2011; Хозяйкин, 2011; Зиновьев, 2017; Кривенкова, 2017).

В отличие от планктонных организмов, летальный эффект воздействия повышенных температур на рыб не отмечен. Это связано с более высокой плавательной способностью рыб, позволяющей им избегать неблагоприятные температурные воздействия.

В отличие от водоемов-охладителей озерного типа, где в относительно замкнутых и устойчивых условиях формируется специфический ихтиоценоз (Лунева, 2014; Gorlacheva, 2015; Горлачева, Афонин, 2017; Девятков и др., 2017), в речных водоемах, куда поступает подогретая вода из водоемов-охладителей, тепловое воздействие носит локальный характер и проявляется в непосредственной близости к выпускам отепленных вод. В таких водоемах ихтиофауна не приобретает специфические черты, а перераспределяется в соответствии с сезонными изменениями температурных условий. Наиболее выраженное избирание отепленных вод наблюдается в весенний и осенний периоды, до начала естественного прогрева или при понижении естественных температур. В этих условиях рыбы избегают участков с перегретой или охлажденной до естественных температур водой, избирая умеренно отепленные участки.

По мнению Животовой (2007) и Вандыш (2012), влияние умеренно подогретых сбросных вод на животный и растительный мир, — в целом, положительный фактор. Гораздо более негативное воздействие оказывают недостаточно очищенные хозяйственно бытовые и промышленные стоки.

Выводы. В условиях воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС наблюдается увеличение смертности планктона относительно фоновых значений. В наибольшей степени летальное действие теплых вод на зоопланктон проявляется в летний период, когда на естественный прогрев реки накладывается влияние подогретых вод ГРЭС. По результатам статистического анализа установлена достоверно повышенная относительно референсных значений смертность планктона низовий устьевой области р. Шача (ст. 5) — технологического водоема-приемника. Смертность планктона на других станциях статистически неотличима от таковой на фоновых участках рек Волга и Шача, что свидетельствует об отсут-

ствии экологически значимого летального эффекта на планктон проточной водной системы. Протекающая вода с содержащимся в ней планктоном смешивается с теплой водой, сбрасываемой из водоема-охладителя. Это приводит к понижению количественных и качественных показателей дрейфующих организмов, которое, однако быстро возвращается к исходным значениям на нижерасположенном участке реки, где происходит дальнейшее охлаждение сбрасываемой воды. На участках с умеренным прогревом наблюдается тенденция к стимулирующему воздействию на планктон. В отличие от планктонных организмов, в условиях воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС летальный эффект воздействия повышенных температур на рыб не отмечен. Это связано с более высокой плавательной способностью рыб, позволяющей им избегать участки акватории с неблагоприятным температурным фоном. В весенний и осенний периоды, до начала естественного прогрева или при понижении естественных температур у рыб наблюдается активное избирание отепленных вод. Они избегают участков акватории с перегретой или охлажденной до естественных температур водой, избирая умеренно отепленные участки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках Госзаданий № 121051100104-6 “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков” и № 121051100109-1 “Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вандыш О.И.* 2012. Особенности ответных реакций зоопланктонного сообщества на воздействие сточных вод предприятий горнопромышленного комплекса и подогретых вод атомных электростанций (на примере субарктического озера Имандра) // Тр. Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера. Вып. 2. С. 6.
- Вербицкий В.Б., Курбатова С.А., Вербицкая Т.И.* 2017. Реакции зоопланктона на температурные воздействия. I. Динамика численности популяций *Cladocera* при неперiodических изменениях температуры // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 78(81). С. 14.
- Герасимова А.А., Герасимов А.Г., Шаранова Т.А.* 2021. Колониальные беспозвоночные в зооперифитоне водоема-охладителя ТЭЦ (Западная Сибирь) // Биология внутр. вод. № 3. С. 253. <https://doi.org/10.31857/S0320965221020042>
- Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. 2015. Ярославль: Филигрань. 465 с.
- Голованов В.К.* 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-плюс. 300 с.
- Горлачева Е.П., Афонин А.В.* 2017. Характеристика ихтиофауны водоемов-охладителей Забайкальского края. Экология водоемов – охладителей энергетических станций: Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Чита: Забайкал. гос. ун-т. С. 317.
- Девятков В.И., Евсеева А.А., Куанышбекова Г.К.* 2017. Зоопланктон, макрозообентос и ихтиофауна водоемов-охладителей экибастузских ГРЭС // Экология водоемов – охладителей энергетических станций: сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Чита: Забайкал. гос. ун-т. С. 65.
- Животова Е.Н.* 2007а. Влияние атомной электростанции на зоопланктон охлаждающих водоемов (на примере Нововоронежской АЭС): Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. Воронеж.
- Животова Е.Н.* 2007б. Использование зоопланктона в биоиндикации теплового загрязнения водоемов-охладителей АЭС // Вестник Воронежский гос. ун-та. Серия: Химия. Биология. Фармация. № 1. С. 94.
- Зиновьев Е.А., Китаев А.Б., Носков В.М.* 2017. Влияние сбросов теплых вод Пермской ГРЭС на гидроэкологическую обстановку в Камском водохранилище // Экология водоемов – охладителей энергетических станций: Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Чита: Забайкал. гос. ун-т. С. 137.
- Кривенкова И.Ф.* 2017. Влияние тепловой электростанции на зоопланктон озера Кенон. Экология водоемов – охладителей энергетических станций: Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Чита: Забайкал. гос. ун-т. С. 158.
- Лунева Е.В.* 2014. Оценка влияния атомных электростанций России на экосистемы водоемов-охладителей // Изв. Калининградского гос. техн. ун-та. № 34. С. 20.
- Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука. 240 с.
- Мочек А.Д., Павлов Д.С.* 2021. Сравнительный анализ распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах (Обзор) // Биология внутр. вод. № 2. С. 179. <https://doi.org/10.31857/S032096522102011X>
- Мощенко А.В., Касьян В.В., Звягинцев А.Ю.* 2011. Общая характеристика и сезонная динамика веслоногих ракообразных в водозаборном ковше и месте сброса отработанных вод Владивостокской ТЭЦ-2. Условия обитания промысловых объектов // Изв. ТИНРО. Т. 165. С. 117.
- Протасов А.А., Силаева А.А.* 2012. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС. Киев: Институт гидробиологии НАН Украины.
- Семенова А.С.* 2010. Индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния Куршского залива: Дис. ... канд. биол. наук. Борок. 280 с.
- Хозяйкин А.А.* 2011. Влияние слабого теплового воздействия на популяционно-динамические характеристики массовых видов планктонных ракообразных

- (на примере водоема-охладителя Пермской ГРЭС): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок. 24 с.
- Geraldes A.M., Boavida M.J. 2004. What factors affect the pelagic Cladocerans of the mesoeutrophic Azibo reservoir? // *Ann. Limnol.* V. 40. № 2. P. 101. <https://doi.org/10.1051/limn/2004008>
- Gorlacheva E.P. 2015. Ichthyocenoses caratterizzazione trofici alcuni laghi Chitines-Ingodinsky depressione // *Italian Sci. Rev.* V. 29. № 8. P. 40. <https://doi.org/10.1051/limn/2004008>
- Havens K.E., Pinto-Coelho R.M., Beklioglu M. et al. 2014. Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics // *Hydrobiologia*. V. 743. P. 27. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2000-8>
- Kishi D., Murakami M., Nakano S., Maekawa K. 2005. Water temperature determines strength of top-down control in a stream food web // *Freshwater Biol.* V. 50. P. 1315. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01404.x>
- Sladeczek V. 1973. System of water quality from biological point of view // *Arch. Hydrobiol.* Bd 7. H. 7. S. 808.
- Tappa D.W. 1965. The Dynamics of the Association of Six Limnetic Species of *Daphnia* in Aziscoos Lake, Maine // *Ecol. Monogr.* V. 35. P. 395. <https://doi.org/10.2307/1942148>

Abundance, Distribution and Mortality of Hydrobionts in the Section of the Gorky Reservoir Affected by Heated Waters of the Kostroma Hydroelectric Power Plant

Yu. V. Gerasimov¹, *, S. E. Bolotov¹, A. I. Tsvetkov¹, and E. S. Borisenko²

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

²*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*e-mail: gu@ibiw.ru

The study was conducted in the river section of the Gorky reservoir in the zone affected by the heated water discharge from the Kostroma hydroelectric power plant during the growing season (May–November) 2021. The reduced species richness was observed in the sites of the maximum water heating, which, however, quickly returned to the initial values in the downstream section of the river. The lethal effect of warm waters on zooplankton is mainly manifested in the summer, when the natural warming of the river waters is influenced by the heated water discharge from the Kostroma hydroelectric power plant. In autumn, the warming effect of heated waters, on the contrary, promotes better survival of organisms. Fish reach a high abundance in the study area by the end of summer, when the grown juvenile sleeve shallow waters. In the autumn period, the fish redistribution and a significant increase in the abundance occur in the area of heated waters compared to the back ground sites. The results obtained indicate the absence of an environmentally significant lethal effect. Local plankton losses are quickly compensated due to high reproduction rates and short-cycle development of invertebrates. The lethal effect of exposure to high temperatures on fish was not found.

Keywords: hydroelectric power plant, thermal pollution, zooplankton composition, mortality, fish population, seasonal dynamics of density, distribution

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 627.43:574

ИССЛЕДОВАНИЕ НА ОСНОВЕ ГЕОИНФОРМАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ
КАЧЕСТВА ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ПЛОТИН
БАСЕЙНА р. САКАРЬЯ (ТУРЦИЯ)¹

© 2023 г. Эсенгуль Кесе*

Университет Эскишехира им. Османгази, Эскишехир, Турция

*e-mail: esenkose@gmail.com

Поступила в редакцию 03.09.2022 г.

После доработки 06.05.2023 г.

Принята к публикации 01.06.2023 г.

Исследовано влияние последовательных плотин на качество поверхностных вод и экологическую жизнь водоемов. Пробы воды отбирали сезонно с трех мониторинговых станций плотины. В поверхностных водах измеряли температуру, рН, растворенный кислород, электропроводность, мутность, аммонийный азот, нитритный азот, нитратный азот, сульфат, общий фосфор, химическое потребление кислорода, биохимическое потребление кислорода и параметры общей жесткости. Для составления тематических карт исследуемых параметров использовали геоинформационную систему (ГИС). Станции, используемые в качестве слоев точечных объектов, наносили на карту с использованием количественной маркировки при помощи символов. Результаты сопоставляли с Турецким регламентом 2015 г. и Директивой ЕС о качестве пресных вод, нуждающихся в защите или улучшении для поддержания жизнедеятельности рыб (2006). Согласно результатам анализа, плотины, расположенные одна за другой, способствуют частичной очистке воды путем отстоя. Плотины Сарыяр, Ениче и Гекчекая построены на р. Сакарья, которая считается одной из крупнейших и наиболее значимых речных систем Турции и служит для электроснабжения и подачи воды для орошения и рыболовства. Плотина Гекчекая построена между плотинами Сарыяр и Ениче, которые расположены на одном русле р. Сакарья. Плотины Гекчекая и Ениче питаются от оз. Сарыярская плотина и не получают пресной воды. Тот факт, что три плотины установлены одна за другой, способствует удержанию воды и удалению взвешенных веществ/взвешенных наносов. Однако данное исследование показывает, что бытовые, промышленные и сельскохозяйственные отходы, переносимые руслами рек, вызывают цветение водорослей в запруженных озерах, особенно в тех, которые не подпитываются пресной водой. Из-за органического загрязнения уменьшение содержания растворенного кислорода, особенно время от времени, негативно сказывается на экологической жизни в озерах.

Ключевые слова: загрязнение, геоинформационная система, река Сакарья, физико-химические параметры

DOI: 10.31857/S0320965223060153, EDN: KFYHDX

A GIS Based Study to Investigate of the Ecological Impacts of Successive Dams
on Surface Water Quality: A Review of the Sakarya Basin, Türkiye

Esengül Köse*

Eskişehir Vocational School, Department of Environmental Protection Technologies,
Eskişehir Osmangazi University, Eskişehir, Türkiye

*e-mail: esenkose@gmail.com

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

The present study aimed to assess the status of successive dams on surface water quality, especially in reducing organic pollution levels, and their effects on the ecological life were investigated. Water samples were collected seasonally from three dam's monitoring stations. Temperature, pH, dissolved oxygen, electrical conductivity, turbidity, ammonium nitrogen, nitrite nitrogen, nitrate-nitrogen, sulfate, total phosphorus, chemical oxygen demand, biochemical oxygen demand and total hardness parameters were measured in surface waters. The Geographic Information System (GIS) was used to produce thematic maps of the investigated parameters. Stations used as point feature layers were mapped using quantitative labeling via symbology. The results were compared with Turkish Regulation, 2015 and EC Directive on the quality of fresh waters needing protection or improvement to support fish life (2006) guidelines. According to the results of the analysis, Dams that are located one after the other contribute to the partial cleaning of the water by resting. Sarıyar, Gökçekaya, and Yenice Dams were built on the Sakarya River, which is one of Türkiye's biggest and most significant river systems, for electric supply and utility of water for irrigation and fishery activities. Gökçekaya Dam Lake was built between Sarıyar Dam and Yenice Dam, which are situated in the same line of Sakarya River. Gökçekaya and Yenice Dams are fed by Sarıyar Dam Lake and do not receive fresh water. The fact that the three dams are established one after the other aids in the water's resting and the aids in removing the suspended solids/suspended load. But, this research show that domestic, industrial, agricultural wastes carried by the branches of the rivers caused algal blooms in Dam lakes, especially which are not fed with fresh water. Due to organic pollution the decrease in dissolved oxygen, especially from time to time, negatively affects the ecological life in the lakes.

Keywords: pollution, ecological life, Geographic Information System, Sakarya River, physicochemical parameters

ВОДНАЯ ФЛОРА
И ФАУНА

УДК 595.733(476.2)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ФАУНЕ СТРЕКОЗ (Insecta, Odonata)
ЮГО-ВОСТОКА БЕЛАРУСИ

© 2023 г. А. М. Островский*

Гомельский государственный медицинский университет, Гомель, Республика Беларусь

*e-mail: Arti301989@mail.ru

Поступила в редакцию 17.06.2022 г.

После доработки 27.02.2023 г.

Принята к публикации 19.05.2023 г.

Проведено эколого-фаунистическое исследование стрекоз юго-востока Беларуси. Получены новые данные о 38 видах, из них три – *Erythromma viridulum*, *Epithea bimaculata*, *Leucorrhinia pectoralis* – новые для региона. В зоогеографическом отношении преобладают трансевразийские и европейские виды стрекоз, наиболее многочисленно сем. Libellulidae. Большинство собранных видов стрекоз широко распространены на территории юго-востока Беларуси. Редкие для региона – *Sympetma fusca*, *S. paedisca*, *Erythromma viridulum*, *Ophiogomphus cecilia*, *Epithea bimaculata*, *Somatochlora metallica*, *Orthetrum brunneum* и *Leucorrhinia rubicunda*. Представлены данные о местонахождении, распространении и эколого-биологических особенностях каждого вида.

Ключевые слова: стрекозы, Odonata, фауна, юго-восток Беларуси, новые регистрации

DOI: 10.31857/S0320965223060232, **EDN:** KYKMXW

ВВЕДЕНИЕ

Стрекозы (Odonata) – амфибиотические насекомые с неполным превращением, имеющие большое значение в системе трофических связей наземных и водных экосистем. Личинки стрекоз развиваются в водоемах, где составляют существенный компонент фитофильного и бентосного комплексов гидробионтов, прежде всего, как пища рыб и как хищники других беспозвоночных, а также молоди рыб. В наземных сообществах имаго стрекоз являются одними из самых активных и многочисленных энтомофагов, регулирующих численность других насекомых (Скворцов, 2010), и важными индикаторами пресноводных экосистем (Sidra et al., 2022).

В Беларуси стрекозы – один из наиболее хорошо изученных таксонов, в настоящее время включающий ~70 видов (Писаненко, 1985; Левандовский, Мороз, 2001; Dijkstra, Koesse, 2001; Buczynski, Moroz, 2004, 2008; Buczynski et al., 2005; Лукашук, 2009; Кител и др., 2015, 2017; Кител, 2021; Kitel, Sinchuk, 2022). Благодаря интенсификации работ по инвентаризации одонатофауны на территории юго-востока республики нами было обнаружено 39 видов (Островский, 2014а, 2014б, 2016а, 2016б, 2020).

Цель работы – внести ряд дополнений к ранее опубликованным данным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В результате наблюдений и обработки материалов, полученных автором с применением стандартных методик сбора на территории Гомельского (основные исследования), Брагинского, Лоевского, Речицкого, Жлобинского и Буда-Кошелевского районов Гомельской обл. в течение полевых сезонов 2016–2022 гг. (апрель–октябрь), появились новые фаунистические сведения о 38 видах стрекоз, распространенных в данном регионе. За исследуемый период было изучено >30 отдельных местообитаний (географических пунктов с характерным разнообразием стадий) в 27 местонахождениях (рис. 1). Всего отловлено 156 экз. имаго. Составлен фотоархив. Весь собранный материал хранится в коллекции автора.

Данные по экологии и биологии видов приведены из работ (Бартенев, 1907; Попова, 1953, 1977; Жадин, Герд, 1961; Спурис, 1964; Яшнов, 1969; Горностаев, Левушкин, 1973; Шешурак, 1999; Татарин, Кулакова, 2009; Скворцов, 2010), данные по географическому распространению видов – из работ (Попова, 1953, 1977; Татарин, Кулакова, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отр. ODONATA Fabricius, 1793

Подотр. CALOPTERA Guérin-Ménéville, 1831

Сем. CALOPTERYGIDAE Selys, 1850

Сокращения: м. – местонахождение; г.п. – городской поселок.



Рис. 1. Карта сбора материала на территории Гомельской обл. (юго-восток Беларуси). 1–27 – номера местонахождений стрекоз (расшифровка в тексте). г.п. – городской поселок.

Род *Calopteryx* Leach, 1815

C. splendens (Harris, 1782). Материал. Гомельский р-н, южные окрестности дер. Шарпилровка (м. 14), берег р. Сож, 21.06.2021, 1♂.

Распространение. Западно-центрально-палеарктический температурный вид. Распространен в Европе (кроме севера), на юге Западной и Средней Сибири, в Передней и Центральной Азии, Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки слабореофильные, предпочитают сильно заросшие и медленно текущие водоёмы, в том числе с мутной водой и илистым дном. Имаго держатся возле русла медленно текущих рек и ручьев. Наиболее активны в середине суток. Самка откладывает яйца в надрезы стебля и листьев макрофитов, медленно переползая по растениям с места на ме-

сто и глубоко, до самых крыльев, погружая брюшко в воду.

Подотр. ZYGOPTERA Selys, 1854

Сем. LESTIDAE Calvert, 1901

Род *Lestes* Leach, 1815

L. sponsa (Hansemann, 1823). Материал. Гомельский р-н, западные окрестности пос. Корневка (м. 16), смешанный лес, верховое болото, 23.07.2016, 1♂; г. Гомель (м. 20), заболоченность в пойме р. Сож, 03.08.2016, 1♂ и 1♀ (in sorula); южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, окрестности лесного болота, 08.08.2016, 2♀; юго-западные окрестности г. Гомель (м. 18), заболоченность в пойме р. Сож, среди телореза, 27.08.2016, 1♀; Брагинский р-н, юго-восточные окрестности г.п. Брагин (м. 7), пойма р. Брагинка, на лугу, 21.08.2019, 1♀; Брагинский р-н, дер. Глень (м. 3), на разнотравном лугу,

28.07.2020, 1♀; Речицкий р-н, юго-западные окрестности дер. Сенная (м. 25), заливной луг в пойме р. Днепр, 18.06.2022, 1♂, 3♀.

Распространение. Транспалеарктический температурный вид. Распространен в Европе, умеренных областях Сибири и Дальнего Востока, Северной Африке, Передней и Центральной Азии, на юг — до Ирана и Афганистана.

Экологическая характеристика. Личинки — типичные лимнофилы, развивающиеся в небольших стоячих водоемах, где предпочитают мелкие, хорошо прогреваемые участки с богатой водной растительностью. Также встречаются на мелководье медленно текущих рек и ручьев. Ведут донный и придонный образ жизни, ползая и устраивая засады на дне или в нижней части стебля водных растений. Питаются преимущественно мелкими ракообразными. Взрослые особи держатся возле стоячих водоемов, медленно летая над травой и среди ветвей прибрежных кустарников. Часто наблюдаются в больших количествах. Наиболее активны утром и вечером, в середине дня интенсивность лета значительно снижена. Самка откладывает яйца в стебли растений в один или два прямых ряда по 20 шт. в каждом, при этом она погружается в воду в сопровождении самца. В случае пересыхания водоема яйца откладываются на открытом воздухе. Они устойчивы к высыханию и низким температурам, зимуют.

***L. dryas* Kirby, 1890.** Материал. Юго-восточные окрестности г. Гомель (м. 16), редколесье, просека, 09.06.2017, 1♂.

Распространение. Голарктический температурный (циркумтемператный) вид. Распространен в умеренной зоне Евразии и Северной Америки.

Экологическая характеристика. Личинки — типичные лимнофилы, заселяющие мелкие лесные озера, лужи и каналы с богатой водной растительностью. Ведут донный и придонный образ жизни. Питаются мелкими ракообразными. Встречаются с личинками предыдущего вида, однако, более требовательны к чистоте воды. Взрослые стрекозы держатся возле стоячих водоемов, среди травянистой прибрежной растительности, часто совместно с особями *L. sponsa*. Наибольшая активность лета наблюдается до полудня. Самка в сопровождении самца откладывает яйца на погруженные и находящиеся над водой стебли растений. Они располагаются в один ряд в количестве 50—70 шт.

***L. barbarus* (Fabricius, 1798).** Материал. Гомельский р-н, северные окрестности дер. Головинцы (м. 22), верховое болото, 17.06.2018, 1♂; Брагинский р-н, южные окрестности г.п. Комарин (м. 5), на пересохшем болоте, 13.08.2019, 1♂.

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в южных

областях Европы, Малой и Средней Азии, Северо-Восточной Индии и Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки — типичные лимнофилы и фитофилы, живущие среди водных растений в озерах, прудах, болотах, мелких пересыхающих лужах, а также в стоячих и загрязненных водоемах, богатых камышом и осокой. Предпочитают стоячие, обычно небольшие и мелководные, теплые, густо заросшие водоемы, которые либо пересыхают, либо сильно мелеют. Цикл развития одногодичный. Имаго к месту вылета не привязаны и могут встречаться в пределах 3—5 км от него. Самка откладывает яйца в частуху и в свисающие над водой ветви малины и ивы. Яйца кладутся наискось в надрезы по пять шт. на каждый сантиметр, которые образуют чередующиеся между собою ряды.

***L. virens* (Charpentier, 1825).** Материал. Южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, окрестности лесного болота, 08.08.2016, 3♂; Гомельский р-н, окрестности дер. Уза (м. 18), травянистый склон песчаного карьера, 10.09.2017, 1♂; Гомельский р-н, северные окрестности рабочего поселка Большевик (м. 24), среди травянисто-кустарниковых зарослей, 19.06.2018, 1♀; Брагинский р-н, дер. Гдень (м. 3), на разнотравном лугу, 28.07.2020, 1♀.

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в Европе, Закавказье, Западной Сибири, Малой и Средней Азии, Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в болотистых и временных стоячих водоемах с густой водной и тростниковой растительностью, иногда заселяют мелкие озера и непересыхающие пруды. Взрослые стрекозы встречаются на лесных опушках и полянах, обочинах дорог. Наибольшая интенсивность лета наблюдается в середине дня. Кладка яиц, как и у всех представителей рода *Leestes*, происходит под водой и над водой, преимущественно летом в жаркую погоду и осенью. Яйца откладываются во многие водные растения, но главным образом на камыш и ситник, причем предпочтительно на стебли растений, не залитые водой. Яйца располагаются правильными удлиненными рядами (каждый ряд длиной 1.5 см), на каждый сантиметр приходится восемь зарубок, которые отделены одна от другой одинаковыми промежутками. На одном и том же растении можно видеть многие, расположенные более или менее параллельно, ряды яйцекладок. Яйца лежат немного косо по отношению к поверхности растения. Яйца тонкие, овальные, снабженные хрупким плотно прикрывающим корковым клапаном. Яйца, отложенные осенью, перезимовывают, и вылупление предличинок происходит следующей весной. Предличинка при выходе из яйца делает толчко-

образное движение и выпадает на поверхность воды, затем ее покрытие лопается и через несколько минут наружу выходит уже личинка.

Под *Sympsecta* Burmeister, 1839

***S. fusca* (Vander Linden, 1820).** Материал. Брагинский р-н, северо-западные окрестности дер. Кирово (м. 4), экотон “поле–лес”, 14.08.2019, 1♂; Брагинский р-н, дер. Верхние Жары (м. 2), на разнотравном лугу, 19.07.2020, 1♂; Брагинский р-н, восточные окрестности дер. Гдень (м. 3), просека в сосновом лесу, 27.07.2020, 1♂.

Распространение. Транспалеарктический температурный вид. Распространен в Европе, Передней, Центральной и Средней Азии, на Кавказе и в Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки живут в стоячих и проточных водоемах, отдавая предпочтение стоячим водоемам, богатым водной растительностью, особенно камышом и тростником. Держатся среди водной растительности. Развитие личинок завершается за 8–10 недель. Взрослые особи летают плохо и поэтому чаще сидят на прибрежных растениях. Самки откладывают до 350 яиц, помещая их в отмершие ткани осоки, тростника, камыша и других растений непосредственно у поверхности воды как в надводные, так и в подводные части; реже они откладывают яйца в живые ткани растений. Первая кладка яиц происходит в марте–апреле. Кладки яиц можно легко заметить, так как листья бывают покрыты множеством коричневых точек, расположенных рядами между жилками. Выход стрекоз начинается в мае и продолжается до начала июня. Вторая кладка яиц происходит в июле; в конце августа–начале сентября появляются стрекозы второго поколения, которые остаются на зимовку; с первыми весенними солнечными днями они копулируют и откладывают яйца.

***S. paedisca* (Brauer, 1877).** Материал. г. Гомель (м. 17), пойменный луг в долине р. Сож, 31.07.2016, 1♀; Гомельский р-н, окрестности дер. Уза (м. 18), на склоне песчаного карьера, 01.10.2016, 1♂; южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, смешанный лес, на берегу временного водоема, 02.04.2017, 1♂; Гомельский р-н, окрестности дачного пос. Кленки (м. 23), на опушке леса, 03.08.2017, 1♀; Брагинский р-н, южные окрестности г.п. Комарин (м. 5), на разнотравном лугу, 13.08.2019, 1♂, 1♀; Лоевский р-н, дер. Рудня Каменева (м. 12), песчаные дюны, 08.08.2021, 1♀.

Распространение. Трансевразиатский температурный вид. Распространен в Средней Европе, Сибири, Дальнем Востоке, Закавказье, Передней и Средней Азии, юго-восточной части Индии, Северном Китае и Японии.

Экологическая характеристика. Личинки обитают во всех типах стоячих водоемов с хорошо развитой водной растительностью. Имаго встречаются по берегам слабопроточных и стоячих водоемов. Самка откладывает яйца в подводные части растений, хорошо прогреваемые солнцем, в сопровождении самца, держащего ее за переднеспинку и придерживающегося субстрата. Цикл развития длится меньше года. Имаго питаются двукрылыми, личинки – водными беспозвоночными (мелкими ракообразными и личинками водных насекомых). Личинки, в свою очередь, сами служат кормом для рыб и птиц. Вид внесен в Красную книгу Республики Беларусь (2015).

Сем. COENAGRIONIDAE Kirby, 1890

Под *Ichnura* Charpentier, 1840

***I. elegans* (Vander Linden, 1820).** Материал. Гомельский р-н, северные окрестности агрогородка Улуковье (м. 22), на крутом травянистом берегу р. Ипать, 17.06.2016, 1♀; там же, 17.06.2018, 1♀; г. Гомель (м. 20), заболоченный берег р. Сож, 03.08.2016, 1♂; восточные окрестности г. Гомель (м. 21), пойма р. Ипать, на закустаренном лугу, 21.07.2019, 1♀; Гомельский р-н, окрестности дер. Старые Дятловичи (м. 15), пойма р. Сож, на лугу, 07.09.2019, 1♀; Брагинский р-н, дер. Нижние Жары (м. 1), на разнотравном лугу, 23.07.2020, 1♂.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Западной и Средней Сибири, Передней и Центральной Азии, Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в различных водоемах – стоячих, даже загрязненных, проточных, с медленным или довольно сильным течением, в местах, богатых водной растительностью и не особенно глубоких. К загрязнению воды личинки терпимы. Вид имеет весеннее и осеннее поколения. Яйца откладываются в ткани водных растений. Самец обычно сопровождает самку при кладке яиц, которая иногда во время этого процесса опускает дистальную половину брюшка в воду, но никогда не спускается глубже. Среди самок иногда встречаются красноватые (форма *rufescens*) и зеленоватые (форма *infuscans*) формы.

Под *Enallagma* Charpentier, 1840

***E. cyathigerum* (Charpentier, 1840).** Материал. г. Гомель (м. 20), заболоченный берег р. Сож, 03.08.2016, 1♀; Брагинский р-н, на просеке в сосновом лесу между г.п. Комарин (м. 5) и дер. Кирово (м. 4), 16.07.2020, 1♂, 1♀.

Распространение. Голарктический температурный (циркумтемператный) вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Сибири и Дальнего Востока, Передней и Центральной Азии, Северной Африке, Северной Америке.

Экологическая характеристика. Личинки – типичные фитофилы, живущие среди зарослей погруженных в воду макрофитов. Заселяют относительно крупные стоячие водоемы: озера, пруды, речные старицы с чистой водой и богатой растительностью. Взрослые особи встречаются на опушках и полянах лиственных лесов, по берегам речных стариц, на обочинах дорог. Наибольшая интенсивность лета наблюдается во второй половине дня. Самка откладывает яйца в сопровождении самца на цветоножки и листья рдеста и урути, при этом она погружает только брюшко или спускается в воду полностью. В последнем случае самец покидает ее.

Род *Coenagrion* Kirby, 1890

C. puella (L., 1758). Материал. Гомельский р-н, окрестности дер. Уза (м. 18), заболоченность в пойме р. Уза, 22.05.2016, 1♂; Буда-Кошелевский р-н, окрестности пос. Красное Знамя (м. 26), заболоченная низина, среди кустарниковых зарослей, 04.06.2016, 2♀; Гомельский р-н, южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, родниково-ручьевого комплекс в смешанном лесу, 06.06.2016, 2♂, 1♀; юго-восточные окрестности г. Гомель (м. 16), редколесье, среди подлеска, 09.06.2017, 1♀; Гомельский р-н, окрестности садоводческого товарищества “Мотор” (м. 17), болото, на прибрежной растительности, 20.05.2018, 1♂; Гомельский р-н, окрестности пос. Ченки (м. 17), лиственный лес, просека, 20.05.2018, 1♂; Гомельский р-н, северные окрестности дер. Головинцы (м. 22), пойма р. Ипуть, на прибрежной растительности, 17.06.2018, 1♂; Гомельский р-н, дер. Уза (м. 18), сельское кладбище, 22.05.2021, 1♀; Лоевский р-н, окрестности дер. Абакумы (м. 9), пойменная дубрава, на лугу, 10.06.2021, 1♀.

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, на юге Западной Сибири, Северной Африке, Передней Азии и на Кавказе.

Экологическая характеристика. Личинки заселяют самые разнообразные водоемы: речные заводи, старицы, озера, осоковые и торфяные болота, пруды, лужи, но предпочитают местообитания с богатой водной растительностью. Взрослые особи встречаются на опушках и полянах лиственных лесов, по берегам водоемов и на обочинах дорог. Часто наблюдаются в больших количествах. Наибольшая интенсивность лета отмечена во второй половине дня. Самка откладывает яйца в сопровождении самца на нижнюю сторону плавающих и погруженных в воду листьев рдестов, кубышек и других макрофитов, а также в отмершие ткани растений и затонувших стволов и веток деревьев.

C. pulchellum (Vander Linden, 1825). Материал. Гомельский р-н, южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, родни-

ково-ручьевого комплекс в смешанном лесу, 06.06.2016, 1♂; восточные окрестности дачного поселка Лисички (м. 16), верховое болото, 12.05.2018, 1♀; Лоевский р-н, западные окрестности дер. Первомайск (м. 11), травянистый берег оз. Поповское, 25.06.2022, 1♀.

Распространение. Западно-центрально-евразийский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, на юге Западной Сибири, Передней и Центральной Азии, Алтае и на Кавказе.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в самых разнообразных водоемах: речных заводях, старицах, озерах, осоковых и торфяных болотах, карьерах, прудах, лужах, но предпочитают стоячие водоемы с глинистым дном и богатой водной растительностью. Взрослые особи встречаются на лесных опушках и полянах, по берегам водоемов и на обочинах дорог. Наибольшая активность лета наблюдается утром и вечером, копуляция и откладывание яиц – днем. Самка откладывает яйца в сопровождении самца на нижнюю сторону плавающих и погруженных в воду листьев рдестов, кубышек, кувшинок, водокрасов и других макрофитов, а также в отмершие ткани растений и затонувших стволов деревьев. Самка под воду, как правило, не спускается, только погружает брюшко.

Род *Erythromma* Charpentier, 1840

E. najas (Hansemann, 1823). Материал. Гомельский р-н, окрестности садоводческого товарищества “Березки” (м. 23), пойма р. Сож, 01.06.2020, 1♂, 1♀; Брагинский р-н, вырубка в сосновом лесу между деревьями Верхние Жары (м. 2) и Нижние Жары (м. 1), 22.07.2020, 1♀; Лоевский р-н, восточные окрестности дер. Абакумы (м. 9), пойменная дубрава на берегу оз. Большое Боровое, 10.06.2021, 1♂; Речицкий р-н, юго-западные окрестности дер. Сенная (м. 25), заливной луг в пойме р. Днепр, 18.06.2022, 1♂.

Распространение. Западно-центрально-евразийский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы и Сибири, а также в Казахстане.

Экологическая характеристика. Личинки – фитофилы, держатся на участках с богатой водной растительностью. Заселяют различные стоячие и медленно текущие водоемы. Взрослые стрекозы встречаются преимущественно по заболоченным заливам рек. Самки откладывают яйца в листья и стебли растений, в том числе отмершие, плавающие по поверхности воды. Во время кладки яиц самец всегда сопровождает самку, при этом оба партнера, как правило, полностью погружаются в воду. Развитие длится около года. Зимуют личинки.

E. viridulum (Charpentier, 1840). Материал. г. Гомель (м. 20), берег р. Сож, на прибрежной

растительности, 30.07.2017, 1♂; там же, Центральный парк культуры и отдыха им. А.В. Луначарского, набережная р. Сож, 23.08.2017, 1♀; Брагинский р-н, лесосека в сосновом лесу между деревнями Верхние Жары (м. 2) и Нижние Жары (м. 1), 22.07.2020, 1♂.

Распространение. Транспалеарктический температурный вид. Распространен в Средней и Южной Европе, Передней и Средней Азии, на Кавказе и в Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки встречаются в проточных и непроточных водах, но предпочитают небольшие стоячие водоемы: лужи, ямы, пруды и т.д. С плавающей растительностью жестко не связаны. В целом биология вида, вероятно, сходна с таковой *E. najas*.

Сем. PLATYCNEMIDIDAE Tillyard, 1917

Род *Platycnemis* Burmeister, 1839

***P. pennipes* (Pallas, 1771).** Материал. Гомельский р-н, северные окрестности агрогородка Улуковье (м. 22), на крутом травянистом берегу р. Ипуть, 17.06.2018, 1♀.

Распространение. Западно-центрально-евразийский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы и Западной Сибири, Передней и Средней Азии.

Экологическая характеристика. Личинки – типичные реофилы, предпочитающие чистые проточные водоемы с богатой растительностью. Ведут донный образ жизни. Имаго встречаются вдоль рек и пойменных водоемов. Самка в сопровождении самца откладывает яйца в надрез стебля рдеста, ежеголовника или другого макрофита, погружаясь в воду до крыльев. В каждый надрез откладывается по два яйца.

Подотр. ANISOPTERA Selys, 1854

Сем. AESHNIDAE Rambur, 1842

Род *Anax* Leach, 1815

***A. imperator* Leach, 1815.** Материал. Гомельский р-н, окраина смешанного леса между деревнями Уза и Осовцы (м. 18), 04.06.2016, 2♂, 1♀; южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, прогалина в смешанном лесу, 06.06.2016, 1♀; юго-восточные окрестности г. Гомель (м. 16), редколесье, просека ЛЭП, 09.06.2017, 1♂; г. Гомель (м. 20), заросший кустарником берег р. Сож, 18.07.2021, 1♂.

Распространение. Западно-евразийско-африканский полизональный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Передней и Центральной Азии, Африке.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в водоемах открытых и лесных ландшафтов, а также в литоральной зоне больших озер и стоячих водоемов, реже проточных. По образу жизни – зарослевые хищники-засадчики. Спектр питания личинок очень широк, включает

почти всех мелких гидробионтов – от ветвистых ракообразных до головастиков и мальков рыб. Цикл развития длится один–два года. Взрослые стрекозы могут улетать на большие расстояния (до 10 км) от мест выплода. При этом самцы в большей степени концентрируются у водоемов, самки рассеиваются на значительных пространствах, предпочитая опушки лесов, кустарниковые заросли и лесополосы. Вид внесен в Красную книгу Республики Беларусь (2015).

Под *Anaciaeschna* Selys, 1878

***A. isosceles* (Müller, 1767).** Материал. Гомельский р-н, северные окрестности дер. Головинцы (м. 22), берег пруда, 17.06.2016, 1♂ и 1♀ (in sorula); там же, берег р. Ипуть, 19.06.2021, 1♂; Лоевский р-н, северные окрестности дер. Карповка (м. 10), сосновый лес, на лесной дороге, 12.06.2021, 1♀ (погибшая).

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в Европе (кроме северных областей), Передней и Средней Азии, Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в стоячих или слабо проточных водоемах (старицах рек, пойменных озерцах), по большей части при наличии тростникового пояса или плавающих гидрофитов, из них наиболее предпочитаем для откладки яиц телорез. Весьма требовательны к чистоте воды. Взрослые стрекозы летают непосредственно вблизи мест выплода, изредка встречаются и на лесных полянах вдали от водоемов. Наличие индивидуальных участков у самцов не отмечено.

Род *Aeshna* Fabricius, 1775

***A. affinis* (Vander Linden, 1820).** Материал. Гомельский р-н, западные окрестности пос. Корневка (м. 16), смешанный лес, верховое болото, 23.07.2016, 1♂; Речицкий р-н, юго-западные окрестности д. Сенная (м. 25), заливной луг в пойме р. Днепр, 18.06.2022, 2♂.

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в Европе (кроме северных областей), Северной Африке, Передней и Средней Азии.

Экологическая характеристика. Личинки населяют широкий спектр стоячих и временных водоемов, обычно с хорошо развитыми зарослями камыша или тростника. Держатся в зарослях или на дне, среди отмерших частей водных растений. Взрослые стрекозы держатся вблизи стоячих или слабо проточных водоемов. Хищники, способны схватывать добычу на лету. Активны в светлое время суток, захватывая частично и сумерки. Основным кормом имаго служат двукрылые. Самка, несопровождаемая самцом, откладывает яйца в листья и стебли подводных растений. Развитие длится более двух лет.

A. cyanea (Müller, 1764). Материал. Гомельский р-н, окрестности дер. Уза (м. 18), на склоне песчаного карьера, 01.10.2016, 1♀; юго-восточные окрестности г. Гомель (м. 16), окрестности лесного болота, 02.09.2017, 1♀; Гомельский р-н, окрестности пос. Залядь (м. 22), на берегу пруда, 30.08.2020, 1♂; Жлобинский р-н, г. Жлобин (м. 27), заросший кустарником берег р. Днепр у водозабора Белорусского металлургического завода, 07.09.2022, 1♂.

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в Европе, Северной Африке и Передней Азии.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в больших открытых, богатых водной растительностью водоемах (озера, пруды, тихие заводи рек и т.д.), а также закрытых лесных болотах с илистым дном, иногда — в медленно текущих речках и стоячих мелиоративных каналах. Развиваются в течение двух лет. Взрослые стрекозы встречаются на лесных полянах и дорогах, а также у болот. Наиболее активны в середине и второй половине дня. Самцы охотятся на индивидуальные охотничьих участках и при появлении соперников активно их защищают. Самка откладывает яйца в сырую почву, гнилые коряги, глинистые откосы и склоны у водной поверхности, а также в стебли рдеста, скопления водорослей и т.д. Кладка яиц происходит в августе—октябре, они перезимовывают; личинки выходят обычно в июле следующего года, иногда — той же осенью.

A. grandis (L., 1758). Материал. г. Гомель (м. 20), заболоченность в пойме р. Сож, 03.08.2016, 1♂.

Распространение. Евро-байкальский температурный вид. Распространен в средней и северной полосе Европы, Сибири до Байкала, Закавказье и на севере Средней Азии.

Экологическая характеристика. Личинки населяют самые разнообразные водоемы: ямы, болота, пруды, озера, речки и реки со слабым течением. Живут обычно среди полусгнивших веток и стеблей растений, коряг, погруженных в воду бревен и т.д. Взрослые стрекозы встречаются на лесных полянах и дорогах, где иногда скапливаются в больших количествах. Наиболее активны в середине дня. Самка откладывает яйца в вертикальные стебли растений, предпочтительно в полусгнившие поверхности их различных частей; иногда — в сырую почву среди зарослей кустарников и осоки по тенистым берегам, под корягами и т.д.; особенно охотно — в погруженную в воду древесину, при кладке опуская в воду брюшко только до крыльев. При этом самец не сопровождает самку.

Сем. GOMPHIDAE Rambur, 1842

Род *Gomphus* Leach, 1815

G. vulgatissimus (L., 1758). Материал. Гомельский р-н, южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, просека в смешанном лесу, 06.06.2016, 1♂; юго-восточные окрестности г. Гомель (м. 16), редколесье, среди подлеска, 09.06.2017, 1♀; Лоевский р-н, окрестности дер. Абакумы (м. 9), пойменная дубрава, на лугу, 10.06.2021, 1♀; Гомельский р-н, южные окрестности дер. Шарпиловка (м. 14), берег р. Сож, 21.06.2021, 1♂.

Распространение. Западно-центрально-евразийский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Малой, Передней и Средней Азии.

Экологическая характеристика. Личинки — типичные реофилы, живущие в литоральной зоне проточных водоемов, в полосе прибоя, с редкими зарослями водных растений, на незначительной глубине. Поджидая добычу, личинки лежат, зарывшись в песок или ил, высывая только антенны и постоянно поднятую вверх анальную пирамиду, или медленно шевелятся в грунте, передвигаясь при помощи ног на новое место. Взрослые стрекозы живут лишь четыре недели, летают с начала мая до конца июля. Весной встречаются на опушках леса и полянах. Летом держатся у рек, каналов, лесных озер с песчаным или илистым дном (различные типы проточных, не быстро текущих водоемов, лишенных густой водной растительности). Предпочитают медленные ручьи и небольшие речки, но встречаются и на озерах с подводным течением. Самка откладывает яйца непосредственно в воду, при этом она сначала несколько раз втыкает яйцеклад в прибрежный грунт, затем отлетает к воде, ударяет концом брюшка по поверхности воды два—три раза и снова летит обратно к берегу. Подобная манипуляция продолжается в течение часа. Вылупление происходит на открытых берегах, не затененных деревьями, кустарниками и высокой травянистой растительностью.

G. flavipes (Charpentier, 1825). Материал. г. Гомель (м. 20), заболоченный берег р. Сож, среди ивняка, 03.08.2016, 1♂; Лоевский р-н, г.п. Лоев (м. 8), травянистый берег р. Днепр, 25.07.2022, 1♂.

Распространение. Трансевразийский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Сибири, Дальнего Востока, Передней и Средней Азии.

Экологическая характеристика. Личинки — типичные придонные обитатели пойменных водоемов и озер с мягким глинистым или глинисто-песчаным дном, покрытым илистыми отложениями, без каких-либо растущих на нем растений. Фаза личинки длится не менее двух лет. Считается, что они способны переносить пересы-

хание водоема. Самки откладывают 450–500 экз. яиц непосредственно в воду рек, при этом самец никогда не сопровождает самку. Вид внесен в Приложение Красной книги Республики Беларусь (2015). Охраняется в Польше (Bernard et al., 2009).

Род *Ophiogomphus* Selys, 1854

O. cecilia (Fourcroy, 1785). Материал. Гомельский р-н, северо-западные окрестности дер. Головинцы (м. 22), на берегу р. Ипуть, 17.06.2016, 1♂; Гомельский р-н, северные окрестности агрогородка Улуковье (м. 22), на берегу р. Ипуть, 17.06.2018, 1♂.

Распространение. Трансевразиатский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Западной Сибири и Средней Азии.

Экологическая характеристика. Личинки – типичные реофилы, населяющие спокойные участки рек или медленно текущие ручьи с песчаным или слегка заиленным дном, лишённые водной растительности или заросшие, но не слишком густо. Обычно скрываются в углублениях дна или под камнями, где происходит обратная циркуляция воды, препятствующая смыванию их сильным течением. Охотятся на водных беспозвоночных, в основном, на личинок поденок и двукрылых. Более чувствительны к колебаниям кислорода в воде, чем личинки из рода *Gomphus*. Фаза личинки длится два–четыре года. Имаго встречаются вдоль рек и ручьев. Могут удаляться от водотока на расстояние ≥ 500 м. Самка откладывает яйца на лету непосредственно в воду. При кладке яиц самец не сопровождает самку. Яйца заключены в тонкую, разделенную на шестигранные ячейки хитиновую оболочку. При нормальных условиях развитие яйца продолжается три–четыре недели. Вид внесен в Красную книгу Республики Беларусь (2015).

Сем. CORDULIIDAE Selys, 1871

Род *Epitheca* Burmeister, 1839

E. bimaculata (Charpentier, 1825). Материал. Лесной массив восточнее г. Гомель (м. 21), среди подлеска, 12.05.2018, 1♀.

Распространение. Трансевразиатский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Сибири и Дальнем Востоке.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в самых разнообразных полупроточных и стоячих водоемах, в реках на участках с медленным течением. Имаго имеют тенденцию встречаться в лесных ландшафтах. Стрекозы отличаются быстрым и красивым полетом. Самка откладывает яйца на лету, ударяя концом брюшка по поверхности воды. Впоследствии этого их оболочки разбухают, и кладки приобретают вид своеобразных студенистых шнуров, достигающих 40–50 см в длину и 1–2 см в ширину. Кладки при-

крепляются одним концом к водным растениям и плавают параллельно поверхности воды. Яйца развиваются очень быстро.

Род *Cordulia* Leach, 1815

C. aenea (L., 1758). Материал. Буда-Кошелевский р-н, окрестности пос. Красное Знамя (м. 26), заболоченная низина, среди кустарниковых зарослей, 10.05.2016, 1♂; Гомельский р-н, северные окрестности дер. Головинцы (м. 22), берег пруда, среди ивняка, 13.06.2016, 1♂ и 1♀ (in copula); Лоевский р-н, северо-восточные окрестности пос. Свирежа (м. 10), пойма р. Сож, на окраине соснового леса, 11.06.2021, 1♀.

Распространение. Транспалеарктический температурный вид. Распространен в Европе, Сибири, Казахстане, на юге Дальнего Востока и в Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки живут во всевозможных стоячих водоемах (озера, пруды, болота, канавы и т.д.), преимущественно у пологих берегов литоральной зоны, на небольших глубинах, в местах с богатой водной растительностью. В заводях рек встречаются относительно редко. Личинки обитают и на дне, и на водных растениях. Развитие длится два года. Вылупление взрослых стрекоз происходит на стеблях прибрежного камыша или на выступающих из воды стеблях других макрофитов. Имаго встречаются около самых различных водоемов, обычно в пасмурную погоду или вечером. Полет относительно сильный. Отдельные особи встречаются в 3–5 км от водоемов, наиболее охотно держатся вблизи небольших озер и прудов с чистой водой и густыми зарослями водных растений. Самка откладывает яйца непосредственно в воду или на подводные части водных растений, ударяя концом брюшка по поверхности воды и погружая в воду ее заднюю часть. Яйца выходят в виде двухрядной ленты, отрываются кучками по 10–15 шт. и падают в воду. Оболочки их быстро разбухают, и они связываются этой слизью в целый комочек.

Род *Somatochlora* Selys, 1871

S. metallica (Vander Linden, 1825). Материал. г. Гомель (м. 20), берег р. Сож, 21.06.2016, 1♂.

Распространение. Трансевразиатский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Сибири, Дальнем Востоке и Казахстане.

Экологическая характеристика. Личинки живут в небольших проточных и в стоячих водоемах. Обычно держатся поодиночке или небольшими группами на мягком илистом дне с различной растительностью. Развитие длится два года. Взрослые стрекозы встречаются на лесных полянах и дорогах, а также на вырубках. Яйца откладывают на водные растения, на мелководье – в ил. При кладке яиц самка концом яйцеклада

ударяет несколько раз по какому-нибудь близлежащему объекту, затем летит к воде, по поверхности которой еще 1–2 раза ударяет концом брюшка. При этом яйца от первых ударов в силу инерции поступают на конец генитальной пластинки, при последующих ударах о поверхность воды смываются и падают на дно водоема кучками, заключенными в студенистую массу.

Сем. LIBELLULIDAE Rambur, 1842

Род *Libellula* L., 1758

***L. depressa* L., 1758.** Материал. Гомельский р-н, окрестности д. Уза (м. 18), заболоченность в пойме р. Уза, 22.05.2016, 1♂; Гомельский р-н, окраина смешанного леса между деревнями Уза и Осовцы (м. 18), 04.06.2016, 1♂.

Распространение. Западно-центрально-евразиатский температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы, Передней и Центральной Азии, на юго-западе Алтая, севере Казахстана и в Северо-Западном Китае.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в мелких стоячих или слабо проточных водоемах с илистыми или глинистыми грунтами, предпочитают слабое течение. Хорошо переносят загрязнение и временное пересыхание водоемов. Взрослые стрекозы встречаются на лесных полянах и дорогах. Наиболее активны в первой половине дня. Самки откладывают яйца в воду, на водные растения, плавающие листья, стебли, скопления водорослей и т.п. Один из наиболее выносливых видов стрекоз.

***L. fulva* Müller, 1764.** Материал. Южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, прогалина в смешанном лесу, 06.06.2016, 1♂, 1♀; Гомельский р-н, окрестности д. Уза (м. 18), верховое болото, 24.06.2016, 1♂; Лоевский р-н, северо-восточные окрестности пос. Свищева (м. 10), пойма р. Сож, на окраине соснового леса, 11.06.2021, 1♂, 1♀.

Распространение. Евро-кавказский температурный вид. Распространен в Европе (кроме северных областей) и на Кавказе.

Экологическая характеристика. Личинки населяют преимущественно слабо проточные глубокие водоемы различных типов и размеров, с богатой растительностью и почти обязательно окруженных поясом тростниковой или камышовой растительности. Живут на дне, зарывшись в илистый или тинистый грунт. Развитие личинок длится до двух лет. Самка откладывает яйца без сопровождения самца, ударяя концом брюшка над водой или (редко) над побережьем близ воды.

***L. quadrimaculata* L., 1758.** Материал. Гомельский р-н, окрестности дер. Уза (м. 18), заболоченность в пойме р. Уза, 22.05.2016, 1♂; Гомельский р-н, южные окрестности д. Рудня Маримо-

нова (м. 13), песчаный берег озера в пойме р. Днепр, 25.06.2021, 1♂.

Распространение. Голарктический температурный (циркумтемператный) вид. Распространен в умеренной зоне Евразии и Северной Америке.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в озерах и прудах с богатой водной растительностью, а также в карьерах и торфяных болотах. Живут большими группами в мелких прибрежных зонах водоемов, зарывшись в грунт. Развитие длится два года. Взрослые особи встречаются на опушках лесов, по берегам стариц рек, на болотах, иногда в больших количествах. Наиболее активны в первой половине дня. Самки откладывают яйца по одному в воду или на водные растения, плавающие листья, водоросли и т.д. Яйца откладываются последовательно в одно и то же место и постепенно окружаются слизью в более или менее объемистый комок. При этом самка не всегда сопровождается самцом, часто после копуляции она откладывает яйца одна.

Род *Orthetrum* Newman, 1833

***O. cancellatum* (L., 1758).** Материал. Гомельский р-н, восточные окрестности дачного пос. Кленки (м. 23), окраина смешанного леса, 10.08.2017, 1♀; там же, пойма р. Сож, 25.06.2020, 1♂; Брагинский р-н, окрестности пос. Кирово (м. 4), зарастающая вырубка, 16.07.2020, 1♀; Гомельский р-н, северо-западные окрестности дер. Рудня Маримонова (м. 13), пойма р. Днепр, 10.07.2021, 1♀.

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в Европе (кроме крайнего севера), Сибири, Малой, Средней и Центральной Азии, Северной Индии и Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки населяют стоячие или медленно текущие водные объекты, чаще крупные (озера, реки, пруды), открытые, без густой прибрежной растительности. Предпочитают участки дна, богатые растительностью и разлагающимся растительным материалом. Стрекозы часто садятся отдыхать прямо на землю. Самки откладывают яйца в воду во время полета, ударяя концом яйцеклада по ее поверхности. Продолжительность развития – два года.

***O. albistylum* (Selys, 1848).** Материал. г. Гомель (м. 20), луг в пойме р. Сож, 31.07.2016, 1♀; юго-западные окрестности г. Гомель (м. 18), берег р. Сож, на прибрежной растительности, 27.08.2016, 1♂, 1♀; Гомельский р-н, окрестности дачного пос. Кленки (м. 23), пойма р. Сож, 25.06.2020, 2♂.

Распространение. Транспалеарктический суббореальный вид. Распространен в южной по-

лосе Европы, Передней и Средней Азии, Китае, Японии и на Кавказе.

Экологическая характеристика. Личинки неприхотливы в выборе местообитания: населяют различные стоячие и проточные водоемы, по большей части открытые и хорошо освещаемые солнцем. Не избегают и сильно загрязненных вод. Держатся в основном на дне в наиболее прогреваемых участках водоемов с богатой водной растительностью. Взрослые стрекозы встречаются близ стоячих и слабопроточных водоемов, чаще в развитых поймах рек. Самки откладывают яйца в воду, ударяя о ее поверхность кончиком брюшка, реже во влажный грунт берегов. Имаго и личинки — активные хищники. Цикл развития длится 1–2 года.

***O. brunneum* (Fonscolombe, 1837).** Материал. Восточные окрестности г. Гомель (м. 21), берег р. Ипуть, на проселочной дороге, 16.07.2016, 1♂ и 1♀ (in copula); Гомельский р-н, северные окрестности рабочего пос. Большевик (м. 24), на участке с песчаной почвой, 19.06.2018, 1♂.

Распространение. Западно-палеарктический суббореальный вид. Распространен в средней и южной полосе Европы и Западной Сибири, Передней, Центральной и Средней Азии, Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки обычно населяют водотоки: ручьи, каналы, канавы. Иногда размножаются в прудах и озерах. Взрослые особи предпочитают открытые местообитания, почти лишенные растительности. Копуляция происходит в воздухе и на земле. Самка в сопровождении самца, ударяя концом брюшка по воде, откладывает яйца на мелких участках, покрытых студенистой тиной.

Род *Leucorrhinia* Brittinger, 1850

***L. pectoralis* (Charpentier, 1825).** Материал. Лоевский р-н, северо-восточные окрестности пос. Свирижа (м. 10), пойма р. Сож, на окраине соснового леса, 11.06.2021, 1♂; Гомельский р-н, юго-западные окрестности дер. Рудня Маримонова (м. 13), пойма р. Днепр, на обочине лесной дороги, 25.06.2021, 1♀; Речицкий р-н, юго-западные окрестности дер. Сенная (м. 25), участок кустарниковых зарослей на заливно-м лугу в пойме р. Днепр, 18.06.2022, 1♀.

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в Европе (кроме крайних северных и южных областей), южной части Сибири, Северном Казахстане и на Кавказе.

Экологическая характеристика. Личинки живут в стоячих водоемах, чаще всего болотах, реже — в заводях рек. Взрослые стрекозы встречаются около луговых и лесных озер, чаще в лесных ландшафтах. Для отдыха используют древесную и кустарниковую растительность, а также

водные растения или веточки. Самка откладывает яйца в сопровождении самца или без него, при кладке она ударяет брюшком о поверхность воды. Выплод имаго обычно массовый.

***L. rubicunda* (L., 1758).** Материал. Южные окрестности г. Гомель (м. 17), Новобелицкое лесничество, окраина лесного болота, 06.06.2016, 1♂, 1♀.

Распространение. Евро-обский бореально-лесной вид. Распространен в северной и средней полосе Европы и Западной Сибири.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в разнообразных водных объектах: осоковых болотах, торфяных карьерах, озерах, прудах, речных заводях, протоках со слабым течением и т.д. Предпочитают неглубокие водоемы с чистой водой, богатые водной растительностью. Развитие длится два года. Самец не сопровождает самку при откладывании яиц. Во время кладки она летает кругами над поверхностью воды, время от времени опускается на ее поверхность, бьет брюшком и выбрасывает яйца.

Род *Sympetrum* Newman, 1833

***S. danae* (Sulzer, 1776).** Материал. Юго-западные окрестности г. Гомель (м. 18), луг в пойме р. Сож, 27.08.2016, 1♂ и 1♀ (in copula); Гомельский р-н, южные окрестности пос. Дачный (м. 16), заболоченная просека в смешанном лесу, 09.10.2021, 2♂.

Распространение. Голарктический температурный (циркумтемператный) вид. Распространен в северной и средней полосе Европы, Сибири и Дальнего Востока, Центральной Азии и Северной Америке.

Экологическая характеристика. Личинки заселяют различные непроточные водоемы: озера, пруды, заводи рек, осоковые и торфяные болотца, густо заросшие растительностью, с отдельными просветами чистой воды. Имаго встречаются на лесных опушках и полянах, болотах и обочинах дорог. Часто наблюдаются в больших количествах на полянах. Наиболее активны в середине дня, особенно в пасмурную погоду. Самец сопровождает самку при кладке яиц, но обычно под конец оставляет ее, однако не удаляется, а летает рядом. Яйца откладываются в воду, влажный грунт или мох у самой воды.

***S. flaveolum* (L., 1758).** Материал. Гомельский р-н, окрестности дер. Уза (м. 18), берег р. Уза, на травянистом склоне, 08.06.2016, 1♀; Речицкий р-н, юго-западные окрестности дер. Сенная (м. 25), заливной луг в пойме р. Днепр, 18.06.2022, 1♀.

Распространение. Трансевразийский температурный вид. Распространен в Европе, Сибири, Дальнем Востоке, Передней и Центральной Азии.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в непроточных или слабопроточных водоемах, сильно заросших водной растительностью, с илистым вязким грунтом на дне. Развитие длится один год. Имаго встречаются на лесных опушках и полянах, по берегам водоемов и на обочинах дорог. Часто наблюдаются в больших количествах на полянах. Наиболее активны в середине дня. Во время кладки яиц самец сопровождает самку, но в конце кладки обычно покидает и летает рядом или позади нее. Самка при кладке яиц не обязательно ударяет концом брюшка о грунт, в основном яйца сбрасываются ею с высоты 10–25 см во влажный ил, сырую почву, воду, на сырой мох, иногда – на сухую растительность.

***S. sanguineum* (Müller, 1764).** Материал. г. Гомель (м. 20), заболоченный берег р. Сож, среди ивняка, 03.08.2016, 2♀; Гомельский р-н, восточные окрестности дачного пос. Кленки (м. 23), окраина смешанного леса, 03.08.2017, 1♀; юго-западные окрестности г. Гомель (м. 18), просека в смешанном лесу, 27.06.2018, 1♀; Брагинский р-н, северо-западные окрестности пос. Кирово (м. 4), экотон “поле–лес”, 14.08.2019, 1♀; Брагинский р-н, песчаная возвышенность с прилегающими сельскохозяйственными угодьями и густой сетью мелиоративных каналов между деревнями Асаревичи и Грушное (м. 6), 18.08.2019, 1♀; Брагинский р-н, луг между деревнями Верхние Жары (м. 2) и Нижние Жары (м. 1), 21.07.2020, 1♀; Гомельский р-н, северо-западные окрестности дер. Рудня Маримонова (м. 13), пойма р. Днепр, 10.07.2021, 1♀; г. Гомель (м. 19), ул. Соловьиная, на тротуаре, 16.07.2022, 1♂ (погибший); Гомельский р-н, западные окрестности садоводческого товарищества “Центральный – 1” (м. 23), на обочине дороги вдоль берега р. Сож, 01.09.2022, 1♂ (погибший); г. Гомель (м. 19), пр. Космонавтов, на тротуаре, 10.09.2022, 2♀ (погибшие).

Распространение. Западно-палеарктический температурный вид. Распространен в умеренной зоне Европы и Западной Сибири, Передней и Центральной Азии, Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в стоячих водоемах, преимущественно небольших и мелких, сильно заросших макрофитами, а также во временно пересыхающих водоемах (лужах, болотцах, прудах и т.д.). В более крупных стоячих водоемах они встречаются только в мелких заболоченных, сильно усыхающих летом заливах и заводях. Развитие длится один год. Имаго встречаются во всевозможных биотопах, часто в массе. Равномерно активны в течение всего дня. Во время кладки яиц самец сопровождает самку. Кладка яиц обычно происходит над прудами, обильно заросшими водной растительностью, и в очень редких случаях, если

растительность в водоеме слабо развита, над открытой водной поверхностью. Яйца могут находиться на сухом субстрате и оставаться вполне способными к дальнейшему развитию продолжительное время.

***S. vulgatum* (L., 1758).** Материал. г. Гомель (м. 20), берег р. Сож, на прибрежной растительности, 11.08.2016, 1♀; Брагинский р-н, просека в сосновом лесу между г.п. Комарин (м. 5) и пос. Кирово (м. 4), 16.07.2020, 1♀; Брагинский р-н, восточные окрестности дер. Нижние Жары (м. 1), вырубка в сосновом лесу, 25.07.2020, 1♀.

Распространение. Транспалеарктический температурный вид. Распространен в Европе, Сибири, Дальнем Востоке, Передней и Центральной Азии, Северной Африке.

Экологическая характеристика. Личинки обитают в стоячих и медленно текущих водоемах с чистой водой, сильно заросших макрофитами. Развитие длится один год. Имаго встречаются на лесных опушках и полянах, по берегам водоемов и на обочинах дорог, но массовых скопленений нигде не образуют. Равномерно активны в течение всего дня. Самец при кладке яиц сопровождает самку, часто в конце кладки покидает ее, но не улетает, держится позади или летает вокруг. Яйца откладываются в прибрежный ил, сырую почву у воды и в воду.

***S. meridionale* (Selys, 1841).** Материал. г. Гомель (м. 20), пойменный луг у железнодорожного моста через р. Сож, на сухих стеблях, 31.07.2016, 1♂; там же, заболоченный участок в пойме р. Сож, густо заросший макрофитами, на прибрежной растительности, 03.08.2016, 4♂, 2♀; там же, левый берег р. Сож на участке от Новобелицкого автомобильного моста до гребного канала, в воздухе и на прибрежной растительности, 11.08.2016, 1♂, 3♀; Брагинский р-н, южные окрестности дер. Верхние Жары (м. 2), на пойменном лугу, 15.08.2019, 1♀.

Распространение. Трансевразийский температурный вид. Распространен в Европе (кроме северных областей), Западной Сибири, Передней и Средней Азии, на Кавказе.

Экологическая характеристика. Образ жизни сходен с другими представителями рода *Sympetrum*. Личинки населяют различные мелкие стоячие водоемы с богатой растительностью или заболоченные, в том числе, сезонно пересыхающие водоемы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

За время исследования на территории юго-востока Беларуси было обнаружено 38 видов стрекоз, принадлежащих восьми семействам. Три вида – *Erythromma viridulum*, *Epitheca bimaculata*, *Leucorrhinia pectoralis* – впервые указаны для дан-

ного региона. Самое многочисленное в видовом отношении сем. Libellulidae представлено 13 видами, остальные семейства включают от одного до шести видов. Виды, отмеченные на территории юго-востока Беларуси, характеризуются разными типами ареалов: западно-центрально-палеарктическим, европейским, трансевразийским и голарктическим. Преобладают трансевразийские и европейские виды стрекоз. Большинство выявленных видов (30) широко распространены и многочисленны на территории юго-востока Беларуси. К редким для региона отнесены *Sympetrum fusca*, *S. paedisca*, *Erythromma viridulum*, *Ophiogomphus cecilia*, *Epitheca bimaculata*, *Somatochlora metallica*, *Orthetrum brunneum* и *Leucorrhinia rubicunda*, отмеченные нами только в видоспецифичных биотопах. Следует отметить, что, согласно The IUCN Red List of Threatened Species,¹ все обнаруженные виды имеют статус LC – “Вызывающие наименьшие опасения”.

Выводы. В результате проведенных исследований получены новые сведения о 38 видах стрекоз, обитающих на территории юго-востока Беларуси. С учетом ранее опубликованных данных, на них приходится ~67% всех зарегистрированных в республике видов. Приведенная цифра свидетельствует о еще недостаточной изученности стрекоз юго-востока Беларуси и необходимости дальнейших исследований, в частности проведения сбора личинок стрекоз, поскольку только по личиночной стадии можно достоверно утверждать о местообитании указанных видов. Особый интерес представляет обнаружение новых мест обитания редких видов, что, в целом позволит подготовить обоснование для их последующего включения в зоны охранного режима.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет собственных средств и по личной инициативе автора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бартенев А.Н. 1907. Odonata Польской и Виленской экспедиций // Тр. студ. кружка исследователей русской природы Мос. ун-та. Кн. 3. С. 1.
- Горностаев Г.Н., Левушкин С.И. 1973. Определитель пресноводных насекомых средней полосы европейской части СССР. Вып. 4. М.: Изд-во МГУ.
- Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР. Их фауна и флора. М.: Учпедгиз.
- Кутель Д.А. 2021. *Orthetrum coeruleascens* – новый вид стрекоз для заказника “Ольманские болота” и Беларуси // Особо охраняемые природные территории Беларуси. Исследования. Вып. 16. Минск: Белорусский Дом печати. С. 67.
- Кутель Д.А., Adcock A., Петрова А. 2015. *Sympetrum fonscolombii* – новый вид фауны стрекоз Беларуси // Современные проблемы энтомологии Восточной Европы. Матер. I Международной научно-практической конференции. Минск: Экоперспектива. С. 137.
- Кутель Д.А., Левый С.В., Сербун А.А., Квач Ю.З. 2017. О распространении стрекозы шафранки красной (*Crocothemis erythraea* Brulle, 1832) в Беларуси // Итоги и перспективы развития энтомологии в Восточной Европе: сб. статей II Межд. науч.-практ. конф. Минск: А.Н. Вараксин. С. 233.
- Красная книга Республики Беларусь. 2015. Животные: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных. Минск: Беларус. Энцикл. імя П. Броўкі.
- Левандовский К., Мороз М.Д. 2001. *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837) – первое упоминание нового вида стрекоз для фауны Беларуси // Разнообразие животного мира Беларуси – итоги изучения и перспективы сохранения. Матер. Межд. науч. конф. Минск: БГУ. С. 97.
- Лукашук А.О. 2009. Два новых для Березинского биосферного заповедника вида стрекоз из рода *Anax* (Insecta: Odonata) // Особо охраняемые природные территории Беларуси. Исследования. Вып. 4. Минск: Белорусский Дом печати. С. 52.
- Островский А.М. 2014а. Эколого-фаунистическое изучение стрекоз (Insecta, Odonata) юго-восточной части Беларуси // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: матеріали Першої міжнародної науково-практичної конференції. Чернівці: Друк Арт. С. 200.
- Островский А.М. 2014б. Новая форма самки красотки блестящей *Calopteryx splendens* (Harris, 1782) с берегов реки Уза Буда-Кошелевского района Гомельской области // Проблеми функціонування та підвищення біопродуктивності водних екосистем: матеріали Міжнародної науково-практичної дистанційної конференції, присвяченої 110-річчю до дня народження професора Г.Б. Мельникова. Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ. С. 175.
- Островский А.М. 2016а. Дополнение к списку стрекоз (Insecta, Odonata) юго-востока Беларуси // Актуальні питання розвитку біології та екології. Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції. Вінниця: ТОВ “Нілан-ЛТД”. С. 153.
- Островский А.М. 2016б. *Sympetrum meridionale* (Selys, 1841) (Odonata, Libellulidae) – новый вид стрекоз для фауны Беларуси // Изв. Гомельск. гос. ун-та им. Ф. Скорины. № 6 (99). С. 30.
- Островский А.М. 2020. Распространение стрекоз-люток рода *Sympetrum* Burmeister, 1839 (Odonata: Lestidae) на юго-востоке Беларуси // Полевой журн. биолога. Т. 2. № 2. С. 143. <https://doi.org/10.18413/2658-3453-2020-2-2-143-146>
- Писаненко А.Д. 1985. Фаунистический очерк стрекоз (Insecta, Odonata) Белоруссии // Вестник БГУ. Сер. 2. № 3. С. 37.
- Попова А.Н. 1953. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. № 50. М.: Изд-во АН СССР.

¹ <https://www.iucnredlist.org>.

- Попова А.Н. 1977. Отряд стрекозы – Odonata // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР: Планктон и бентос. Л.: Гидрометеоздат. С. 266.
- Скворцов В.Э. 2010. Стрекозы Восточной Европы и Кавказа. Атлас-определитель. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Спурис З.Д. 1964. Отряд Odonoptera – Стрекозы // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 1. М.: Наука. С. 137.
- Татаринов А.Г., Кулакова О.И. 2009. Стрекозы // Фауна европейского Северо-Востока России. Т. 10. СПб.: Наука.
- Шешурак П.Н. 1999. К изучению энтомофауны Национального парка “Припятский”. Стрекозы (Odonoptera) // Биологическое разнообразие Национального парка “Припятский” и других особо охраняемых природных территорий. Сб. науч. тр. Национального парка “Припятский”. Туров – Мозырь: Белый ветер. С. 217.
- Яшинов В.А. 1969. Практикум по гидробиологии. М.: Высш. шк.
- Bernard R., Buczyński P., Tończyk G., Wendzonka J. 2009. Atlas rozmieszczenia ważek (Odonata) w Polsce. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe.
- Buczyński P., Dijkstra K.-D.B., Mauersberger R., Moroz M.D. 2005. Review of the Odonata of Belarus // Odonatologica. V. 35. № 1. P. 13.
- Buczyński P., Moroz M.D. 2004. *Aeshna affinis* Vander Linden and *Sympetrum depressiusculum* (Selys) found in Belarus (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae) // Notulae odonatologicae. V. 6. № 4. P. 37.
- Buczyński P., Moroz M.D. 2008. Notes on the occurrence of some Mediterranean dragonflies (Odonata) in Belarus // Polish J. Entomol. Vol. 77. P. 67.
- Dijkstra K.-D.B., Koese B. 2001. Dragonflies of Pripyat National Park, Belarus (Odonata) // Opuscula zoologica fluminensia. №. 192. P. 20.
- Kitel D., Sinchuk A. 2022. First confirmed record of *Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840) in Belarus // Bull. Lithuanian Entomol. Soc. V. 6(34). P. 5.
- Sidra S., Mahmood A., Moavia M., Saadaat H.B. 2022. Anisopteran diversity in two riverine habitats of Southern Punjab, Pakistan // Inland Water Biol. V. 15. № 4. P. 361.
<https://doi.org/10.1134/s1995082922040411>

New Data on the Fauna of Dragonflies (Insecta, Odonata) of the South-Eastern Belarus

A. M. Ostrovsky*

Gomel State Medical University, Gomel, Republic of Belarus

*e-mail: Arti301989@mail.ru

The purpose of the study was the ecological and faunal study of dragonflies of the south-east of Belarus. New data for 38 species are reported. Three dragonfly species of them are new for this region: *Erythromma viridulum*, *Epitheca bimaculata*, *Leucorrhinia pectoralis*. Zoogeographically, trans-Eurasian and European dragonfly species predominate. The most numerous is the family Libellulidae. Most of the collected dragonfly species are widespread and numerous on the territory of the south-east of Belarus. Rare for the region are *Sympetrum fusca*, *S. paedisca*, *Erythromma viridulum*, *Ophiogomphus cecilia*, *Epitheca bimaculata*, *Somatochlora metallica*, *Orthetrum brunneum* and *Leucorrhinia rubicunda*. The location is indicated and brief information about the distribution and ecological and biological characteristics of each species is given.

Keywords: dragonflies, Odonata, fauna, South-Eastern Belarus, new records

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 594.124:639.4(262.5)

УСТОЙЧИВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ТЕМПАХ РОСТА МОЛОДИ
ТРИПЛОИДНОЙ УСТРИЦЫ *Crassostrea gigas* Thunberg (Osteidae)

© 2023 г. О. Ю. Вялова*

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

*e-mail: vyalova07@gmail.com

Поступила в редакцию 05.11.2022 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 18.05.2023 г.

Исследованы три группы моллюсков триплоидной тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* из лимана Донузлав (Черное море), различающиеся морфометрическими характеристиками: быстрорастущие (FG) с высотой раковины >40 мм, среднерастущие (MG) с размерами 15–40 мм и медленно растущие (SG) – <15 мм. Выявлены устойчивые различия в темпах роста молоди одного возраста. Моллюски группы FG лидировали по приросту массы и линейных размеров на протяжении всего исследования. Среднесуточный прирост высоты раковины у исследованных моллюсков варьировал от 0.1 до 0.35 мм/сут, с максимальными значениями в июне и сентябре. Увеличение массы происходило с разной интенсивностью, в среднем у SG – 0.051 г/сут, у MG – 0.168 г/сут, у FG – 0.287 г/сут. Максимумы этого показателя приходились на август и сентябрь, достигая 0.12, 0.26 и 0.43 г/сут соответственно. Получена отрицательная аллометрия раковины по высоте у медленно растущих полиплоидных устриц ($b = 2.17$), у остальных двух других групп – четкая положительная (для MG $b = 3.23$, для FG $b = 3.80$), т.е. увеличение массы происходило быстрее линейного роста у молоди вида. Высказано предположение о полиплоидии (триплоидности) как причине возникновения различий темпов роста одновозрастных моллюсков. Показатель аллометрии b может применяться для выявления ростовых особенностей на ранних этапах развития устриц.

Ключевые слова: устрицы *Crassostrea gigas*, триплоиды, рост, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965223060347, **EDN:** LXGDHF

ВВЕДЕНИЕ

Двустворчатые моллюски характеризуются высокой индивидуальной вариабельностью темпов роста. На интенсивность ростовых процессов оказывает влияние ряд абиотических факторов (температура, соленость, пища и т.д.), который достаточно хорошо изучен. Особый интерес представляют различия в росте среди особей одного вида и одного возраста, находящихся в одних и тех же условиях обитания. Такое явление наблюдается и в природных популяциях двустворчатых моллюсков, и при их искусственном разведении (Batista et al., 2007; Tamayo et al., 2011, 2013, 2014; Teixeira de Sousa et al., 2011; Вялова, 2019). Наследуемость потенциала быстрого роста – основа селекции культивируемых двустворчатых моллюсков (Nell, 2002; Pace et al., 2006; Francis Pan et al., 2015; Reynaga-Franco et al., 2019). Исследования устриц *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) показали, что скорость метаболизма и индекс насыщенности мембранных липидов отражаются

на темпах роста (Pernet et al., 2008). Австралийские специалисты считают, что различия в росте между особями скальной устрицы *Saccostrea commercialis* (Iredale & Roughley, 1933) также могут быть обусловлены разными уровнями потребления и распределения энергии на физиологические процессы (Wayne, 2000).

Несколько лет назад специалистами в области марикультуры были выведены триплоидные устрицы, которые в отличие от диплоидных стерильны и не размножаются. В настоящее время 99% выращиваемых на морских фермах устриц – триплоидные. Триплоидные организмы обладают рядом преимуществ, они характеризуются высокой скоростью линейного роста, скоростью накопления массы, степенью выживаемости, устойчивостью к различным заболеваниям и негативным внешним факторам (Nell, 2002; Mallia et al., 2006; Vialova, 2020). Для триплоидных моллюсков свойственно накапливать дополнительные запасы гликогена, что заметно улучшает их пищевую ценность и вкусовые качества (Mallia et al., 2006), и делает полиплоидные организмы привлекательными объектами для коммерческого выращивания. Среди двуствор-

Сокращения. FG – быстрорастущие моллюски; MG – среднерастущие; SG – медленно растущие.

чатых моллюсков в промышленных масштабах выращивают триплоидов следующих устриц: тихоокеанская *Crassostrea gigas*, восточная *C. virginica*, сиднейская скальная *Saccostrea glomerata* (или *S. commercialis*), европейская плоская *Ostrea edulis* (L., 1758), а также – морское ушко *Haliotis laevis* (Donovan, 1808) и *H. rubra* (Leach, 1814) клэмс *Tapes dorsatus* (Lamarck, 1818) (Nell, 2002; Liu et al., 2008), гребешок *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819) (Cogswell et al., 2006). Выявление моллюсков с высоким потенциалом роста на ранних этапах развития имеет большое значение для целей маркикультуры.

Цель работы – определить внешние морфометрические признаки быстро и медленно растущих триплоидных молодых устриц, выращиваемых в лимане Донузлав.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Лиман Донузлав – полузакрытый залив Черного моря, расположенный на западном побережье Крымского п-ова. Данная акватория отличается стабильными гидрологическими и гидрохимическими характеристиками. Соленость сохраняется на уровне 17.2–18.2‰, среднегодовое содержание растворенного в воде кислорода изменяется в пределах 8.77–9.40 мг/л, насыщение кислородом не опускается ниже 90%, сезонная динамика содержания биогенных элементов и их соотношение определяются природными факторами. Это характерно для природных вод, не подверженных значительной антропогенной нагрузке (Жугайло и др., 2018).

Объектом исследования послужила молодь триплоидной устрицы *Crassostrea gigas* возрастом 3 мес, полученная искусственным путем в условиях европейского питомника. В конце апреля 2017 г. моллюски были высажены в море на морской ферме, расположенной в лимане Донузлав (45°24'13.07" с.ш., 33°08'18.03" в.д.). Устриц содержали в пластиковых садках 0.5 × 1.00 × 0.2 м с плотностью 350 экз./м². Глубина размещения садков – 1.5–2 м от поверхности моря.

Моллюсков ежемесячно обследовали: оценивали смертность, определяли общую со створкой массу (W , г) и линейные размеры (H , мм – высоту, L , мм – длину) каждой особи. За высоту принимали расстояние между самыми крайними точками раковины, от замка до края глубокой створки; за длину – максимальный линейный размер, перпендикулярный высоте раковины. В период наблюдений температура морской воды была минимальной в апреле и ноябре (13.2°C), в летние месяцы (июль–август) достигала 25–26°C. Соленость воды находилась в пределах 17.5–18.2‰.

На основе полученных результатов рассчитывали аллометрическое соотношение массы и высоты раковины:

$$W = aH^b,$$

где a – коэффициент детерминации, b – степенной коэффициент.

Для статистической обработки данных использовали программу Statistica v.13.3, для построения графиков – Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эксперименты по росту молоди тихоокеанской устрицы проводили в течение 6 мес. Начальные размеры моллюсков были следующие: высота раковины (H) 10 ± 0.95 мм, длина (L) 8.01 ± 0.15 мм, общая масса моллюска (W) 0.25 ± 0.09 г. Через 2 мес в выборке из 1000 экз. наблюдали четкие различия в размерах моллюсков: крупные (45.30 ± 3.50 мм), средние (21.80 ± 2.8 мм) и мелкие особи (10.5 ± 0.9 мм), которые не показали заметного роста, но оставались живыми. Были сформированы три размерные группы, условно обозначенные как быстрорастущие (FG – fast growth) – $H > 40$ мм, среднерастущие (MG – medium growth) – с H 15–40 мм и медленно растущие (SG – slow growth) – с $H < 15$ мм. Количественное соотношение моллюсков разных групп было FG : MG : SG = 8 : 23 : 69. За 6 мес наблюдений наибольшая смертность зарегистрирована у группы FG – до 13–15%, у группы MG она не превышала 5%, минимальный отход наблюдали у особей SG – до 3%.

Все группы были высажены в маркированные садки и помещены в море. Дальнейшие наблюдения показали заметные устойчивые различия в темпах роста исследуемых групп (рис. 1). Линейные размеры FG и MG устриц в 2–3 раза превышали эти показатели у SG, масса – в 5–6 раз ($p < 0.05$). В начале эксперимента различия по отдельным показателям достигали 9.6 раз.

Среднесуточный прирост высоты раковины у исследованных моллюсков варьировал от 0.1 до 0.35 мм/сут, с максимальными значениями в июне и сентябре. Увеличение массы происходило с разной интенсивностью – в среднем у SG 0.051 г/сут, MG 0.168 г/сут, FG 0.287 г/сут. Максимумы этого показателя были в августе и сентябре, достигая 0.12, 0.26 и 0.43 г/сут соответственно.

Аллометрическое соотношение массы моллюсков и высоты раковины у трех исследованных групп также различалось (рис. 2). Величиной сравнения полученных уравнений является степенной коэффициент b , который показывает направленность аллометрии роста. Значения $b < 3$ означают преобладание линейного роста моллюска над ростом его массы. Такой рост называется отрицательным аллометрическим. При $b > 3$

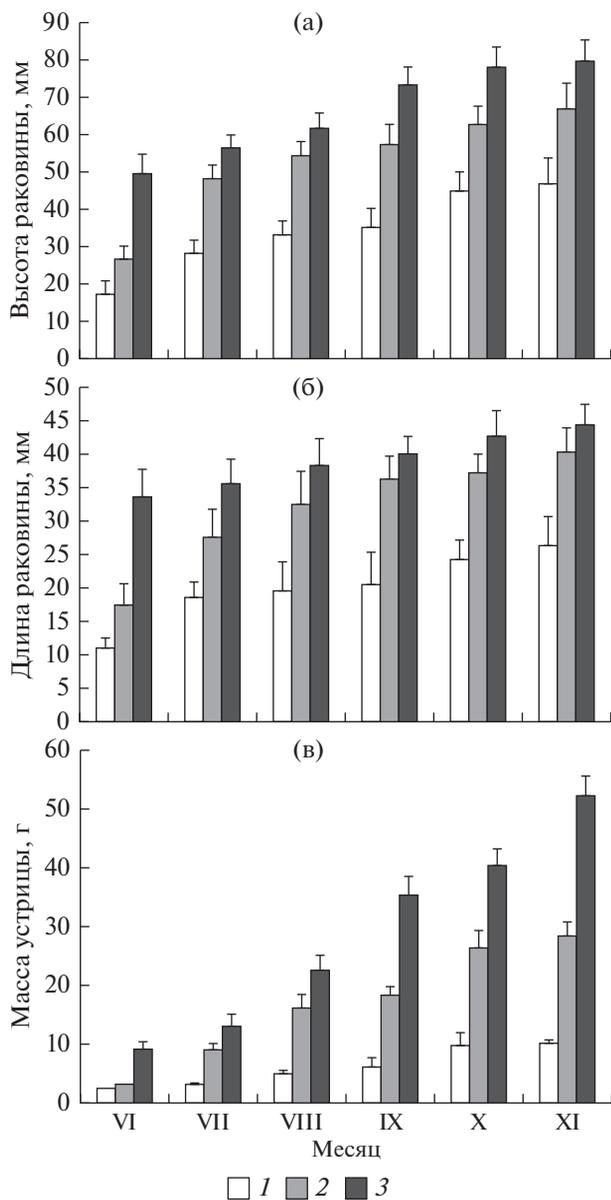


Рис. 1. Изменение линейных и массовых характеристик молоди триплоидной устрицы ($M \pm SD$). 1 – медленнорастущие (SG), 2 – среднерастущие (MG), 3 – быстро растущие моллюски (FG).

наблюдается положительная аллометрия, соответственно, увеличение массы животного значительно опережает его размерный рост. Сбалансированное увеличение раковины и массы двустворчатых моллюсков означает изометрический рост ($b = 3$). Показатель $b < 2.5$ редко отмечают для двустворчатых моллюсков, в среднем он находится в пределах 2.5–3.2 (Powell et al., 2015; Ramadhaniyat et al., 2018).

Наши результаты показали отрицательную аллометрию раковины по высоте у SG устриц ($b = 2.17$), у двух других групп проявлялась четкая

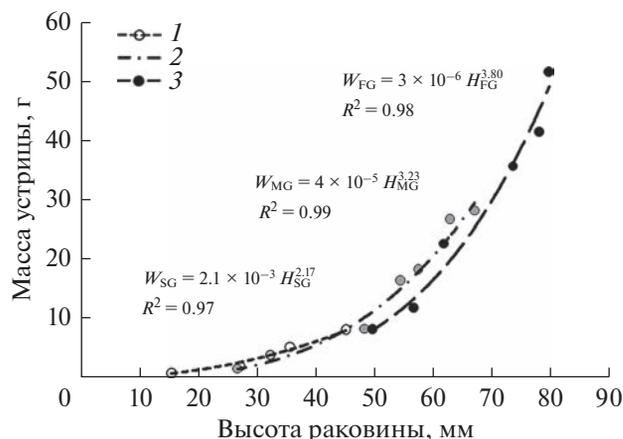


Рис. 2. Соотношение массы устрицы и высоты раковины. 1 – медленнорастущие (SG), 2 – среднерастущие (MG), 3 – быстро растущие моллюски (FG).

положительная аллометрия (для MG $b = 3.23$; FG $b = 3.80$) (рис. 2). Степенные коэффициенты, полученные ранее для молоди устриц *C. gigas* в Голубом заливе, были ~ 2.39 (Вялова, 2009), а для крупных моллюсков в лимане Донузлав значения b достигали в среднем 3.1 (Вялова, 2019). В данном исследовании устрицы группы MG и FG обладали четко выраженной положительной аллометрией.

Увеличение высоты и длины раковины устриц происходит непропорционально и неравномерно. Как правило, темпы роста высоты (H) раковины выше, чем ее длины (L) (Nair N.U. and Nair N.B., 1986). Соотношение H и L у исследованных устриц *C. gigas* описано следующими линейными уравнениями: $H_{SG} = 2.078L_{SG} - 8.48$, $R^2 = 0.99$; $H_{MG} = 1.708L_{MG} - 1.57$, $R^2 = 0.98$; $H_{FG} = 3.856L_{FG} - 88.14$, $R^2 = 0.94$. Известно, что на форму и размер раковины могут оказывать влияние различные внешние факторы, например, качество субстрата, глубина, плотность популяции, обеспеченность пищей, интенсивность гидрологических процессов и т.д. (Dame, 1972; Powell et al., 2015).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Интенсивность роста двустворчатых моллюсков зависит от ряда биотических и абиотических факторов. Так, на их рост влияет температура, соленость, обеспеченность пищей, гидродинамические и гидрохимические процессы в толще морской воды, и другие факторы (Grangeré et al., 2009; Barilléa et al., 2011; Baillie et al., 2019; Brundu et al., 2021; Bertolini et al., 2021). Наши данные показали, что в одних и тех же условиях среди разновозрастных устриц существуют различия в темпах линейного и массового роста, которые могут варьировать от 2 до 9.6 раз. В период наблюдений эти различия не только сохранялись, но и про-

должали увеличиваться. В большей мере это касалось массы моллюсков (рис. 1). Результаты, полученные другими авторами, еще более впечатляющи. Так, *S. gigas* возрастом 6 мес различались между собой в размерах до 4 раз, по массе до 36.2 раза (Tamayo et al., 2014). Исследования двустворчатых моллюсков *Ruditapes decussatus* (L., 1758) и *R. philippinarum* (Adams & Reeve, 1850), имеющих разные скорости роста, показали, что разница в линейных размерах между группами FG и SG достигает 2.7–4.5 раза, по массе – 13–40.7 раз (Tamayo et al., 2011; Teixeira de Sousa et al., 2011). По данным этих авторов, биохимический анализ мягких тканей не выявил достоверных различий между разнорастущими группами. Единственным исключением стало содержание общих липидов, их количество было значительно ниже у SG и MG особей, чем у FG. Сделаны выводы, что моллюски с низкими скоростями роста не накапливают этот компонент так же, как быстрорастущие, и, учитывая важность липидов в энергетическом балансе, направляют большую их часть на поддержание метаболизма.

Исследования быстрорастущих генетических линий устриц *Crassostrea gigas* и *Saccostrea glomerata* (Gould, 1850) показали их широкую физиологическую пластичность (Bayne, 2000, 2004). Установлено, что FG – устрицы депонировали больше белка при минимальных метаболических затратах, по сравнению с SG – моллюсками (Pace et al., 2006). Некоторые гены по-разному экспрессируются у быстрорастущих и медленно растущих устриц *Crassostrea gigas*. Различия касаются генов, определяющих белковый метаболизм и процесс пищеварения (Hedgcock et al., 2007; Meyer, Manahan, 2010), что отражается на темпах роста. Медленно растущие особи имеют менее равномерную экспрессию белковых генов, чем их быстрорастущие аналоги.

Также одной из причин экстремальных различий в скоростях роста может быть анеуплоидия моллюсков – цитогенетическое явление, известное как аномальное число хромосом. Анеуплоидия выражается потерей (гипоплоидия) или приобретением (гиперплоидия) одной или нескольких хромосом. Это явление происходит из-за нерасщепления хромосом во время митоза или мейоза (Martin, Rademaker, 1990) или из-за их преждевременного деления (Major et al., 1998). Случаи анеуплоидии обнаружены у триплоидных и тетраплоидных устриц *S. gigas* (Guo, Allen, 1994; Wang et al., 1999). Установлено, что быстрорастущие особи имеют более низкий процент анеуплоидии, чем медленно растущие. У *S. gigas* анеуплоидия моллюсков может достигать 5–22% (Thiriou-Quévieux et al., 1988; Zouros et al., 1996; Leitão et al., 2001), у португальской устрицы *S. angulata* – ~20% (Batista et al., 2007).

Сравнение физиологических особенностей быстро и медленно растущих моллюсков сем. Ostreidae показало, что более высокий потенциал роста, проявляемый у FG – устриц, также может быть обусловлен их более высокой фильтрационной способностью, сниженным уровнем метаболизма и низкими энергетическими тратами на рост (Tamayo et al., 2014). Известно, что фильтрация у двустворчатых моллюсков осуществляется через жабры, и интенсивность этого процесса зависит от площади жаберной поверхности. Исследования морфофизиологических особенностей групп FG и SG двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* показали, что жаберная поверхность у быстрорастущих особей на 16.8–32.5% больше, чем у медленно растущих (Tamayo et al., 2011, 2013). Выявленная изменчивость площади поверхности жабр обуславливает различия в скорости роста среди одновозрастных моллюсков. Следовательно, генетические структуры, определяющие развитие жабр, – один из важных компонентов, влияющих на различия в росте особей одного вида.

Основная задача селекционной работы устричных питомников – получить быстрорастущее потомство путем подбора родительских линий с требуемыми характеристиками. Работы специалистов показали, что удачно подобранные генетические комбинации проявляются уже на стадии личинки: преимущества быстрорастущих экземпляров могут достигать 154% в росте и 89% скорости потребления пищи (Ramadhaniaty et al., 2018). Также установлено, что на ранних этапах развития *Crassostrea gigas* имеется прямая связь между ускоренным ростом и транспортом питательных веществ через клеточные мембраны (Pace et al., 2006; Francis Pan et al., 2015). Максимальная транспортная емкость у 4-дневных личинок – хороший предиктор последующего быстрого роста с достоверностью 83%.

Некоторые авторы не исключают сочетанное влияние генетических и абиотических факторов, приводящих к экстремальным ростовыми различиям у моллюсков. Так, недостаток пищи еще больше замедлял линейный рост SG *Ruditapes philippinarum* и различия с FG увеличивались до трех раз, однако при высоких концентрациях пищи разница была двукратной (Tamayo et al., 2011). Повышение температуры увеличивало абсолютные различия в уровнях энергетического обмена между быстро и медленно растущими моллюсками (Tamayo et al., 2013). Температурный фактор существенно сдерживал процессы роста и питания SG особей.

При выращивании устриц в мариккультуре как рассмотренным ранее факторам добавляется влияние технологических условий, создаваемых человеком. Для достижения максимального роста

особое внимание уделяется плотности посадки в специальных выростных садках, типу устричных садков, месту их размещения и плоидности моллюсков (Nell, 2002; Cogswell et al., 2006; Mallet et al., 2009; Vialova, 2020; Bodenstein et al., 2021; Osei et al., 2022). Например, высокую вариабельность (до 60%) линейных и массовых характеристик наблюдали у устриц, выращиваемых в плавучих пластиковых мешках, по сравнению с приклеенными на веревку экземплярами (2.5%) (Mallet et al., 2009).

В результате нашего исследования были установлены различия в темпах роста у молоди триплоидной тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas*. Высказано предположение, что основная причина выявленных устойчивых различий — полиплоидия моллюсков. В качестве критерия отбора быстро и медленно растущих экземпляров предложен показатель аллометрического соотношения массы моллюсков и их линейных размеров. Степенной коэффициент $b > 3$ характерен для средне- и быстрорастущих моллюсков, что указывает на их высокий потенциал роста. Полученные результаты могут быть использованы при искусственном воспроизводстве устриц на морских фермах Черного моря.

Выводы. Среди полиплоидных (триплоидных) тихоокеанских устриц *C. gigas* выявлены устойчивые различия темпов линейного роста и накопления массы. Различия морфологических показателей быстрорастущих и медленно растущих моллюсков могут достигать 2–3 раз по высоте раковины и 5–6 раз по массе. У медленно растущих особей отмечена отрицательная аллометрия массы тела и высоты раковины ($b < 3$), быстрорастущие устрицы показали приоритетное увеличение массы по сравнению с линейным приростом ($b > 3$).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского № 121041400077-1 по теме “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вялова О.Ю. 2009. Первые результаты выращивания триплоидной тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в Черном море (Южный берег Крыма) // Экология моря. Вып. 79. С. 37.
- Вялова О.Ю. 2019. Рост и сроки получения товарной триплоидной устрицы в озере Донузлав (Черное море, Крым) // Морской биол. журн. Т. 4. № 1. С. 24. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.03>
- Жугайло С.С., Авдеева Т.М., Пугач М.Н., Аджисумеров Э.Н. 2018. Состояние качества водной среды донных отложений озера Донузлав в современный период // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 1. № 1. С. 32. <http://hdl.handle.net/1834/14185>
- Baillie Ch.J., Grabowski J.H. 2019. Factors affecting recruitment, growth and survival of the eastern oyster *Crassostrea virginica* across an intertidal elevation gradient in southern New England // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 609. P. 119. <https://doi.org/10.3354/meps12830>
- Barilléa L., Lerouxela A., Dutertrea M. et al. 2011. Growth of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in a high-turbidity environment: Comparison of model simulations based on scope for growth and dynamic energy budgets // J. Sea Res. V. 66. Iss. 4. P. 392. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.07.004>
- Batista F., Leitão A., Fonseca V. et al. 2007. Individual relationship between aneuploidy of gill cells and growth rate in cupped oysters *Crassostrea angulata*, *C. gigas* and their reciprocal hybrids // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 352. Iss. 1. P. 226. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.07.009>
- Bayne B.L. 2000. Relations between variable rates of growth, metabolic costs and growth efficiencies in individual Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 251. Iss. 2. P. 185. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00211-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00211-2)
- Bayne B.L. 2004. Phenotypic flexibility and physiological tradeoffs in the feeding and growth of marine bivalve molluscs // Int. Comp. Biol. V. 44. Iss. 6. P. 425. <https://doi.org/10.1093/icb/44.6.425>
- Bertolini C., Brigolin D., Porporato E.M.D. et al. 2021. Testing a model of pacific oysters (*Crassostrea gigas*) growth in the Adriatic Sea: implications for aquaculture spatial planning // Sustainability. V. 13. P. 2. <https://doi.org/10.3390/su13063309>
- Bodenstein S., Walton W.C., Steury T.D. 2021. Effect of farming practices on growth and mortality rates in triploid and diploid eastern oysters *Crassostrea virginica* // Aquaculture Environ. Int. V. 13. P. 33. <https://doi.org/10.3354/aei00387>
- Brundu G., Pagani S., Graham Ph. 2021. The shell growth of *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* in windy condition: a preliminary evaluation // Aquaculture Res. V. 52. P. 6802. <https://doi.org/10.1111/are.15511>
- Cogswell A.T., Kenchington E.L., Roach S.E. et al. 2006. Triploid bay scallops (*Argopecten irradians*): induction methodology, early gonadic development and growth // Can. Tech. Report Fish. Aquat. Sci. V. 2635.
- Dame R.F. 1972. Comparison of various allometric relationships in intertidal and subtidal American oysters // Fishery bulletin. V. 70. Iss. 4. P. 1121.
- Francis Pan T.C., Applebaum S.L., Manahan D.T. 2015. Genetically determined variation in developmental physiology of bivalve larvae (*Crassostrea gigas*) // Physiol. Biochem. Zool. V. 88. № 2. P. 128. <https://doi.org/10.1086/679656>
- Grangeré K., Ménesguen A., Lefebvre S. et al. 2009. Modelling the influence of environmental factors on the physiological status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an

- estuarine embayment; The Baie des Veys (France) // *J. Sea Res.* V. 62. P. 147.
- Guo X.M., Allen S.K. 1994. Viable tetraploids in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg) produced by inhibiting polar body I in eggs from triploids // *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* V. 3. Iss. 1. P. 42.
- Hedgecock D., Lin J.Z., De Cola S. et al. 2007. Transcriptomic analysis of growth heterosis in larval Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* V. 104. № 7. P. 2313.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0610880104>
- Leitão A., Boudry P., Thiriot-Quiévreux C. 2001. Negative correlation between aneuploidy and growth in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: ten years of evidence // *Aquaculture.* V. 193. Iss. 1–2. P. 39.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00488-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00488-9)
- Liu W., Heasman M., Simpson R. 2008. Growth and reproductive performance of triploid and diploid blacklip abalone, *Haliotis rubra* (Leach, 1814) // *Aquaculture Res.* V. 40. Iss. 2. P. 188.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02082.x>
- Major J., Jakab M., Tompa A. 1998. The frequency of induced premature centromere division in human populations occupationally exposed to genotoxic chemicals // *Mutation Res.* V. 445. Iss. 2. P. 241.
[https://doi.org/10.1016/S1383-5718\(99\)00129-1](https://doi.org/10.1016/S1383-5718(99)00129-1)
- Mallet A., Doiron S. 2009. Growth comparison for oysters grown on rope and floating bags // Report to Project AFA9004, New Brunswick Department of Agriculture and Aquaculture, January. 28 p.
- Mallia J.V., Muthiah P., Thomas P.C. 2006. Growth of triploid oyster, *Crassostrea madrasensis* (Preston) // *Aquaculture Res.* V. 37. P. 718.
- Martin R., Rademaker A. 1990. The frequency of aneuploidy among individual chromosomes in 6.821 human sperm chromosome complements // *Cytogenetics and Cell Genetics.* V. 53. Iss. 2–3. P. 103.
- Meyer E., Manahan D.T. 2010. Gene expression profiling of genetically determined growth variation in bivalve larvae (*Crassostrea gigas*) // *J. Experimental Biol.* V. 213. Iss. 5. P. 749.
<https://doi.org/10.1242/jeb.037242>
- Nair N.U., Nair N.B. 1986. Relation between weight and linear measurements of shell in *C. madrasensis* (Preston) // *Fishery Technol.* V. 23. P. 120.
- Nell J.A. 2002. Farming triploid oysters // *Aquaculture.* V. 210. P. 69.
- Osei I.K., Kobina Y., Obodai E.A. 2022. Comparative analysis of growth performance and survival of the West African mangrove oyster, *Crassostrea tulipa* (Lamarck, 1819) cultivated by suspension and bottom culture methods in the Densu Estuary, Ghana // *Aquaculture, Fish and Fisheries.* V. 2. P. 233.
<https://doi.org/10.1002/aff2.43>
- Pace D.A., Marsh A.G., Leong P.K. et al. 2006. Physiological bases of genetically determined variation in growth of marine invertebrate larvae: a study of growth heterosis in the bivalve *Crassostrea gigas* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 335. Iss. 2. P. 188.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.03.005>
- Pernet F., Tremblay R., Redjah I., et al. 2008. Physiological and biochemical traits correlate with differences in growth rate and temperature adaptation among groups of the eastern oyster *Crassostrea virginica* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 211. Iss. 6. P. 969.
<https://doi.org/10.1242/jeb.014639>
- Powell E.N., Mann R., Ashton-Alcox K.A. et al. 2015. The allometry of oysters: spatial and temporal variation in the length–biomass relationships for *Crassostrea virginica* // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* V. 96. Iss. 5. P. 1.
<https://doi.org/10.1017/S0025315415000703>
- Ramadhaniaty M., Setyobudiandi I., Madduppa H.H. 2018. Morphogenetic and population structure of two species marine bivalve (Ostreidae: *Saccostrea cucullata* and *Crassostrea iredalei*) in Aceh, Indonesia // *Biodiversity.* V. 19. Iss. 3. P. 978.
<https://doi.org/10.13057/biodiv/d190329>
- Reynaga-Franco F.J., Aragón-Noriega E.A., Grijalva-Chon J.M. et al. 2019. Multi-model inference as criterion to determine differences in growth patterns of distinct *Crassostrea gigas* stocks // *Aquaculture Int.* V. 27. Iss. 5. P. 1435.
<https://doi.org/10.1007/s10499-019-00396-0>
- Tamayo D., Ibarrola I., Urrutia M.B., Navarro E. 2011. The physiological basis for inter-individual growth variability in the spat of clams (*Ruditapes philippinarum*) // *Aquaculture.* V. 321. Iss. 1–2. P. 113.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.08.024>
- Tamayo D., Ibarrola I., Navarro E. 2013. Thermal dependence of clearance and metabolic rates in slow- and fast-growing spats of manila clam *Ruditapes philippinarum* // *J. Comp. Physiol. B.* V. 183. Iss. 7. P. 893.
<https://doi.org/10.1007/s00360-013-0764-1>
- Tamayo D., Ibarrola I., Urrutxurtu I., Navarro E. 2014. Physiological basis of extreme growth rate differences in the spat of oyster (*Crassostrea gigas*) // *Mar. Biol.* V. 61. Iss. 7. P. 1627.
<https://doi.org/10.1007/s00227-014-2447-1>
- Teixeira de Sousa J., Matias D., Joaquim S. et al. 2011. Growth variation in bivalves: New insights into growth, physiology and somatic aneuploidy in the carpet shell *Ruditapes decussatus* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 406. Iss. 1–2. P. 46.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.06.001>
- Thiriot-Quiévreux C., Noel T., Bougrier S., Dallot S. 1988. Relationships between aneuploidy and growth rate in pair matings of the oyster *Crassostrea gigas* // *Aquaculture.* V. 75. Iss. 1–2. P. 89.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90023-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90023-3)
- Vialova O.Yu. 2020. Comparative morphological analysis of diploid and triploid oysters, *Crassostrea gigas*, farmed in the Black Sea // *Turkish J. Vet. Animal Sci.* V. 44. Iss. 3. P. 740.
<https://doi.org/10.3906/vet-1907-50>
- Wang Z., Guo X., Allen S.K., Wang R. 1999. Aneuploid Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg) as incidentals from triploid production // *Aquaculture.* V. 173. Iss. 1. P. 347.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00457-8](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00457-8)
- Zouros E., Thiriot-Quiévreux C., Kotoulas G. 1996. The negative correlation between somatic aneuploidy and growth in the oyster *Crassostrea gigas* and implications for the effects of induced polyploidization // *Genetics Res.* V. 68. Iss. 2. P. 109.
<https://doi.org/10.1017/S0016672300033991>

Stable Differences in Growth Rates of Juvenile Triploid Oysters *Crassostrea gigas***O. Yu. Vialova****Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia***e-mail: vyalova07@gmail.com*

The three groups of mollusks of the triploid Pacific oyster *Crassostrea gigas* from the Liman Donuzlav (Black Sea), differing in morphometric characteristics: fast growing (FG) – shell height (H) > 40 mm, medium growing (MG) – $15 \text{ mm} < H < 40 \text{ mm}$ and slow growing (SG) – $H < 15 \text{ mm}$, were studied. The stable differences in the growth rates of juveniles of the same age were revealed. Mollusks of the FG group were the leaders in terms of weight gain and linear size throughout the study. The average daily increase in shell height in the studied mollusks ranged from 0.1 to 0.35 mm/day, with maximum values in June and September. Weight gain occurred with different intensity, on average in SG – 0.051 g/day, in MG – 0.168 g/day, in FG – 0.287 g/day. The peaks of this indicator were in August and September, reaching 0.12, 0.26 and 0.43 g/day, respectively. A negative allometry of the shell in height was obtained in slow-growing polyploid oysters ($b = 2.17$), in the other two other groups – a clear positive (for MG $b = 3.23$, for FG $b = 3.80$), i.e., the increase in mass was faster than linear growth in juveniles of the species. Polyploidy (triploidy) is suggested as the reason for the differences in the growth rates of the same-aged mollusks. The allometry indicator b can be used to identify growth features in the early stages of oyster development.

Keywords: *Crassostrea gigas*, triploidy, growth, the Black Sea

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 594(235.222)

ПЛОСКОСПИРАЛЬНЫЕ ВАЛЬВАТИДЫ (Mollusca, Gastropoda, Valvatidae)
ПОДРОДА *Sibirovalvata* БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ОБИ

© 2023 г. С. И. Андреева^а, Д. В. Кузменкин^б, *, А. Н. Красногорова^а

^аОмский государственный университет путей сообщения, Омск, Россия

^бГосударственный природный заповедник “Тигирекский”, Барнаул, Россия

*e-mail: kuzmenkin@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.03.2022 г.

После доработки 07.06.2023 г.

Принята к публикации 18.06.2023 г.

Рассмотрены находки в водоемах и водотоках бассейна Верхней Оби (юг Западной Сибири) представителей сем. вальватид (Valvatidae) подрода *Sibirovalvata*, имеющих плоскоспиральную раковину. Показано, что в регионе обитает два вида плоскоспиральных моллюсков из данного подрода: *Valvata (Sibirovalvata) frigida* и *V. (S.) sibirica*. На материале из бассейна Верхней Оби выявлены достоверные конхологические различия между *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* по ключевым морфометрическим индексам. Результаты сравнения с материалом из северной части Западной Сибири показали, что раковины северных (бассейн р. Таз) и южных (бассейн Верхней Оби) популяций *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* очень слабо различаются по морфометрическим индексам, что свидетельствует о незначительной изменчивости этих признаков в пределах ареала. Обнаруженные достоверные различия между северными и южными популяциями в абсолютных размерах раковины предположительно могут быть связаны с условиями конкретных местообитаний. Более благоприятный температурный режим на юге может нивелироваться недостатком кислорода, в том числе, в период летне-осенней межени.

Ключевые слова: Западная Сибирь, Верхняя Обь, вальватиды, раковина, морфология, морфометрические индексы, экология

DOI: 10.31857/S0320965223060049, **EDN:** JVNMT

ВВЕДЕНИЕ

Плоскоспиральные представители сем. Valvatidae Gray 1840 из рода *Valvata* O.F. Müller 1774, подрода *Sibirovalvata* Starobogatov et Streletzkaja, 1967 широко распространены в водоемах Северной Евразии, где часто весьма многочисленны и играют заметную роль в донных сообществах.

Первые сведения о фауне вальватид бассейна Верхней Оби появились в середине XIX в., когда А.А. Миддендорф опубликовал список моллюсков, отмеченных им в окрестностях г. Барнаул (Middendorff, 1851). В этой же работе им описана форма *Valvata cristata* var. *sibirica*, ныне признаваемая как самостоятельный вид с широким распространением. Позднее К.А. Вестерлюндом (Westerlund, 1873) был описан еще один распространенный в Сибири вид вальватид с плоскоспиральной раковиной – *Valvata frigida*. Некоторые авторы (Glöer, 2002; 2019; Clewing et al., 2014) ставят видовой статус *V. frigida* под сомнение.

В недавно опубликованной работе по пресноводной малакофауне Верхней Оби (Кузменкин, 2019) указывается 17 видов сем. Valvatidae, в том числе шесть видов, подрода *Sibirovalvata*. Для

представителей этого подрода бассейн Верхней Оби – самая южная часть области их распространения в Западной Сибири.

Изучение морфологических особенностей, в том числе стандартных морфометрических индексов раковины из популяций, расположенных на границах ареала, представляет значительный интерес, поскольку может дать материал для характеристики общей морфологической изменчивости видов и пространственных паттернов такой изменчивости.

Цель работы – исследовать морфологические особенности раковин плоскоспиральных *Sibirovalvata*, обитающих в водных объектах бассейна Верхней Оби в сравнении с плоскоспиральными *Sibirovalvata* из северной части Западной Сибири (бассейн р. Таз).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Бассейн Верхней Оби в настоящее время чаще всего понимается как водосборная территория р. Обь от истоков рек Бия и Катунь до плотины Новосибирской ГЭС (Стебаев и др., 1993; Жу-

равлев, 2003). Именно в таком географическом охвате бассейн Верхней Оби рассматривается в работе. В административном отношении данная территория относится к Республике Алтай и Алтайскому краю, и в незначительной степени — к Новосибирской и Кемеровской областям.

Материалом для работы послужили сборы Д.В. Кузменкина из водных объектов бассейна Верхней Оби. Для сравнительных целей привлечены также сборы Е.С. Бабушкина и Н.И. Андреева из водоемов и водотоков бассейна р. Таз (север Западной Сибири).

В бассейне Верхней Оби пробы отбирали на территории национального парка “Салаир” (зона низкогорной тайги), а также в окрестностях г. Барнаул (лесостепная зона) и на оз. Колыванское (степная зона). Пробы отобраны в Алтайском крае: 13.08.2013 г. в Тогульском р-не (53°30'11.7" с.ш., 86°12'52.9" в.д.) — Национальный парк “Салаир”, урочище Кутеляпка, безымянное озеро в пойме р. Уксунай заросли погруженных макрофитов; 22.08.2010 г. в Первомайском р-не (53°22'27.2" с.ш.; 83°54'21.1" в.д.) — окрестности станции Развилка, безымянное озеро в пойме р. Обь заросли телореза; 26.09.2013 г. в Тальменском р-не (53°32'42.0" с.ш., 83°23'50.6" в.д.) — окрестности с. Речкуново, р. Барсучиха заросли погруженных макрофитов; 16.07.2019 г. в Змеиногорском р-не (51°22'09.3" с.ш., 82°12'37.9" в.д.) — окрестности с. Саввушка, оз. Колыванское заросли погруженных макрофитов.

На оз. Колыванское на глубинах >3 м пробы отбирали дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м², в остальных местах — с помощью скребка или моллюсков собирали руками. Собранный материал фиксировали 70%-ным этиловым спиртом.

Камеральную обработку собранного материала проводили с помощью микроскопа МБС-1. Фотографии сделаны камерой Canon EOS 500D, объектив Canon EF 100mm f/2.8 Macro USM с удлинительными кольцами. При определении видовой принадлежности моллюсков собранный материал сравнивали с фотографиями синтипов *V. (S.) frigida* (Vinarski et al., 2013) и рисунком лектотипа *V. (S.) sibirica* (Прозорова, Старобогатов, 1998).

Промеры раковин проводили при помощи окуляр-микрометра микроскопа МБС-1 по стандартной методике (Старобогатов и др., 2004). Всего было определено 93 экз., из них промерен 51 экз. вальватид (15 экз. *V. (S.) frigida* из одного местообитания и 36 экз. *V. (S.) sibirica* из трех местообитаний). Из материала по бассейну р. Таз в работе использованы промеры 21 экз. *V. (S.) frigida* и 24 экз. *V. (S.) sibirica* (из двух стариц р. Ратта и залива р. Пюльки); точки сбора и результаты изучения этих выборок были опубликованы ранее (Ан-

дреева и др., 2021). Измеряли моллюсков с числом оборотов раковины три и более. Статистическую обработку полученных данных проводили с учетом рекомендаций (Винарский и др., 2012) в программах Excel и STATISTICA v. 6.0 for Windows.

Таксономическое положение моллюсков дано по Аналитическому каталогу пресноводных и солоновато-водных моллюсков России и сопредельных стран (Vinarski, Kantor, 2016) с изменениями.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Установлено, что в бассейне Верхней Оби обитает два вида плоскоспиральных моллюсков из подрода *Sibirovalvata*: *Valvata (Sibirovalvata) sibirica* Middendorff, 1851 и *Valvata (Sibirovalvata) frigida* Westerlund 1873, характеристика которых приводится ниже.

***Valvata (Sibirovalvata) frigida* Westerlund, 1873**
(рис. 1а, 1б).

Синонимия. *Valvata frigida* Westerlund, 1873: 436. *Cincinna (Sibirovalvata) frigida* (Westerlund 1873) (Прозорова, Старобогатов, 1998: 56, fig. 2А).

Cincinna frigida (Westerlund 1873) (Vinarski et al., 2013: 88, fig. 3D, 3E). *Valvata (Sibirovalvata) frigida* Westerlund 1873 (Андреева и др., 2021: 14, рис. 5В, 5С).

Морфологическая характеристика. Раковина маленькая (высота 1.6–2.0 мм, ширина 3.0–5.0 мм), плоскоспиральная (низко-кубаре-видная, реже — дисковидная), светло-рогового цвета. Оборотов до 3.75, сильно выпуклых и быстро нарастающих. Завиток очень низкий, над устьем обычно возвышается последний оборот, иногда и предпоследний оборот. Линия, проведенная вдоль базального края последнего оборота прямая, без изгибов и отсекает небольшую (<1/3) часть устья, либо проходит выше устья (рис. 2а). Пупок широкий и сравнительно неглубокий. Устье относительно большое, округлое. Поверхность раковины покрыта радиальными рядами невысоких, одинаковых, правильной формы плотно расположенных сглаженных (не острых) ребрышек.

Распространение. Север Европы, Сибирь, Монголия, водотоки Верхнеамурского среднегорья (Андреева, Абакумова, 2003; Старобогатов и др., 2004; Долгин, 2000, 2012; Дунаева и др., 2023; Шарый-оол, 2014; Клишко, Матафонов, 2016; Паньков и др., 2016; Кузменкин, 2019; Vinarski et al., 2017; Андреева и др., 2021; Nekhaev, 2021). В бассейне Верхней Оби отмечен в зарослях растений небольших пойменных водоемов в пределах Салаирского кряжа. Встречается редко, но в от-

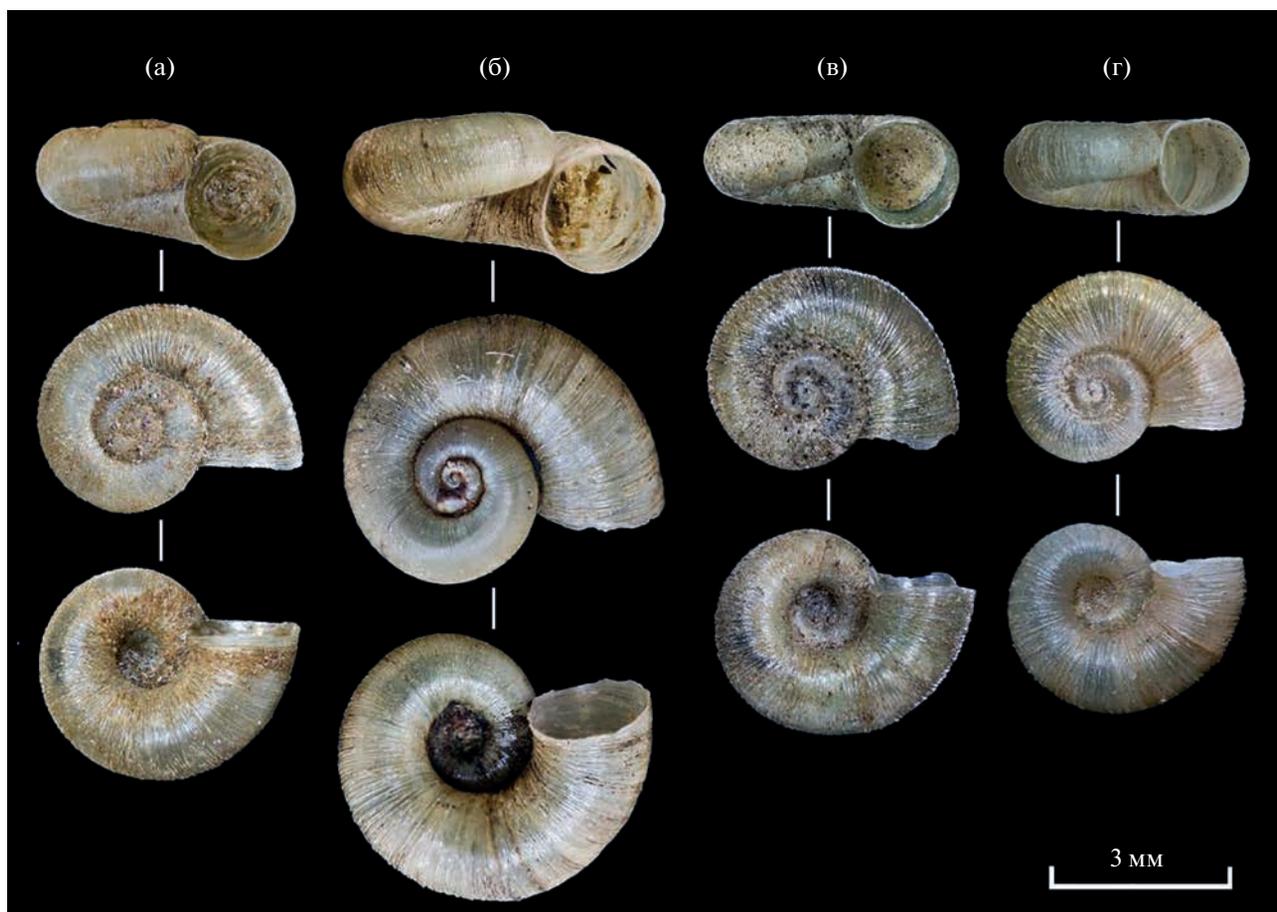


Рис. 1. Раковины *Valvata (Sibirovalvata)* из бассейнов Верхней Оби и р. Таз: а – *V. (S.) frigida* из озера в пойме р. Уксунай, 13.08.2013; б – *V. (S.) frigida* из левобережной старицы р. Ратта (бассейн р. Таз), 19.07.2015; в – *V. (S.) sibirica* из озера в пойме р. Обь у станции Развилка, 22.08.2010; г – *V. (S.) sibirica* из правобережной старицы р. Ратта (бассейн р. Таз), 19.07.2015. Фото Н.И. Андреева.



Рис. 2. Форма раковин *V. (S.) frigida* (а) и *V. (S.) sibirica* (б). Штриховкой показана линия, проведенная вдоль базального края последнего оборота (по: (Старобогатов и др., 2004), с изменениями).

дельных водоемах может быть весьма обилен (до 240 экз./м²).

***Valvata (Sibirovalvata) sibirica* Middendorff, 1851** (рис. 1в, 1г).

Синонимия. *Valvata cristata* var. *sibirica* Middendorff, 1851: 299. *Valvata sibirica* Middendorff,

1851 (Westerlund, 1877: 62, fig. 16). *Valvata sibirica* var. *frigida* Westerlund, 1877: 62. *Cincinnati (Sibirovalvata) sibirica sibirica* Middendorff, 1851 (Богатов, Затравкин, 1990: 33, рис. 7а–7в – лектотип). *Cincinnati (Sibirovalvata) sibirica* Middendorff, 1851 (Прозорова, Старобогатов, 1998: 56, рис. 1в – лектотип).

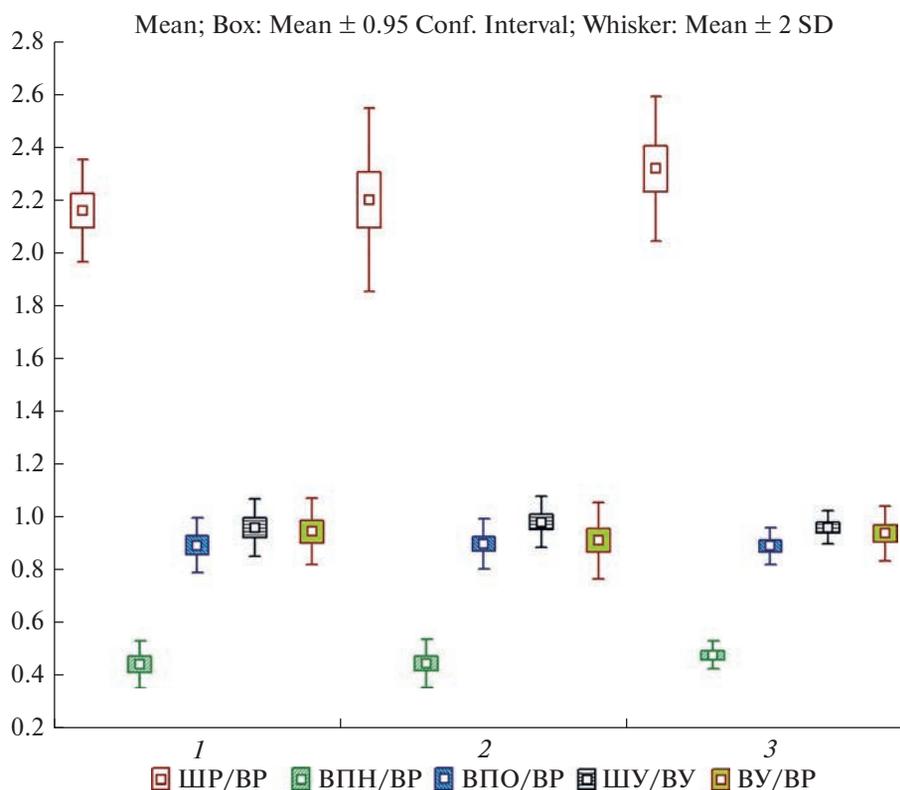


Рис. 3. Основные морфометрические индексы выборок *V. (S.) sibirica* из различных местообитаний в бассейне Верхней Оби. 1 – р. Барзучиха, 2 – оз. Колыванское, 3 – озеро у станции Развилка. Обозначения см. табл. 1.

Valvata (Sibirovalvata) sibirica Middendorff, 1851 (Андреева и др., 2021: 14, рис. 5А).

Морфологическая характеристика. Раковина маленькая (высота 1.2–1.9 мм, ширина 2.5–4.5 мм), плоскospиральная (дисковидная), светло-рогового цвета, часто с серебристым отличием за счет характерной (специфической) скульптуры. Оборотов до 3.75; сильно выпуклых, быстро нарастающих. Завиток сверху плоский, как правило, над устьем не возвышается даже последний оборот, иногда первые обороты могут быть погружены внутрь диска. Лишь у некоторых экземпляров часть последнего оборота может быть слегка приподнята над устьем. Линия, проведенная вдоль базального края последнего оборота, с небольшим изгибом и отсекает $>1/3$ устья (рис. 26). Пупок широкий и сравнительно неглубокий. Устье относительно большое, округлое, иногда с едва различимым тупым парието-палатальным углом. Поверхность раковины покрыта густо расположенными радиальными, острыми (пластинчатыми), прерывающимися, довольно высокими, тонкими, неодинаковой высоты ребрами, создающими эффект серебристой окраски, который отмечали еще в описании К.А. Вестерлюнда (Westerlumnd, 1877).

Распространение. Север Европы, Сибирь, на востоке – до Охотского моря, на юге – Алтай, Монголия, бассейн р. Селенга, верховья рек Бурей и Зея, водотоки Верхнеамурского среднегорья. Обитает в постоянных и медленно текущих водоемах на водной растительности и песчано-илистых грунтах среди растительности (Гундризера и др., 1973; Андреева, Абакумова, 2003; Старобогатов и др., 2004; Vinarski et al., 2007; Прозорова и др., 2009; Долгин, 2000, 2001, 2012; Долгин, Пузикова, 2007; Кузменкин, 2019; Клишко, Матафонов, 2016; Паньков и др., 2016; Vinarski et al., 2017; Glöer, 2019; Матвеев А. Н., Самусенок А. Л. и др., 2019; Шихова, Митрофанова, 2019; Андреева и др., 2021; Nekhaev, 2021).

В обследованном районе *V. (S.) sibirica* присутствовала как широко распространенный вид. В массе встречалась на растительности и заиленных грунтах в разнообразных водоемах и водотоках в пойме Верхней Оби и ее притоков. Массовый вид, численность на отдельных участках достигала 600 экз./м².

Таким образом, основные морфологические отличия раковин рассматриваемых видов заключаются в степени возвышения завитка над устьем, расположении устья, форме и расположе-

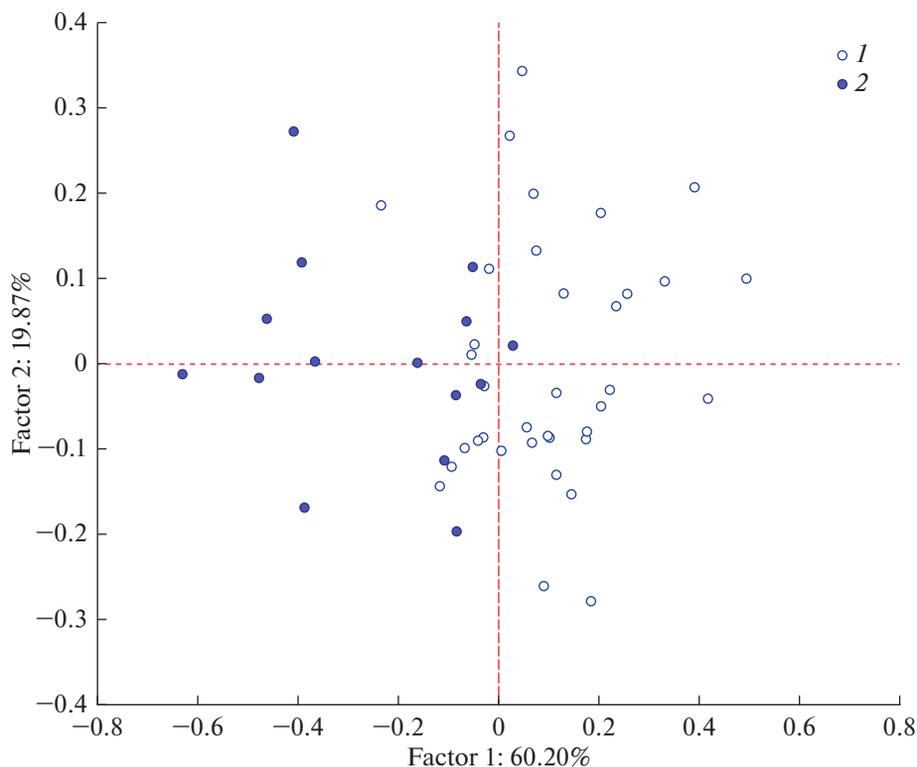


Рис. 4. Расположение точек, соответствующих *V. (S.) sibirica* (1) и *V. (S.) frigida* (2), в пространстве двух главных компонент на основе анализа морфометрических индексов раковины.

нии относительно верхнего края устья линии базального края последнего оборота, а также особенностях скульптурных образований на поверхности раковины.

Для дополнительной оценки конхологических различий была проведена стандартная статистическая обработка промеров раковин. Поскольку различия по основным морфометрическим индексам между выборками *V. (S.) sibirica* из трех обследованных местообитаний (рис. 3) невелики (хотя и достигают для отдельных индексов достоверного уровня), была сформирована обобщенная выборка *V. (S.) sibirica* из бассейна Верхней Оби для сравнения с выборкой *V. (S.) frigida* (собрана в безымянном озере в пойме р. Уксунай). Статистический анализ показал, что эти выборки достоверно различаются по нескольким морфометрическим индексам, в том числе – по основному индексу раковины (табл. 1). Это свидетельствует о довольно существенных различиях в форме и пропорциях раковины между выборками, что дополняет указанные выше качественные различия и служит еще одним аргументом в пользу принадлежности сравниваемых выборок к разным видам.

По результатам исследования этих выборок методом главных компонент на основе анализа

морфометрических индексов раковины (первые две главные компоненты обеспечивают 80% суммарной изменчивости) видно, что точки, соответствующие промерам особей рассматриваемых видов, формируют заметно перекрывающиеся облака (рис. 4), хотя и не совпадающие полностью.

Следует также отметить, что для более многочисленного вида *V. (S.) sibirica*, как показано выше, выборки из разных местообитаний (реки и озера), по большинству индексов различаются не существенно, за исключением основного индекса раковины, но при этом раковины речных моллюсков достоверно меньше по всем абсолютным значениям промеров. Так, между выборками из р. Барсучиха и безымянного озера у ст. Развилка при почти одинаковом числе оборотов (среднее 3.3 и 3.5 соответственно) достоверность различий по *t*-критерию Стьюдента для высоты раковины, ширины раковины и высоты последнего оборота достигает -5.31 ($p = <0.0001$), -6.79 ($p = <0.0001$) и -5.57 ($p = <0.0001$) соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таксономическое положение *V. (S.) sibirica* и *V. (S.) frigida* обсуждалось в работе (Андреева и др., 2021). На основании анализа литературных ис-

Таблица 1. Сравнительная характеристика раковин *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* из водных объектов бассейна Верхней Оби и бассейна р. Таз

Признак	<i>V. (S.) frigida</i>			<i>V. (S.) sibirica</i>			<i>V. (S.) frigida</i> и <i>V. (S.) sibirica</i> из Верхней Оби
	бассейн Верхней Оби (n = 15)	бассейн р. Таз (n = 21)	t-критерий Стьюдента	бассейн Верхней Оби (n = 36)	бассейн р. Таз (n = 24)	t-критерий Стьюдента	t-критерий Стьюдента
ВР, мм	$\frac{1.6-2.0}{1.8 \pm 0.1}$	$\frac{1.6-3.3}{2.3 \pm 0.1}$	-3.78 (0.0006)	$\frac{1.2-1.9}{1.5 \pm <0.1}$	$\frac{1.4-2.2}{1.7 \pm 0.1}$	-3.88 (0.0003)	5.76 (<0.0001)
ШР, мм	$\frac{2.9-4.0}{3.5 \pm 0.1}$	$\frac{3.6-5.5}{4.4 \pm 0.1}$	-5.91 (<0.0001)	$\frac{2.4-4.4}{3.3 \pm 0.1}$	$\frac{3.1-4.9}{3.7 \pm 0.2}$	-3.48 (0.0010)	1.11 (0.2709)
ВПО, мм	$\frac{1.2-1.8}{1.5 \pm 0.1}$	$\frac{1.4-2.7}{1.9 \pm 0.1}$	-3.55 (0.0011)	$\frac{1.1-1.6}{1.3 \pm <0.1}$	$\frac{1.3-1.9}{1.5 \pm 0.1}$	-3.51 (0.0009)	3.78 (0.0004)
ВПН, мм	$\frac{0.6-0.9}{0.8 \pm <0.1}$	$\frac{0.7-1.5}{1.0 \pm <0.1}$	-4.58 (0.0001)	$\frac{0.5-0.9}{0.7 \pm <0.1}$	$\frac{0.6-1.2}{0.8 \pm <0.1}$	-3.86 (0.0030)	2.79 (0.0075)
ВПС, мм	$\frac{0.9-1.4}{1.1 \pm 0.1}$	$\frac{1.2-2.0}{1.5 \pm 0.1}$	-5.58 (<0.0001)	$\frac{0.8-1.3}{1.1 \pm <0.1}$	$\frac{1.0-1.7}{1.2 \pm 0.1}$	-3.22 (0.0021)	0.99 (0.3277)
ШВБ, мм	$\frac{0.6-1.1}{0.9 \pm 0.1}$	$\frac{1.1-1.8}{1.3 \pm 0.1}$	-6.96 (<0.0001)	$\frac{0.7-1.4}{1.0 \pm 0.1}$	$\frac{0.9-1.6}{1.2 \pm <0.1}$	-5.13 (<0.0001)	-1.05 (0.2970)
ШТБ, мм	$\frac{1.3-1.7}{1.5 \pm 0.1}$	$\frac{1.5-2.3}{1.8 \pm 0.1}$	-4.53 (0.0001)	$\frac{1.1-1.8}{1.4 \pm <0.1}$	$\frac{1.3-2.0}{1.5 \pm 0.1}$	-2.99 (0.0041)	1.71 (0.0929)
ШВА, мм	$\frac{1.2-1.6}{1.4 \pm 0.1}$	$\frac{1.4-2.7}{1.8 \pm 0.1}$	-3.51 (0.0013)	$\frac{0.9-1.8}{1.3 \pm 0.1}$	$\frac{1.2-2.1}{1.4 \pm 0.1}$	-2.27 (0.0271)	2.45 (0.0178)
ШТА, мм	$\frac{1.1-1.4}{1.2 \pm <0.1}$	$\frac{1.1-1.9}{1.5 \pm <0.1}$	-4.27 (0.0002)	$\frac{0.9-1.6}{1.2 \pm <0.1}$	$\frac{1.2-1.8}{1.4 \pm <0.1}$	-4.01 (0.0002)	0.29 (0.7656)
ШР/ВР	$\frac{1.63-2.18}{1.95 \pm 0.04}$	$\frac{1.64-2.50}{1.98 \pm 0.04}$	-0.62 (0.5397)	$\frac{2.00-2.58}{2.23 \pm 0.04}$	$\frac{1.89-2.63}{2.24 \pm 0.05}$	-0.35 (0.7285)	-5.87 (<0.0001)
ШТА/ШР	$\frac{0.31-0.39}{0.36 \pm 0.01}$	$\frac{0.25-0.40}{0.34 \pm 0.01}$	1.54 (0.1338)	$\frac{0.29-0.42}{0.37 \pm <0.01}$	$\frac{0.34-0.43}{0.38 \pm 0.01}$	-1.17 (0.2468)	-1.29 (0.2046)
ШТБ/ШР	$\frac{0.39-0.49}{0.42 \pm 0.01}$	$\frac{0.37-0.44}{0.40 \pm <0.01}$	2.42 (0.0211)	$\frac{0.36-0.46}{0.41 \pm <0.01}$	$\frac{0.36-0.46}{0.40 \pm 0.01}$	1.49 (0.1410)	1.08 (0.2871)
ШВБ/ШТБ	$\frac{0.46-0.79}{0.64 \pm 0.03}$	$\frac{0.65-0.87}{0.75 \pm 0.01}$	-4.71 (<0.0001)	$\frac{0.54-1.00}{0.72 \pm 0.04}$	$\frac{0.63-1.00}{0.81 \pm 0.07}$	-3.68 (0.0005)	-2.89 (0.0056)
ШВА/ШТА	$\frac{0.86-1.45}{1.16 \pm 0.05}$	$\frac{1.00-1.93}{1.24 \pm 0.05}$	-0.68 (0.5032)	$\frac{0.82-1.36}{1.06 \pm 0.02}$	$\frac{0.81-1.25}{1.00 \pm 0.03}$	1.82 (0.0739)	2.73 (0.0087)
ВПН/ВР	$\frac{0.37-0.47}{0.43 \pm 0.01}$	$\frac{0.34-0.55}{0.45 \pm 0.01}$	-1.10 (0.2785)	$\frac{0.38-0.54}{0.46 \pm 0.01}$	$\frac{0.37-0.63}{0.48 \pm 0.02}$	-1.69 (0.0967)	-2.26 (p = 0.0282)
ВПС/ВР	$\frac{0.53-0.75}{0.62 \pm 0.02}$	$\frac{0.54-0.80}{0.67 \pm 0.02}$	-1.93 (0.0614)	$\frac{0.64-0.85}{0.72 \pm 0.01}$	$\frac{0.63-0.88}{0.71 \pm 0.02}$	0.56 (0.5767)	-5.74 (<0.0001)
ВПО/ВР	$\frac{0.70-0.94}{0.85 \pm 0.02}$	$\frac{0.70-1.05}{0.84 \pm 0.02}$	0.23 (0.8184)	$\frac{0.81-1.00}{0.90 \pm 0.01}$	$\frac{0.74-1.00}{0.89 \pm 0.02}$	0.72 (0.4693)	-2.77 (0.0078)
ЧО	$\frac{3.10-3.75}{3.42 \pm 0.06}$	—	—	$\frac{3.00-3.75}{3.32 \pm 0.06}$	—	—	1.41 (0.1666)

Таблица 1. Окончание

Признак	<i>V. (S.) frigida</i>			<i>V. (S.) sibirica</i>			<i>V. (S.) frigida</i> и <i>V. (S.) sibirica</i> из Верхней Оби
	бассейн Верхней Оби (n = 15)	бассейн р. Таз (n = 21)	t-критерий Стьюдента	бассейн Верхней Оби (n = 36)	бассейн р. Таз (n = 24)	t-критерий Стьюдента	
ШУ	$\frac{1.2-1.6}{1.4 \pm <0.1}$	—	—	$\frac{1.0-1.6}{1.3 \pm <0.1}$	—	—	1.66 (0.1043)
ВУ	$\frac{1.2-1.7}{1.5 \pm 0.1}$	—	—	$\frac{1.1-1.7}{1.4 \pm <0.1}$	—	—	2.30 (0.0256)
ШУ/ВУ	$\frac{0.86-1.08}{0.95 \pm 0.02}$	—	—	$\frac{0.91-1.08}{0.97 \pm 0.01}$	—	—	-1.28 (0.2062)
ВУ/ВР	$\frac{0.72-0.94}{0.84 \pm 0.02}$	—	—	$\frac{0.76-1.07}{0.93 \pm 0.02}$	—	—	-4.57 (<0.0001)

Примечание. ВР – высота, ШР – ширина раковины соответственно (мм); ВПО – высота последнего оборота (мм), ВПН – высота последнего оборота в его начале, у устья (мм), ВПС – высота последнего оборота в его средней части (на участке, противоположном устью) (мм); ШУ – ширина, ВУ – высота устья соответственно (мм); ШВБ – ширина внутренних оборотов с базальной стороны = ширина пупка (мм); ШТБ – ширина трубки последнего оборота с базальной стороны (мм); ШВА – ширина внутренних оборотов с апикальной стороны (мм); ШТА – ширина трубки последнего оборота с апикальной стороны (мм); ЧО – число оборотов. Над чертой – пределы изменчивости, под чертой – средние значения \pm ошибка среднего. Жирным шрифтом отмечены статистически значимые различия средних, при соответствующих *p* (в скобках).

точников и сравнительно-морфометрических исследований выборки *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* из бассейна р. Таз авторами сделан вывод, что в водных объектах бассейна р. Таз обитают два вида плоскоспиральных Valvatidae: *V. (S.) sibirica* и *V. (S.) frigida*, имеющих достоверные различия по морфологическим признакам и морфометрическим индексам. Аналогичная ситуация выявлена нами и для бассейна Верхней Оби.

При сравнении выборок по обоим рассматриваемым видам из водоемов и водотоков бассейнов р. Таз и Верхней Оби (табл. 1) статистически значимые различия наблюдаются по основным мерным исследованным признакам (высоте и ширине раковины, высоте последнего оборота и др.). Особи из популяций бассейна Верхней Оби (юг Западной Сибири) при одинаковом числе оборотов оказываются достоверно меньше по абсолютным размерам, чем особи из бассейна р. Таз (север Западной Сибири).

И, напротив, по имеющим систематическое значение морфометрическим индексам выборки различаются очень слабо. Это два дополнительных индекса (ШТБ/ШР и ШВБ/ШТБ) для *V. (S.) frigida* и один (ШВБ/ШТБ) для *V. (S.) sibirica*. Выявленный факт позволяет утверждать, что, судя по изученным выборкам, популяции, обитающие в столь разных физико-географических условиях, обладают достаточно стабильными качественными

морфологическими признаками (в первую очередь, – относительная высота завитка), и почти не имеют существенных различий в форме и пропорциях раковины в пределах каждого вида.

Абсолютные размеры тела у многих беспозвоночных – признак, сильно варьирующий в зависимости от условий конкретного местообитания. Для большинства изученных по данному аспекту видов пресноводных моллюсков характерно уменьшение абсолютных размеров по направлению с юга на север (Винарский, 2012). Так, для катушек *Planorbis planorbis* (L., 1758) в Западной Сибири такое уменьшение абсолютных размеров раковины достигает величины более чем в полтора раза, что, возможно, объясняется сокращением “временного горизонта” для роста и развития моллюсков в северных районах (Vinarski, Karimov, 2008). Следует отметить, что связь абсолютных размеров и географической широты местности у брюхоногих моллюсков изучали преимущественно на представителях подкласса легочных (Pulmonata) (Винарский, 2012, 2013), жаберные брюхоногие в этом плане исследованы несопоставимо слабее.

Отмеченные различия в размерах раковины между популяциями *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* бассейнов рек Таз и Верхней Оби, вероятнее всего, свидетельствуют о различиях в локальных условиях обитания (возможно, температурных и

трофических факторах, а также содержанию растворенного кислорода). Водные объекты в пределах бассейна Верхней Оби, в которых был собран изученный материал, отличаются не очень благоприятным для жаберных моллюсков гидрологическим режимом (хотя в некоторых из них численность плоскоспиральных сибировальват может достигать нескольких сотен экз./м²). Это мелкие, сильно заболоченные, с повышенной кислотностью воды. Так, р. Барсучиха берет начало из заболоченного озера и почти на всем протяжении протекает среди торфяников. Кроме того, обследованные пойменные водоемы подвержены сильному обмелению к концу лета. Рассматриваемые виды вальватид имеют ареалы, простирающиеся далеко в Заполярье (Андреева и др., 2021) и адаптированы к обитанию в высоких широтах, поэтому, возможно, пойменные водоемы в бассейне р. Таз более благоприятны для их обитания, чем водоемы аналогичного типа на южной границе ареала.

Также интересны результаты сравнения выборок *V. (S.) sibirica* из речных и озерных местообитаний в бассейне Верхней Оби. Раковины речных моллюсков при почти одинаковом числе оборотов (3.26 и 3.53 соответственно) достоверно меньше по всем мерным признакам, что вполне могло быть связано с худшими условиями обитания для этого вида в реке, поскольку пробу отобрали в конце сентября, и моллюски имели больше времени для развития, чем озерные, которых собрали в августе. Однако достоверные различия по некоторым морфометрическим индексам, в том числе и по основному индексу раковины (ШР/ВР), не нашли объяснения. В то же время имеются наблюдения по внутривидовой изменчивости пресноводных мелких двустворчатых моллюсков сем. Sphaeriidae, связанной, как считают авторы, с особенностями гидролого-гидрохимического режима водоемов (проточностью, заливанием полыми водами в период паводка), которые в свою очередь обуславливают различия в температурном режиме и характере донных осадков, имеющих значение для существования моллюсков. При этом моллюски речных и озерных вод достоверно различаются по морфометрическим показателям, но эти различия не выходят за пределы нормы реакции вида.

Выводы. По результатам исследования в водоемах и водотоках бассейна Верхней Оби, как и на севере Западной Сибири, отмечено два вида плоскоспиральных моллюсков из подрода *Sibirovalvata*: *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica*. Достоверность конхологических различий между *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica*, ранее отмеченная для бассейна р. Таз, подтверждается и на материале из бассейна Верхней Оби, что еще раз свидетельствует о

видовом статусе рассматриваемых форм вальватид. Раковины северных (бассейн р. Таз) и южных (бассейн Верхней Оби) популяций *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* очень слабо различаются по морфометрическим индексам, что указывает на незначительную изменчивость этих признаков в пределах ареала. Различия же между северными и южными популяциями в абсолютных размерах раковины при равном числе оборотов предположительно могут быть объяснены условиями конкретных местообитаний. Более благоприятный температурный режим на юге может нивелироваться недостатком кислорода, в том числе, в период летне-осенней межени.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева С.И., Абакумова Е.А. 2003. К фауне моллюсков семейства Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) водоемов Западно-Сибирской равнины // Естествозн. науки и экология. Ежегодник ОмГПУ. Вып. 7. С. 96.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Бабушкин Е.С. 2021. Моллюски семейства Valvatidae Gray 1840 (Gastropoda, Heterobranchia) бассейна реки Таз (Западная Сибирь) // Ruthenica: Русс. малаколог. журн. Т. 31. № 1. С. 7.
[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(1\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(1).2)
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. 1990. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Определитель. Владивосток: Дальневосточное отделение АН СССР.
- Винарский М.В. 2012. Географическая изменчивость пресноводных моллюсков // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 2. С. 125.
- Винарский М.В. 2013. Изменчивость пресноводных легочных моллюсков (таксономический аспект). Омск: Изд-во ОмГПУ.
- Винарский М.В., Крамаренко С.С., Лазуткина Е.А. и др. 2012. Статистические методы в изучении континентальных моллюсков // Статистические методы анализа в биологии и медицине. Омск: Вариант-Омск. С. 5.
- Гундризер А.Н., Иванова М.А., Новиков Е.А. 1973. Пресноводные моллюски водоемов Тувы // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С. 200.
- Долгин В.Н. 2000. Роль моллюсков в водных экосистемах Субарктики и Арктики Сибири // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы: Мат. науч. конф. Т. 1. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С. 102.
- Долгин В.Н. 2001. Биоразнообразие моллюсков Севера Западной Сибири // Современные проблемы гид-

- робиологии Сибири. Тезисы докл. Всерос. конф. Томск: б/и. С. 34.
- Долгин В.Н. 2012. Пресноводные моллюски бассейна верхнего Енисея и озер Тувы // Вестник ТГПУ. 7 (122). С. 129.
- Долгин В.Н., Пузикова Е.Н. 2007. Пресноводные моллюски Тувы // Моллюски. Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология: сб. науч. работ по мат-лам седьмого (XVI) совещ. по изучению моллюсков. СПб.: Изд. ЗИН РАН С. 88.
- Дунаева Д.В., Бабушкин Е.С., Винарский М.В., Мурашко Ю.А. 2023. К фауне пресноводных моллюсков природного парка “Кондинские озера” (ХМАО-Югра, западная Сибирь) // Наука и инновации XXI века. Т. 2. Сургут: Сургут. гос. ун-т. С. 18.
- Журавлев В.Б. 2003. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та.
- Клишко О.К., Матафонов П.В. 2016. Таксономический состав и разнообразие зообентоса малых рек Верхнеамурского среднегорья // Уч. записки ЗабГУ. Т. 11. № 1. С. 64.
- Красногорова А.Н., Андреева С.И., Андреев Н.И. 2011. Изменчивость раковин *Sphaerium levinodis* Westerlund, 1876 (Mollusca, Bivalvia) из водоемов Западной Сибири // Омский научный вестник. № 1(104). С. 208.
- Кузменкин Д.В. 2019. К биоразнообразию и роли моллюсков в водных объектах низкогорий Алтая и Салаира // Тр. Тигирекского заповедника. Вып. 11. С. 84. https://doi.org/10.53005/20767390_2019_11_84
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др. 2019. Биоразнообразие и структура биоты озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биол. Экол. Т. 30. С. 58.
- Паньков Н.Н., Овчанкова Н.Б., Шадрин Н.Ю. 2016. Фауна гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) востока европейской России, Урала и Западной Сибири // Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. Вып. 3. С. 244.
- Прозорова Л.А., Ситникова Т.Я., Засыпкина М.О. и др. 2009. Пресноводные брюхоногие моллюски (Gastropoda) бассейна оз. Байкал и прилегающих территорий // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Новосибирск: Наука. С. 170.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. 1998. Подрод *Sibirovalvata* рода *Cincinna* (Pectinibranchia, Valvatidae) в России и на сопредельных территориях // Бюлл. Дальневост. малаколог. общ-ва. Вып. 2. С. 54.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука. С. 253.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. 1993. Биогеосистемы лесов и вод России. Новосибирск: Наука.
- Шарый-оол М.О. 2014. Фауна пресноводных моллюсков бассейна Верхнего Енисея // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 734.
- Шихова Т.Г., Митрофанова И.Ю. 2019. Пресноводные моллюски верхнего участка Вятско-Камского междуречья // Биология внутр. вод. № 3. С. 63. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040156>
- Clewing C., Von Oheimb P.V., Vinarski M.V. 2014. Freshwater mollusc diversity at the roof of the world: phylogenetic and biogeographical affinities of Tibetan Plateau Valvata // J. Molluscan Studies. V. 80(4). P. 452. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyu016>
- Glöer P. 2002. Die süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks.
- Glöer P. 2019. The freshwater gastropods of the West-Palaearctis. Volume 1. Fresh- and brackish waters except spring and subterranean snails. Identification key, anatomy, ecology, distribution. Neustadt: Published by the author.
- Middendorff A.Th. 1851. Mollusken // Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. Band II. Zoologie. Theil 1. Wirbellose Thiere. Saint-Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. S. 163.
- Nekhaev I.O. 2021. Freshwater gastropods of the western part of the Kola Peninsula and northern Karelia (northern Europe) // Ruthenica. V. 31(4) P. 147.
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I. 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.
- Vinarski M.V., Karimov A.V. 2008. Geographic variation of *Planorbis planorbis* shells in the waterbodies of Western Siberia (Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae) // Mollusca. V. 26(2). P. 195.
- Vinarski M.V., Andreeva S.I., Andreev N.I. et al. 2007. Diversity of gastropods in the inland waterbodies of Western Siberia // Invertebrate Zool. V. 4(2). P. 173. <https://doi.org/10.15298/invertzool.04.2.06>
- Vinarski M.V., Nekhaev I.O., Glöer P., von Proschwitz T. 2013. Type materials of freshwater gastropod species described by C.A. Westerlund and accepted in current malacological taxonomy: a taxonomic and nomenclatorial study // Ruthenica, Russ. Malacological J. V. 23(2). P. 79.
- Vinarski M.V., Palatov D.M., Marinskiy V.V. 2017. Checklist of the freshwater snails (Mollusca: Gastropoda) of Mongolia // Zootaxa. V. 4317(1). P. 45. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4317.1.2>
- Westerlund C.A. 1873. Fauna molluscorum terrestrium et fluviatilium Sueciae, Norvegiae et Daniae. 2. Sötvatten Mollusker. Stockholm: O.W. Backmann. i-v. S. 297.
- Westerlund C.A. 1877. Sibiriens Land- och Sötvatten Mollusker. I. Kongliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar. V. 14(12). S. 1.

**Planispiral Valvatids (Mollusca: Gastropoda: Valvatidae)
of Subgenus *Sibirovalvata* in Upper Ob Basin**

S. I. Andreeva¹, D. V. Kuzmenkin^{2, *}, and A. N. Krasnogorova¹

¹*Omsk State Transport University, Omsk, Russia*

²*Tigirek State Natural Reserve, Barnaul, Russia*

**e-mail: kuzmenckin@yandex.ru*

In reservoirs and watercourses of the Upper Ob basin (south of Western Siberia) two representatives of the family Valvatidae (Valvatidae) of the subgenus *Sibirovalvata*, having a planispiral shell, have been noted. It is shown that two species of planispiral mollusks from this subgenus live in the region: *Valvata (Sibirovalvata) frigida* and *V. (S.) sibirica*. On the material from the Upper Ob basin, significant conchological differences between *V. (S.) frigida* and *V. (S.) sibirica* by key morphometric indices. According to the results of comparison with the material from the north of Western Siberia, it was found that the shells of the northern (basin of the Taz River) and southern (basin of the Upper Ob) populations of *V. (S.) frigida* and *V. (S.) sibirica* differ very slightly in morphometric indices, which indicates a slight variability of these traits within the range. At the same time, the detected significant differences between the northern and southern populations in the absolute size of the shell can presumably be explained by the conditions of specific habitats. At the same time, a more favorable temperature regime in the south may be offset by a lack of oxygen, including during the summer-autumn low water period.

Keywords: Western Siberia, Upper Ob, valvatids, shell, morphology, morphometric indices, ecology

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.551.4–14

ОЦЕНКА МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ У ПОПУЛЯЦИЙ
АЗИАТСКОГО СОМА *Wallago attu* (Siluridae) ИЗ ПЯТИ РЕК ИНДИИ¹

© 2023 г. Г. Кумар^a, А. Кашьяп^b, М. Сераджуддин^a *

^aИсследовательская лаборатория биологии рыб, факультет зоологии, университет Лакхнау, Лакхнау, 226007 Индия

^bМладшая средняя школа, Говиндпур, Моханлалгандж, Лакхнау, 227305 Индия

*e-mail: lu.fisheries@gmail.com

Поступила в редакцию 22.03.2022 г.

После доработки 19.04.2023 г.

Принята к публикации 02.06.2023 г.

Проанализированы морфологические изменения у азиатского сома *Wallago attu* (Bloch and Schneider, 1801) пойманного в реках Гомти, Ганга, Ямуна в районах Лакхнау, Канпур и Агра в северной Индии, реках Хугли в Калькутте в восточной Индии и Пампа в Керале в южной Индии. Изображения 261 экземпляра *W. attu* (261 экз.) были получены без причинения вреда рыбе для оценки морфометрических изменений с использованием восьми оцифрованных гомологичных ориентиров для трассового анализа и геометрической морфометрии. Морфометрические переменные с поправкой на размер проанализированы с использованием дисперсионного анализа (ANOVA), многомерного дисперсионного анализа (MANOVA), анализа главных компонент (PCA) и анализа дискриминантной функции (DFA). Коэффициенты всех главных компонент положительно и отрицательно коррелировали с 31 значимым ($p < 0.001$) трассовым измерением из-за различий в размере и форме. Морфометрические измерения, относящиеся к области головы, такие как длина головы (HL), диаметр глаз (ED), межглазничная длина (IOL) и длина рыла (SNL), в наибольшей степени способствовали дифференциации популяций при трассовом анализе. Показатели ED, HL, SNL и IOL у рыб р. Ямуна были значительно ($p < 0.001$) меньше, чем у рыб других популяций. Это можно объяснить сильным загрязнением р. Ямуна и разницей в режимах кормления рыб. ГК и относительные искажения показали различия в геометрическом анализе из-за различий в форме тела у разных речных популяций. Диаграмма разброса в DFA выявила присутствие трех отдаленных и различных фенотипических групп *W. attu* среди пяти природных речных популяций рыб с 70.5 и 83.9% в соответствии с классификацией рыб по их группам при трассовом и геометрическом анализе. Обнаружено, что в реках Гомти, Ганга и Хугли имеется единый гомогенный фонд рыб из-за высокого уровня смешения трех речных популяций, в то время как популяции рек Ямуна и Пампа представляли собой две непересекающиеся изолированные группы из-за незначительного смешения. Такие изменения в настоящем исследовании могут быть следствием географической изоляции и фрагментации рек из-за изменения среды обитания, которое ограничивает передвижение рыбы. Это первый отчет о морфометрической оценке *W. attu*, он предоставляет базовые данные для дальнейших исследований запасов, которые были бы полезны для сохранения и устойчивого разведения этой уязвимой рыбы.

Ключевые слова: *Wallago attu*, изменчивость, геометрическая морфометрия, запас, трассовая сетевая система

DOI: 10.31857/S0320965223060177, EDN: KGTWYG

Assessment of Morphometric Variations Among the Populations of Asian Sheat Catfish
Wallago attu (Siluridae) from Five Indian Rivers

G. Kumar¹, A. Kashyap², and M. Serajuddin¹ *

¹Fish Biology Research Lab, Department of Zoology, University of Lucknow, Lucknow, 226007 India

²Junior High School, Govindpur, Mohanlalganj, Lucknow, 227305 India

*e-mail: lu.fisheries@gmail.com

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

Morphological variations of the Asian sheat catfish, *Wallago attu* (Bloch and Schneider, 1801) sampled from the rivers Gomti, Ganga, Yamuna at Lucknow, Kanpur and Agra districts in Northern India, river Hooghly at Kolkata in Eastern India and river Pampa at Kerala in Southern India were analyzed in the present study. Images of 261 specimens of *W. attu* were taken without harming the fish to evaluate the morphometric variation using 8 digitized homologous landmarks for truss analysis and geometric morphometrics. Size corrected morphometric variables were analyzed using analysis of variance (ANOVA), multivariate analysis of variance (MANOVA), principal component analysis (PCA) and discriminant function analysis (DFA). Coefficients of all PCs were positively and negatively correlated to 31 significant ($p < 0.001$) truss measurements due to variations in size and shape. Morphometric measurements lying in the head region such as head length (HL), eye diameter (ED), inter-orbital length (IOL) and snout length (SNL) contributed most to differentiate the populations in truss analysis. The ED, HL, SNL and IOL of Yamuna fish was significantly ($p < 0.001$) smaller than the other fish populations. This could be attributed to the heavy pollution load in the Yamuna River and differences in the feeding regimes of fish. PCs and relative warps depicted differences in geometric analysis because of body shape variations among different river populations. The scatter plot in DFA revealed the presence of three distant and different phenotypic groups of *W. attu* among five wild river populations of fish with 70.5 and 83.9% of correct classification of fish into their original groups in truss and geometric analysis respectively. A single homogenous stock of fish was found to be in the rivers Gomti, Ganga and Hooghly because of a high level of intermixing (maximum misclassification) among the three river populations, whereas Yamuna and Pampa populations were two non-overlapping isolated groups due to negligible intermixing. These variations in the present study might be the effect of geographical isolation and river fragmentation due to the change in habitat that restricts fish movements. This is the first report on the morphometric assessment of *W. attu* that provides base line data for further confirmatory stock studies that would be useful for conservation and sustainable management of this vulnerable fish.

Keywords: *Wallago attu*, variability, geometric morphometrics, stock, truss network system

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.583(285.2):581:551.468.3

УСТОЙЧИВОСТЬ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ К РОСТУ ТРОФИИ
КАК РЕЗУЛЬТАТ ПРОЦЕССОВ В ИХ ЭКОТОННЫХ УЧАСТКАХ
(ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ФИТОПЛАНКТОНА)

© 2023 г. Е. Г. Сахарова^а, *, Л. Г. Корнева^а

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

*e-mail: katya.sah@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2023 г.

После доработки 24.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Степень органического загрязнения экотонных участков (устья р. Ильдь и литорали Волжского плеса Рыбинского водохранилища) определена с помощью показателя сапробности, оцененного по биомассе фитопланктона. Индекс сапробности на защищенном мелководье и в пелагиали был 1.83 и 2.14 в 2009 г., 2.07 и 2.13 – в 2010 г. соответственно. В системе река – водохранилище минимальные средние значения индекса сапробности были отмечены в устьевой области р. Ильдь – 1.94 в 2009 г., 1.87 в 2010 г., 1.88 в 2011 г. В реке и водохранилище его величины были выше и достигали 2.05 и 2.07 в 2009 г., 1.96 и 2.08 в 2010 г., 1.97 и 1.99 в 2011 г. соответственно. Снижение сапробности на мелководьях и в устье реки по сравнению с граничащими водными участками свидетельствует о более высокой интенсивности процессов самоочищения, что может обеспечить за счет экотонных зон устойчивость экосистемы водоема в целом. Аномальные погодные явления, в частности высокие значения летней температуры воды, приводят к дестабилизации особенностей экотонных альгоценозов и, как следствие, к нарушению процесса самоочищения водного объекта.

Ключевые слова: фитопланктон, сапробность, Рыбинское водохранилище, экотонные зоны, устьевые участки, мелководья

DOI: 10.31857/S0320965223060281, **EDN:** LURYXN

ВВЕДЕНИЕ

Экотонные (переходные) участки – мелководья и устья рек – относятся к зонам максимального видового разнообразия. Этому способствует высокая изменчивость факторов среды и активное биогенное обогащение подобных переходных зон. Они являются источниками видового богатства водоема в целом (Болотов и др., 2012; Прокин и др., 2013; Гидроэкология..., 2015). Экотонные участки выступают в качестве буфера, ослабляя поток биогенных веществ (азота и фосфора) и седиментов в водоем, и играют существенную роль в формировании общей продуктивности вод (Гидроэкология..., 2015). Мелководные участки водохранилищ могут депонировать ~10–20% тяжелых металлов и 40–70% биогенных элементов от их общего накопления в водоеме (Шашуловская, 2009). Будучи первичным продуцентом, фитопланктон одним из первых способен реагировать на изменение гидрологических и гидрохимических условий. Оценка сапробности (как степени загрязнения легкоусвояемым органическим веществом) экотонов и граничащих с ними зон по показателям фитопланктона

может информативно отображать качество поверхностных вод и необходима для понимания роли этих участков в функционировании водоема в целом.

Рыбинское водохранилище (59° с.ш., 38° в.д.) – третье по расположению и второе по величине в каскаде волжских водохранилищ. Оно представляет собой полимиктический мелководный мезотрофно-эвтрофный водоем со средней глубиной при НПУ ~5.6 м, с площадью акватории 4550 км², объемом водной массы 25 км³ (Экологические..., 2001). Мелководные участки Рыбинского водохранилища при НПУ составляют 30–44% его площади в речных плесах. Прибрежье служит зоной, в которой формируются богатые и специфические сообщества фитопланктона (Соловьева, Корнева, 2012; Сахарова, Корнева, 2018). Речной сток в водохранилище высокий – 94% поступления всей воды. На малые и средние реки (61 водоток) приходится до 1/3 общего притока (Рыбинское..., 1972). Река Ильдь – малая река, впадающая в Волжский плес Рыбинского водохранилища. Ее длина 46 км, площадь водосбора 240 км², средний расход

Таблица 1. Число видов-индикаторов сапробности и их доля (%) в общем количестве индикаторов сапробности на мелководье, в устьевой области р. Ильдь и в граничащих с ними реке и пелагиали Рыбинского водохранилища

Группа	Река	УО		П	М	
		ФЗ	ПЗ		З	О
Олигосапробы	4, 4	9, 8	14, 10	9, 8	15, 9	8, 7
Олиго-β-мезосапробы	26, 24	27, 2	33, 24	23, 22	36, 22	18, 16
β-мезосапробы	60, 56	61, 51	70, 50	59, 56	88, 54	64, 58
β-α-мезосапробы	10, 9	14, 12	14, 10	8, 8	18, 11	14, 13
α-мезосапробы	6, 5	6, 5	6, 4	5, 5	5, 3	4, 4
α-мезо-полисапробы	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 0.5	1, 1
Полисапробы	1, 1	1, 1	1, 1	1, 1	1, 0.5	1, 1
Всего	108, 59	119, 58	139, 58	106, 62	164, 52	110, 55

Примечание. УО – устьевая область реки; ФЗ – фронтальная зона; ПЗ – переходная зона приемника на мелководье; П – пелагиаль; М – мелководье; З – защищенное, О – открытое мелководье.

1.59 м³/с, общая протяженность устьевой области реки в среднем достигает 8.8 км (Гидроэкология..., 2015). На основании значений электропроводности воды, которая наиболее полно отражает происхождение водных масс, в устьевой области р. Ильдь выделены три зоны, которые достоверно различаются по этому показателю между собой и с граничащими с ними участками (Крылов и др., 2010; Гидроэкология..., 2015): переходная зона притока, фронтальная зона и переходная зона приемника.

Цель работы – оценить роль мелководий и устьевого участка реки в процессах самоочищения водоема на основе сравнения сапробности, рассчитанной по биомассе фитопланктона, переходных пространств и граничащих с ними зон крупного равнинного Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для оценки сапробности экотонных водохранилища анализировали таксономический состав и биомассу фитопланктона. Материал собирали с мая по сентябрь 1 раз в месяц. Пробы водорослей отбирали на мелководных участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2009–2010 гг.: на защищенной литорали, заросшей высшей водной растительностью, и на открытой литорали. В устьевой области р. Ильдь пробы отбирали в переходной зоне притока в 2011 г., во фронтальной и переходной зоне приемника в 2009–2011 гг. Материалом для сравнения послужили пробы, собранные в 2009–2011 гг. на глубоководной станции Волжского плеса Рыбинского водохранилища (в пелагиали) и на участке свободного течения р. Ильдь.

Отбор, концентрирование и обработку проб фитопланктона осуществляли по стандартной методике (Методика..., 1975). Соотнесение видов

к зонам сапробности проводили согласно спискам индикаторных организмов Р. Вегла (Wegl., 1983). Сапробность вод оценивали с помощью индекса Пантле–Букк (Pantle, Buck, 1955) в модификации Сладечека (Sládeček, 1973), рассчитанного по биомассе фитопланктона. Корреляционный анализ проводили с помощью параметрического коэффициента Пирсона для уровня значимости (*p*) 0.05. Для выявления различий в сезонной динамике сапробности использовали однофакторный дисперсионный анализ (*p* < 0.05, one-way ANOVA). Статистическую обработку полученных результатов выполняли в программе Past 3.20.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сапробность изученных экотонных зон Рыбинского водохранилища изменялась в пределах от верхней границы олиго-β-мезосапробной до нижней границы β-α-мезосапробной зоны и в среднем соответствовала величинам, характерным для β-мезосапробных вод (Wegl, 1983). Фитопланктон переходных участков отличался более высоким таксономическим богатством (413 таксона в литоральной зоне и 262 – в устьевой области притока) по сравнению с таковым граничащих участков (в пелагиали водохранилища и реке 171 и 178 таксонов соответственно). Основная часть видов фитопланктона на рассматриваемых участках относилась к β-мезосапробам (табл. 1). Второе место занимали олиго-β-мезосапробные организмы. Число олигосапробов (показателей чистых вод), а также доля α-мезосапробов, α-мезо-полисапробов и полисапробов (индикаторов высокого органического загрязнения) было от 1 до 10%. В устье реки и пелагиали водохранилища относительное число видов – показателей чистых вод (олигоса-

пробов) возрастало в 2–2.5 раза по сравнению с зоной свободного течения реки (табл. 1).

Средневегетационная биомасса и численность фитопланктона в устьевой зоне реки и на мелководных участках достигала больших величин относительно таковых, расположенных в реке и открытой части водохранилища (Сахарова, Корнева, 2018; 2019). Все это позволило рассматривать данные экотонные участки как области наибольшей потенциальной продуктивности. Однако и защищенное мелководье, и устьевая зона реки характеризовались пониженными значениями сапробности по сравнению с граничащими участками. В 2009 г. минимальные средние величины индекса сапробности (1.83) наблюдались на защищенном мелководье, максимальные (2.14) – в пелагиали водохранилища. Сезонный ход индекса сапробности защищенного побережья был достоверно ниже таковых открытой литорали и глубоководного участка водохранилища ($F = 6.91$, $p < 0.03$ и $F = 8.34$, $p < 0.02$ соответственно) (рис. 1а). Все летние месяцы на участках, заросших высшей водной растительностью, сапробность соответствовала олиго- β -мезосапробной зоне, в пелагиали – β -мезосапробной. В период экстремально высоких летних температур 2010 г. показатели органического загрязнения мелководий были выше, чем в 2009 г., однако также характеризовали водоем как β -мезосапробный. Минимальные величины индекса (2.07) зарегистрированы на защищенном побережье. В открытой литорали и пелагиали его значения достигали 2.14 и 2.13 соответственно. С мая по июль сапробность зарастающего мелководья была ниже, чем пелагиали ($F = 8.65$, $p < 0.042$) (рис. 1б). Открытое мелководье занимало промежуточное положение по этому показателю.

В 2009–2011 гг. в системе река–водохранилище минимальные средние значения индекса сапробности были отмечены в устьевой области р. Ильдъ: 1.94 и 1.87 – в переходной зоне приемника в 2009 г. и 2010 г. соответственно, 1.88 – в переходной зоне притока и на фронтальном участке в 2011 г. В реке и водохранилище его величины были выше: 2.05 и 2.07 в 2009 г., 1.96 и 2.08 в 2010 г., 1.97 и 1.99 в 2011 г. соответственно. В летние месяцы 2009 г. значение сапробности устьевых участков реки было на уровне верхней границы олиго- β -мезосапробной зоны, в реке и пелагиали – β -мезосапробной (рис. 2а). В 2010 г. на рассматриваемых станциях прослеживалась тенденция снижения показателя органического загрязнения от весны к осени (рис. 2б). Сезонный ход индекса сапробности реки и фронтального участка, а также пелагиали водохранилища и переходной зоны приемника устьевой области достоверно положительно коррелировали друг с другом ($r = 0.84$, $p < 0.05$ и $r = 0.96$, $p < 0.05$ соответственно). Минимальные значения сапробности в летне-осенний период

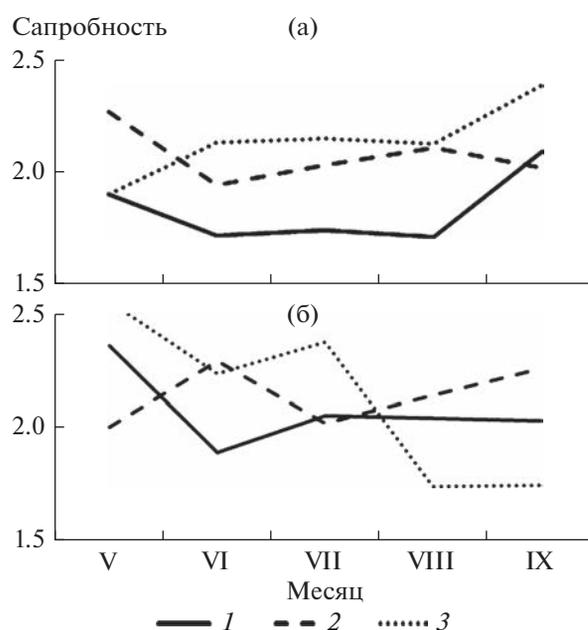


Рис. 1. Сезонная динамика сапробности разнотипных мелководий и пелагиали Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2009 (а) и 2010 (б) гг. 1 – защищенное мелководье, 2 – открытое мелководье, 3 – пелагиаль.

были характерны для переходной зоны приемника устьевой области реки. В 2011 г. сезонный ход индикатора органического загрязнения реки и прилегающей к ней переходной зоны притока ($r = 0.93$, $p < 0.05$), а также реки и фронтального участка ($r = 0.91$, $p < 0.05$) почти повторяли друг друга (рис. 2в).

Находясь на границе пересечения двух зон: реки и водохранилища, суши и водохранилища, в экотонных участках формировались своеобразные планктонные альгоценозы, характеризующиеся более высоким разнообразием, биомассой и числом доминирующих видов (Сахарова, Корнева, 2018; 2019). Когда в зоне свободного течения реки и пелагиали водохранилища наблюдали доминирование цианопрокариот или диатомовых водорослей, на мелководье и в устьевой области складывалось особое полидоминантное сообщество водорослей. Однако следует отметить, что в период более высоких летних температур и снижения уровня воды в 2010–2011 гг. происходило снижение ценотического своеобразия фитопланктона устьевых областей и увеличение его сходства с граничащими зонами (Сахарова, Корнева, 2019). В результате этого сезонная динамика сапробности рассматриваемого экотонного участка в этот период имела высокую степень сходства с таковой граничащих зон.

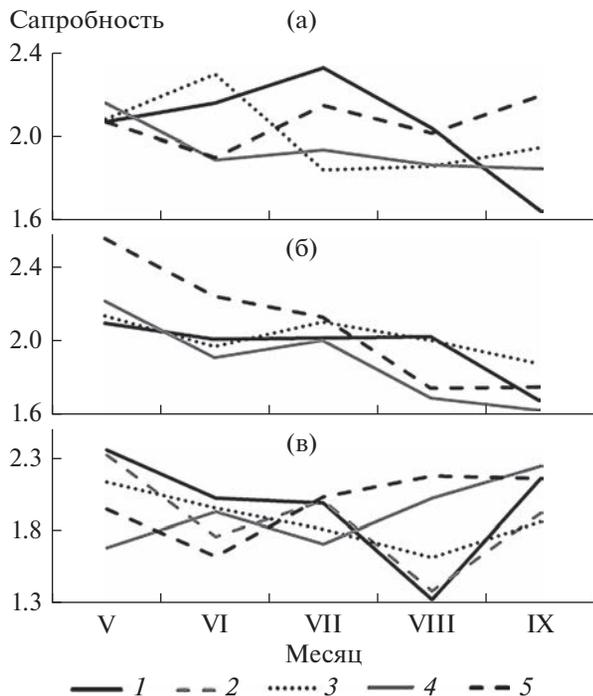


Рис. 2. Сезонная динамика сапробности устьевых участков р. Ильдь и граничащих зон пелагиали и свободного течения реки в 2009 г. (а), 2010 г. (б) и 2011 г. (в). 1 – зона свободного течения реки, 2 – переходная зона притока, 3 – фронтальная зона, 4 – переходная зона приемника, 5 – водохранилище.

На мелководных участках ведущая роль в депонировании большей части органического вещества принадлежит высшей водной растительности. Она имеет преимущества перед водорослями планктона в усвоении биогенных элементов, таким образом, препятствуя “цветению” воды (Scheffer et al., 1993). На защищенных мелководьях, заросших на 60%, не обнаружено “цветения” воды цианопрокариотами. Однако в пелагиали водохранилища отме-

Таблица 2. Средние показатели растворенного кислорода (O_2), биохимического потребления кислорода БПК₅, биомассы бактериопланктона (B) и сапробности (F) зон устьевой области р. Ильдь и граничащих участков

Участок	O_2 , мг/дм ³	БПК ₅ , мг O_2 /дм ³	B , мг/м ³	F
Река	7.73	1.4	540.8	2.00
ПЗ притока	7.2	1.2	—	1.88
ФЗ	6.87	3.2	762.7	1.97
ПЗ приемника	6.83	2.2	670.4	1.92
Рыбинское вдхр.	8.53	1.7	385.2	2.05

Примечание. ПЗ – переходная, ФЗ – фронтальная зона. Значения O_2 , БПК₅ и B даны по: (Гидроэкология..., 2015), “—” – данные отсутствуют.

чен ярко выраженный летний максимум биомассы фитопланктона за счет развития цианопрокариот (β -мезосапробов), что также может служить объяснением увеличения сапробности в глубоководной зоне водохранилища. Повышенные значения сапробности в пелагиали относительно мелководья и устья реки могут свидетельствовать о других источниках поступления органического вещества: с вышерасположенного руслового участка (Соловьева, Корнева, 2012) и из донных отложений (Степанова, 2016).

Сапробность как показатель деструкции, накопления мертвого органического вещества и как показатель органического загрязнения вод, снижалась в экотонных участках водохранилища (табл. 2). В этих зонах, отличавшихся более высокой биомассой и разнообразием планктонных водорослей, наблюдали снижение концентрации кислорода и увеличение биомассы бактериопланктона и биохимическое потребление кислорода (БПК₅) (табл. 2). Последнее свидетельствует о более активном потреблении кислорода за счет работы бактерий и соответственно более интенсивном процессе самоочищения.

Выводы. Экотонные участки водохранилищ служат буфером, обеспечивая устойчивость водоемов к росту трофии и органического загрязнения их вод. Аномальные погодные условия (высокие значения летней температуры воды) могут приводить к нарушению устойчивости экотонных альгоценозов и, как следствие, к нарушению процесса самоочищения водоема. Учитывая важную роль мелководий и устьев рек, необходимо дальнейшее изучение особенностей структуры и функционирования экосистем этих участков водохранилищ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке государственного задания № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болотов С.Э., Крылов А.В., Цветков А.И. и др. 2012. Водные массы и зоопланктон зоны подпора притока Рыбинского водохранилища // Поволжский экол. журн. № 2. С. 134.
- Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. 2015. Ярославль: Филигрань.
- Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И. и др. 2010. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. № 1. С. 65.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Прокин А.А., Цветков А.И. 2013. Макрозообентос узлов слияния рек // Поволжский экол. журн. № 2. С. 200.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Л.: Наука.

- Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г. 2018. Фитопланктон литорали и пелагиали Рыбинского водохранилища в годы с разными температурным и уровнем режимами // Биология внутр. вод. № 1. С. 11. <https://doi.org/10.7868/S0320965218010023>
- Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г. 2019. Влияние температуры и уровня воды на фитопланктон устьевой зоны притока Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 26.
- Соловьева В.В., Корнева Л.Г. 2012. Характеристика сапробности мелководий и пелагиали Волжского плеса Рыбинского водохранилища по фитопланктону // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия: Естественные науки. Т. 21. № 21 (140). С. 34.
- Степанова И.Э. 2016. История изучения биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 75(78). С. 53.
- Шацуловская Е.А. 2009. О накоплении тяжелых металлов в высшей водной растительности Волгоградского водохранилища // Поволжский экол. журн. № 4. С. 355.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та.
- Pantle F., Buck H. 1955. Die Biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. Bd 96. H. 18.
- Scheffer M., Houser S.H., Meijer M.L. et al. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes // Trends in Ecology and Evolution. V. 8. P. 275.
- Sládeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol. H. 7. P. 1.
- Wegl R. 1983. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. Bd 26. P. 1.

The Resistance of Waters to Trophy Increases as a Result of Processes in Their Ecotone Areas (according to Phytoplankton Indicators)

E. G. Sakharova¹ * and L. G. Korneva¹

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

*e-mail: katya.sah@mail.ru

According to the saprobity index, estimated by the phytoplankton biomass, the degree of organic pollution of ecotone areas (the mouth of the Il'd River and the littoral of the Volga reach of the Rybinsk reservoir) was determined. The saprobity index in protected shallow waters was 1.83 in 2009 and 2.07 in 2010; in the pelagial — 2.14 and 2.13 in 2009 and 2010 respectively. In the “river-reservoir” system, the lowest average values of the saprobity index were noted in the mouth area of the Il'd River: in 2009 — 1.94, in 2010 — 1.87, in 2011 — 1.88. In the river and the reservoir, its values were higher: 2.05 and 2.07 in 2009, 1.96 and 2.08 in 2010, and 1.97 and 1.99 in 2011 respectively. The decrease in saprobity in shallow waters and at the mouth of the river, compared to the bordering water, indicates a higher intensity of self-purification processes, which can ensure the sustainability of the ecosystem of the reservoir as a whole. Abnormal weather phenomena, in particular, high summer water temperatures, can lead to destabilization of the features of ecotone algal communities, as a result, to a violation of the process of self-purification of the reservoir.

Keywords: phytoplankton, saprobity, Rybinsk reservoir, ecotone zones, river mouth, shallow waters

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.51

ВЛИЯНИЕ “ЦВЕТЕНИЯ” ВОДЫ НА ПРИБРЕЖНУЮ ЗОНУ
КУРШСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2023 г. С. В. Александров^{a, b, c, *}, М. М. Смирнова^b

^aАтлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия

^bИнститут океанологии им. П.П. Шишова Российской академии наук, Москва, Россия

^cБалтийский федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия

*e-mail: hydrobio@mail.ru

Поступила в редакцию 31.01.2023 г.

После доработки 10.04.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Куршский залив (лагунная экосистема с преимущественно пресноводными условиями) относится к гипертрофным водоемам. На всей акватории, в том числе в прибрежной зоне, имеющей важное рыбохозяйственное и рекреационное значение, ежегодно наблюдается “цветение” воды. Проанализированы ежемесячные данные (2014–2015 гг.) по хлорофиллу *a* и гидрохимическим показателям. Рассмотрены сезонная динамика хлорофилла *a* (обилия фитопланктона) на всей российской акватории Куршского залива и влияние “цветения” воды на гидрохимические и микробиологические показатели в прибрежной зоне у национального парка “Куршская коса” (список Всемирного наследия ЮНЕСКО). В период массового развития цианобактерий (“гиперцветения” воды) их пространственное распределение на российской акватории, оцениваемое по хлорофиллу, определяется ветровым режимом, что обуславливает локальное скопление на отдельных участках. Аккумуляция фитопланктона в прибрежной зоне (включая район вдоль национального парка “Куршская коса”) летом и осенью может формировать неблагоприятные условия по гидрохимическим и микробиологическим показателям, соответствующие гипертрофному и гиперсапробному уровням, многократному превышению ПДК (по БПК₅ и аммонийному азоту, анаэробные условия).

Ключевые слова: “цветение” воды, хлорофилл, фитопланктон, сапрофитные бактерии, гидрохимические показатели, прибрежная зона

DOI: 10.31857/S0320965223060037, EDN: JVKAJD

ВВЕДЕНИЕ

Куршский залив – крупнейшая лагуна Европы (площадь 1584 км², объем 6.2 км³), отделенная от Балтийского моря Куршской косой, для которой характерен слабый водообмен с морем из-за большого стока р. Неман и морского пролива, расположенного в суженной северной части. Соотношение материкового стока (23 км³/год) и притока с моря (5 км³/год) обуславливают преимущественно пресноводные условия (Червинкас, 1959; Ferragin et al., 2008). Водосборный бассейн Куршского залива расположен в основном на территориях Литвы и Беларуси с развитыми сельским хозяйством и промышленностью. Вместе с речным стоком в залив ежегодно поступают

большие объемы биогенных элементов, значительная часть которых удерживается в заливе. Наибольшая биогенная нагрузка была в 1980–1993 гг., когда в залив со стоком р. Неман (95 стока и 98% водосборной территории) поступало 5410 т P/год и 50 300 т N/год. В современный период биогенная нагрузка значительно снизилась, особенно по фосфору (до 1547 т P/год и 44 200 т N/год) (Cetkauskaitė et al., 2001; Vybernaite-Lubiene et al., 2018). Восточная часть российской акватории залива, куда поступает сток р. Неман, характеризуется высокой концентрацией биогенных элементов, особенно в период половодья. В западной части вдоль Куршской косы, где нет речного стока и отсутствуют крупные источники внешней биогенной нагрузки, концентрации биогенных элементов и величины БПК₅ минимальные (Сташко, Александров, 2023). Внешняя биогенная нагрузка, а также внутриводоемные процессы, связанные с накоплением органических соединений, ведут к сильному эвтрофированию

Сокращения: КОЕ – колониеобразующие единицы, НЭБ – научно-экспериментальная база, ПДК – предельно допустимая концентрация, O₂ – концентрация кислорода, Хл – хлорофилл, ЦГМС – Центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, N-NH₄⁺, N_{общ} – концентрация аммонийного и общего азота.

нию вод залива. По уровню первичной продуктивности Куршский залив соответствует гипертрофному статусу и относится к наиболее эвтрофным водоемам Европы: в 2001–2010 гг. первичная продукция была 360–668 г С/(м² · год), а среднее за вегетационный период содержание Хл *a* составило 36–210 мг/м³ (Александров, Горбунова, 2012). В фитопланктоне залива доминируют диатомовые водоросли и цианобактерии (*Actinocyclus normanii* (W. Gregory ex Greville) Hustedt, *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komarek, *Microcystis aeruginosa* (Kutzing) Kutzing и другие виды), характерные для эвтрофных и гипертрофных водоемов (Olenina, 1998; Pilkaitytė, Razinkovas, 2007; Dmitrieva, Semenova, 2011).

Летом и осенью наблюдается массовое развитие цианобактерий, приводящее к “цветению” воды, которое негативно влияет на жизнедеятельность рыб и других гидробионтов (Александров, 2009). Наиболее значительное неблагоприятное воздействие наблюдается в прибрежной зоне, где может происходить локальный замор (Александров et al., 2018). Летом и осенью в воде присутствуют альготоксины (микроцистины и др.), которые могут накапливаться в донных отложениях, зообентосе и рыбах (Paldaviciene et al., 2009; Sulcius et al., 2015; Bukaveckas et al., 2017).

В Куршском заливе наблюдается значительная межгодовая изменчивость показателей трофического статуса, в частности концентрации Хл и первичной продукции. Наиболее высокие величины этих показателей характерны в периоды развития цианобактерий до уровня “гиперцветения” и соответствуют годам наибольшего летнего прогрева воды (>20–22°C) (Александров, Горбунова, 2012; Aleksandrov et al., 2018).

Значительную роль в функционировании экосистемы Куршского залива играет прибрежная зона. Обширное мелководье и эвтрофное состояние вод создают благоприятные условия для развития прибрежно-водной растительности, которая может распространяться на расстояние от 20 до 300 м вглубь залива, формируя своеобразные прибрежные биоценозы. В частности, в южной части Куршской косы у берега расположен широкий пояс тростника обыкновенного с отдельными участками камыша озерного, рогоза узколистного, чередующийся с бухточками, образованными в тростниковых зарослях (Герб, Соколов, 2011). Заросли в прибрежной зоне – место икрометания и нагула молоди и взрослых рыб (плотвы и других), летом концентрация иктиопланктона здесь в десятки-сотни раз выше, чем в открытой части (Минькивичус, Пипинис, 1959; Рыбные..., 1985).

Куршский залив имеет важное рыбохозяйственное и рекреационное значение, в частности, на косе длиной 98 км, отделяющей залив от моря, расположен национальный парк “Куршская ко-

са”.¹ Побережье Куршского залива малонаселенно, единственный город расположен у морского пролива (Клайпеда, 170 тыс. человек), на остальном побережье населенные пункты представлены небольшими поселками (400–1200 жителей), в том числе Рыбачий, Нида, Лесной на Куршской косе.

Куршская коса имеет очень высокую туристско-рекреационную значимость – только российской территории в 2022 г. посетило 900 тыс. человек, но учитывая природоохранные мероприятия в национальном парке и преимущественный отдых людей на морском побережье, это не оказывает большого антропогенного влияния на прибрежную зону залива. Другие малонаселенные прибрежные районы залива также входят в состав природоохранных территорий (природный заказник “Дюнный”, Natura 2000 и др.), хозяйственная деятельность в них мала и слабо влияет на прибрежную экосистему (Kaziukonyte et al., 2021).

Цель работы – оценить влияние “гиперцветения” воды на гидрохимические, гидробиологические и микробиологические показатели в прибрежной зоне Куршского залива на основе ежемесячных наблюдений в 2014 и 2015 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Прибрежную зону Куршского залива исследовали ежемесячно на протяжении безледного периода (март–декабрь) 2014 и 2015 гг. Пробы отбирали на двух точках в районе НЭБ “АтлантНИРО” (13-й км Куршской косы): у берега в небольшой бухте, отделенной от залива зарослями макрофитов (глубина 0.8 м), и на свале глубин в 200 м от берега (глубина 3.0 м). Изучение всей российской акватории (75% всего залива) проводили ежемесячно на 10–11 стандартных точках: в 2014 г. – с марта по октябрь, в 2015 г. – с начала “цветения” воды в июле по ноябрь.

Пробы отбирали в 2014 и 2015 гг. на всех точках в открытой и прибрежной зонах в подповерхностном слое воды (0–0.5 м) для определения гидрологических (температура, прозрачность), гидрохимических (рН, растворенный кислород, БПК₅, аммонийный, нитратный, нитритный и общий азот, минеральный и общий фосфор) и гидробиологических (Хл *a*) показателей. Также в прибрежной зоне в период и после завершения “цветения” воды отбирали пробы для микробиологических исследований (октябрь 2014 г.).

Пробы воды на Хл *a* фильтровали через фильтры МФАС-МА-6 (диаметр пор 0.3 мкм) и определяли оптические плотности спектрофотометрическим методом на спектрофотометре LEKI

¹ Список Всемирного наследия ЮНЕСКО. <http://unesco.ru/unescorussia/sites/>

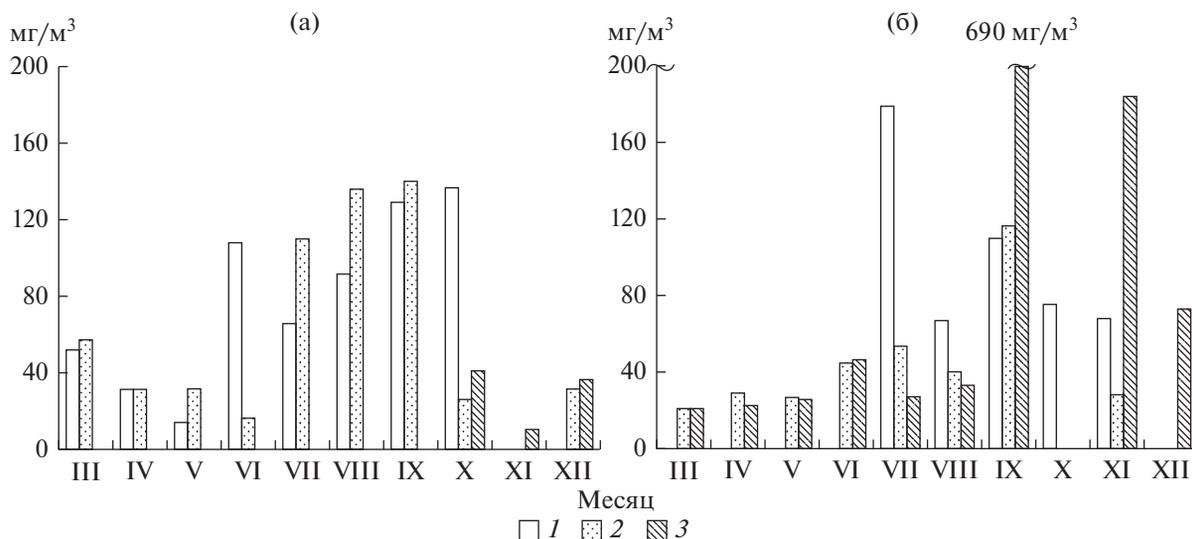


Рис. 1. Сезонная динамика концентрации хлорофилла *a* в 2014 г. (а) и 2015 г. (б). 1 – на открытой акватории, 2 – на свале глубин, 3 – у берега.

SS 2109 согласно ГОСТ 17.1.04.02-90,² на основе уравнений (Jeffrey, Humphrey, 1975). Микробиологические исследования проводили согласно МУК 4.2.1884-04,³ они включали определение численности сапрофитных бактерий, относительного содержания анаэробных бактерий, численности бактерий группы кишечной палочки; посевы инкубировали при 37°C. Содержание в воде растворенного кислорода, величины БПК₅, концентрации биогенных элементов определяли стандартными методами (Руководство..., 2003). Химическое загрязнение оценивали по нормативам предельно допустимых концентраций в воде водных объектов рыбохозяйственного значения⁴ и поверхностных водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования, санитарно-микробиологические показатели для поверхностных водных объектов – по СанПиН 1.2.3685-21.⁵

² ГОСТ 17.1.04.02-90. Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a*.

³ Методические указания 4.2.1884-04. Санитарно-микробиологический санитарно-паразитологический анализ воды поверхностных водных объектов. Дата утверждения: 3 марта 2004 г.

⁴ Приказ Минсельхоза № 552 от 13.12.2016 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”. Зарегистрирован в Минюсте России 13.01.2017 г. № 45203.

⁵ Постановление от 28 января 2021 г. № 2 Об утверждении санитарных правил и норм СанПиН 1.2.3685-21 “Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания”. Зарегистрировано в Минюсте России 29 января 2021 г. № 62296.

Сведения о ветровом режиме получены по данным метеостанций, расположенных в пос. Нида и Храбово у побережья Куршского залива, по температуре воды – на основе ежедневных наблюдений на стандартной гидрометеорологической станции (пос. Открытое) Калининградского ЦГМС, а также собственных экспедиционных измерений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для Куршского залива в условиях небольших глубин (средняя 3.8 м, максимальная 5.8 м), значительной биогенной нагрузки с речным стоком характерна выраженная сезонная динамика гидрологических и гидрохимических показателей, определяющих развитие фитопланктона (Александров и др., 2006; Pilkaitytė, Razinkovas, 2006; Ferrarin et al., 2008; Сташко, Александров, 2023). В 2014–2015 гг. водоем очистился от льда в период 20–28 февраля и, как следствие, активная вегетация фитопланктона началась в марте, что соответствует среднемноголетнему состоянию. В этот период в фитопланктоне залива, включая прибрежную зону, активно развиваются диатомовые водоросли (Dmitrieva, Semenova, 2011). В среднем для российской части залива концентрация Хл *a* в марте достигала 52 мкг/л, в апреле – 31 мкг/л (рис. 1), чему способствовало высокое содержание биогенных элементов за счет зимней аккумуляции (концентрация нитратного азота 574 и 517 мкг N/л соответственно). После исчерпания минеральных форм биогенных элементов в мае (нитратный азот 22 мкг N/л) обилие фитопланктона снижалось (Хл *a* – 14 мкг/л).

В лагунной экосистеме гипертрофного Куршского залива наблюдаются выраженные одновер-

шинные кривые сезонной динамики продукции и обилия фитопланктона, характерные для других высокоэвтрофных водоемов умеренной зоны (Трифонов, 1990). Согласно многолетним исследованиям при прогреве воды до 20–22°C в Куршском заливе начинается массовое развитие цианобактерий (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komarek, *Microcystis aeruginosa* (Kutzing) Kutzing), приводящее к длительному “цветению” воды (Olenina, 1998; Pilkaitytė, Razinkovas, 2006, 2007; Bartoli et al., 2018). Обычно такой устойчивый прогрев наблюдается в июле, но межгодовые различия климатических условий могут оказывать влияние. В частности, по данным Калининградской ЦГМС, в 2014 г. кратковременный прогрев воды до 20°C отмечен в середине июня, что, возможно, обусловило интенсивное развитие цианобактерий, при котором величина Хл *a* в среднем для залива достигла 107 мкг/л (рис. 1а). В 2015 г. в июне температура была на 2–3°C ниже и только в июле вода прогрелась >20°C, что способствовало массовому развитию цианобактерий, в результате которого величина Хл *a* (в среднем 179 мкг/л) соответствовала уровню, принимаемому как “гиперцветение” воды (>100 мкг/л) (рис. 1б). Куршский залив характеризуется длительным периодом “цветения” воды, охватывающим осенний сезон. В частности, концентрации Хл *a* > 100 мкг/л (на 50–70% станций) наблюдали в сентябре 2014 г. (80–263, в среднем 129 мкг/л), октябре 2014 г. (42–362, в среднем 136 мкг/л) и сентябре 2015 г. (43–240, в среднем 110 мкг/л). В 2014 г. осенние величины Хл *a* были наибольшими в сезонной динамике фитопланктона (рис. 1).

Для гипертрофного Куршского залива характерно слабое использование водорослей зоопланктоном, в среднем за вегетационный период потребляется 17–21% первичной продукции и 6–14% биомассы фитопланктона. Летом и осенью в период “цветения” воды оно снижается до 4% из-за преобладания нитчатых цианобактерий, недоступных для фильтрации зоопланктоном (Семенова, Александров, 2009; Dmitrieva, Semenova, 2011). В результате большие массы цианобактерий могут длительно накапливаться в заливе до их бактериального разложения, часто формируя скопления в прибрежной зоне.

Пространственное распределение Хл *a* на акватории Куршского залива характеризуется неоднородностью. Заток морских вод и основной речной сток (с р. Неман) приходится на северную часть, относящуюся к Литве. В южной части (российская акватория) ветровой режим служит основным фактором, определяющим гидродинамические процессы. Этот фактор может оказывать значительное влияние на локализацию нитчатых цианобактерий (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Planktothrix agardhii*) (Pilkaitytė, Razinkovas, 2006; Bresciani et al., 2014).

Примером может быть распределение Хл *a* на акватории залива 24 июля 2015 г. в период массового развития цианобактерий (летнего “цветения” воды). В предшествующую неделю были устойчивые западные и юго-западные ветра (3–7 м/с), что обусловило скопление водорослей в юго-восточной части залива (Хл *a* 263–359 мкг/л), в западной части их обилие было ниже уровня “гиперцветения” (<100 мкг/л) (рис. 2а). Согласно многолетним данным, такое распределение обилия фитопланктона достаточно типично, поскольку в течение года преобладают западные ветра (Барина, 1999). Следствием такого распределения водорослей, 30 июня 2015 г. были низкие концентрации Хл *a* в прибрежной зоне Куршской косы у НЭБ “АтлантНИРО” – 40 мкг/л в 200 м от берега и 33 мкг/л в прибрежной небольшой бухте, отделенной от залива зарослями камыша и тростника (рис. 1б). В этом случае прибрежно-водная растительность оказывает в определенной степени барьерную “фильтрующую” функцию для прибрежной зоны.

Иное пространственное распределение отмечено 22 сентября 2015 г., когда также отмечено “гиперцветение” вод. В восточном районе залива концентрации Хл *a* были наименьшими (43–73 мкг/л), в западной части у Куршской косы они превышали 200 мкг/л (рис. 2б). В результате в районе НЭБ “АтлантНИРО” в 200 м от берега величина Хл *a* была 116 мкг/л, а у берега в небольшой бухте в зарослях макрофитов достигала 690 мкг/л (рис. 1б). Такое скопление водорослей в западной части залива было обусловлено более редкими восточными ветрами в предшествующие дни (17–18 сентября 2015 г.), сила которых (5–7 м/с) сформировала ветровые течения и позволила не только аккумулировать цианобактерии, но и преодолеть барьер из зарослей макрофитов, сконцентрировав водоросли в прибрежных полузакрытых бухтах. Распределение Хл *a* подтверждают данные по фитопланктону, согласно которым биомасса в прибрежной зоне Куршской косы в сентябре 2015 г. увеличилась по сравнению с июлем в среднем с 29 до 163 г/м³, достигая 433 г/м³. Основу скопления составлял *Aphanizomenon flos-aquae* (148–420 г/м³) (Герб и др., 2016). Это характерный для Куршского залива вид, образующий масштабные “цветения” (Olenina, 1998; Pilkaitytė, Razinkovas, 2007). Его трихомы формируют поверхностные скопления и, вероятно, хорошо переносятся ветровыми течениями, аккумулируясь у берега.

Ранее для Куршского залива по результатам исследований в августе 2002 г. было показано, что скопление цианобактерий в прибрежной зоне влечет формирование анаэробных условий и замор рыб (Александров, 2009; Aleksandrov et al., 2018). Ежемесячные наблюдения в 2014 г. и 2015 г.

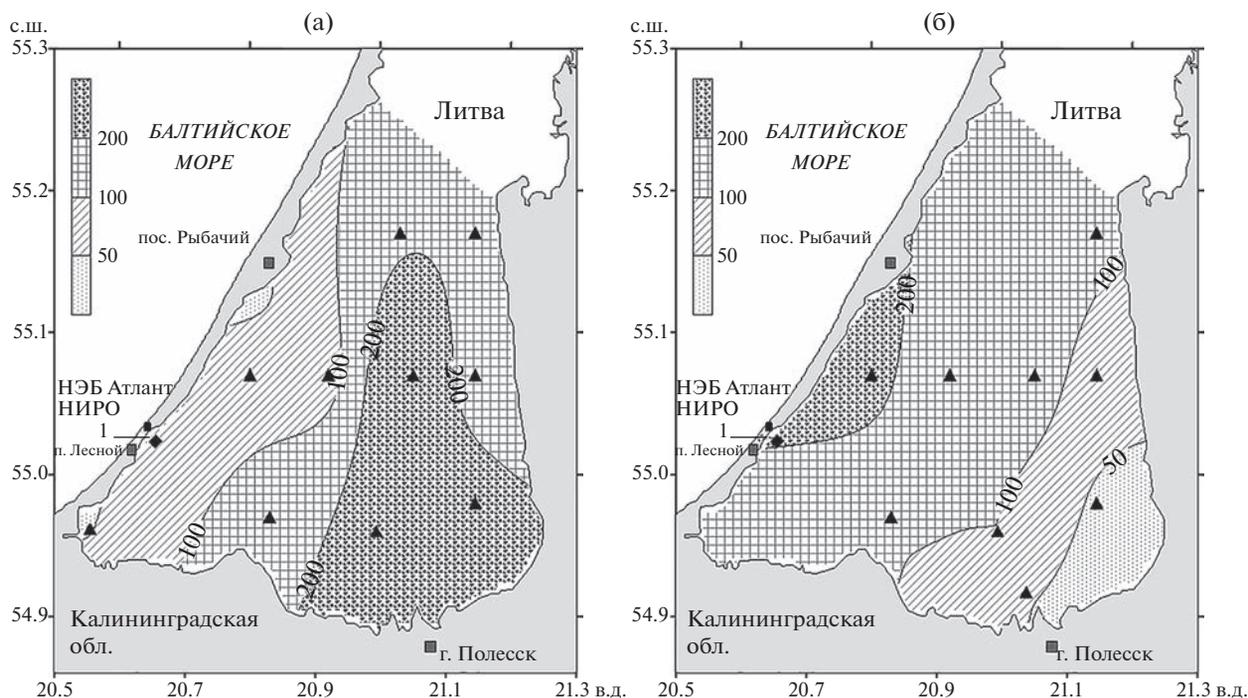


Рис. 2. Пространственное распределение Хл а (50, 100, 200 мкг/л) в российской части Куршского залива в июле (а) и сентябре (б) 2015 г. ▲ — точки мониторинга, 1 — район наблюдения в прибрежной зоне.

позволили комплексно рассмотреть влияние скопления фитопланктона на гидрохимические и микробиологические показатели в прибрежной зоне. В результате, в сентябре 2015 г. при скоплении фитопланктона в прибрежной бухте, отделенной зарослями макрофитов, величина БПК₅, как показателя содержания органического вещества, достигла 52 мг/л (рис. 3), что в 25 раз выше ПДК (2.1 мг/л) для рыбохозяйственных водоемов (Приказ Минсельхоза № 552 от 13.12.2016 г.) и в 13 раз выше для рекреационного водопользования (СанПиН 1.2.3685-21). Другим результатом скопления фитопланктона были высокие величины общего азота и фосфора (12382 мкг N/л и 697 мкг P/л соответственно) (рис. 4). Разложение фитопланктона привело к формированию анаэробных условий (концентрация O₂ 0 мг/л) (рис. 3б) и гибели гидробионтов в результате накопления в воде токсичного для рыб аммонийного азота (N-NH₄⁺) в концентрации 1703 мкг/л, в 4 раза превышающей ПДК (400 мкг/л) для рыбохозяйственных водоемов (Приказ Минсельхоза № 552). На удалении 200 м от берега неблагоприятные условия сказывались значительно меньше, в частности, концентрация кислорода была 8.6 мг/л (86% насыщения), БПК₅ — 5.1 мг/л, но было отмечено высокое содержание N-NH₄⁺ (1018 мкг N/л), превышающее ПДК.

Аналогичные явления также наблюдали в 2014 г., когда высокие величины БПК₅, N-NH₄⁺ и близкие к анаэробным условия регистрировали в июле и, особенно в сентябре, как следствие многомесячного “гиперцветения” вод залива. По результатам исследования всей акватории 21 августа 2014 г. в западной части залива вдоль Куршской косы отмечено “гиперцветение” воды (Хл а 137–179 мкг/л), а в течение 10 сут перед отбором проб в прибрежной зоне (11 сентября 2014 г.) был устойчивый восточный ветер (2–5 м/с), который обуславливал сгон фитопланктона. В результате в прибрежной зоне были зафиксированы максимальные за 2014 и 2015 гг. величины БПК₅ (76 мг/л) и N-NH₄⁺ (2896 мкг/л), концентрация O₂ была лишь 0.2 мг/л, однако на удалении 200 м от берега гидрохимические показатели возвращались к среднему для залива уровню (рис. 3, рис. 4). Наблюдаемые неблагоприятные условия были, во многом, обусловлены слабым водообменном прибрежных зон, заросших прибрежно-водной растительностью (тростником, камышом), с открытой акваторией Куршского залива. Негативное влияние накопления органического вещества в зарослях растительности прибрежной зоны отмечали на протяжении многих десятилетий (Минкявичус, Пипинис, 1959; Рыбные..., 1985; Aleksandrov et al., 2018).

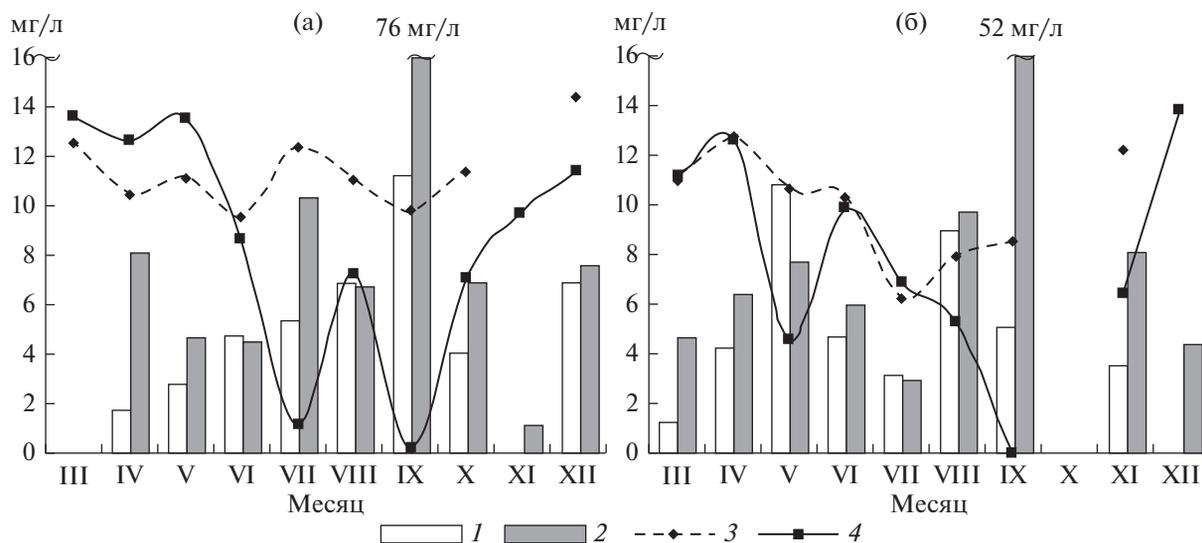


Рис. 3. Сезонная динамика BPK₅ и растворенного кислорода на свале глубин (1 и 3 соответственно) и у берега (2, 4) в 2014 г. (а) и 2015 г. (б).

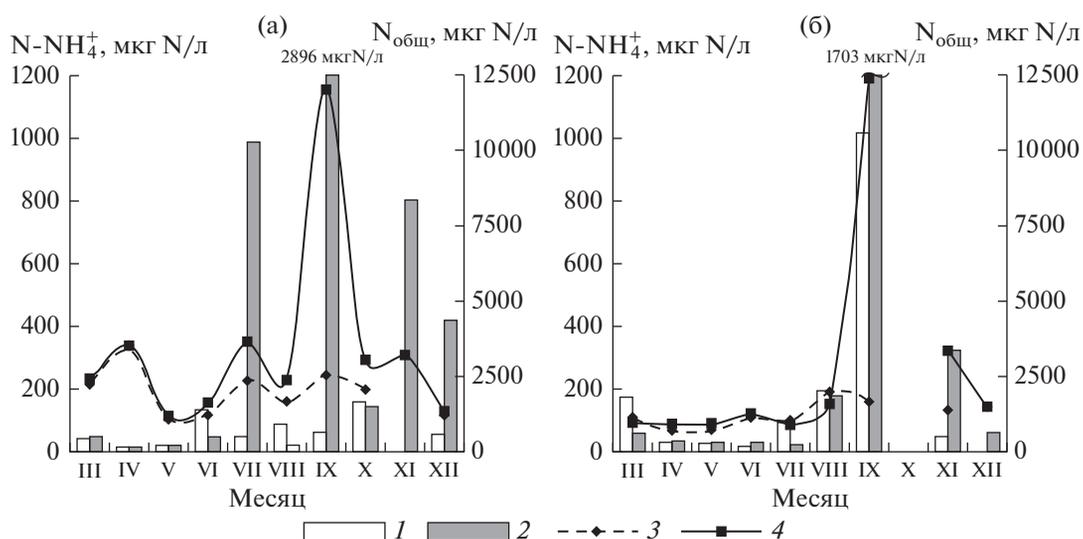


Рис. 4. Сезонная динамика аммонийного азота (N-NH₄⁺) и общего азота (N_{общ}) на свале глубин (1, 3) и у берега (2, 4) в 2014 г. (а) и 2015 г. (б).

В открытой части водоема на глубинах 4–5 м даже при скоплении водорослей, например в июле 2015 г. (Хл *a* в южной и центральной частях залива у поверхности – до 308 и 359 мкг/л, у дна – 182 и 102 мкг/л соответственно), содержание O₂ в воде было 12–13 мг/л (130–150%) из-за активно идущих процессов фотосинтеза. Первичная продукция фитопланктона на этих станциях достигала максимальных величин (4.6–6.1 г С/(м³ · сут)), которые соответствовали гипертрофному уровню (>2 г С/(м³ · сут)) согласно трофической классификации (Бульон, 1994; Nakanson, Bouillon, 2002). Наблюдался положительный баланс между образо-

ванием и разложением органического вещества в водоеме, соответствующий накоплению O₂. Вместе с тем, концентрация N-NH₄⁺ (456–702 мкг/л) превышала ПДК для рыбохозяйственных водоемов. Как следствие, анаэробные условия в период “гиперцветения” воды характерны только для прибрежных зон, но превышение ПДК по гидрохимическим показателям может охватывать значительную акваторию Куршского залива.

“Гиперцветение” вод на всей акватории залива при повышенном прогреве может наблюдаться до конца октября. В частности, 20 октября 2014 г.

при температуре воды 12°C концентрация Хл *a* достигала в центре залива 362 мкг/л (в среднем для залива 136 мкг/л), а 21 октября 2015 г. при температуре 8°C “гиперцветение” уже прекратилось (Хл *a* в среднем 75 мкг/л) (рис. 1). По данным Калининградского ЦГМС, температура воды в октябре 2014 (10.8°C) и 2015 гг. (8.1°C) была выше и ниже средней (9.2°C) за период 2001–2015 гг. Лишь в ноябре из-за уменьшения солнечной радиации и охлаждения вод до 4°C было заметно прекращение интенсивной вегетации фитопланктона на всей акватории залива (Хл *a* в 2015 г. в среднем 67 мкг/л), в том числе и на свале глубин в 200 м от берега в районе Куршской косы (28 мкг/л) (рис. 1). Однако у берега, прежде всего в небольших бухтах, образованных зарослями прибрежно-водной растительности, сохранялись высокие значения биомассы фитопланктона, которые скопились в предыдущие месяцы “цветения” воды и постепенно разлагались. Например, 17 ноября 2015 г. в воде сохранялись повышенные величины Хл *a* (184 мкг/л), БПК₅ (8 мг/л) и N-NH₄⁺ (323 мкг/л), которые были многократно ниже, чем в период экстремального скопления водорослей в сентябре 2015 г.

Скопление фитопланктона в период “цветения” и его последующее разложение оказывает значительное влияние на микробиологические показатели в прибрежной зоне Куршского залива. Продолжающееся в сентябре–октябре 2014 г. “гиперцветение” воды способствовало аккумуляции фитопланктона у берега, где, как уже отмечали, зарегистрированы экстремальные гидрохимические показатели (БПК₅ 76 мг/л, N-NH₄⁺ 2896 мкг/л, O₂ 0.2 мг/л) и происходило интенсивное развитие сапрофитных бактерий, численность которых 3 октября 2014 г. была 100 тыс. КОЕ/мл. Последующий период соответствовал интенсивным процессам разложения биомассы, в результате чего к 22 октября 2014 г. в воде уже отсутствовало скопление фитопланктона, наблюдался бурый цвет воды и стойкий гнилостный запах. Высокая концентрация органических продуктов лизиса клеток фитопланктона, характерная для завершающих фаз “цветения”, создала благоприятную среду для развития сапрофитных бактерий, в результате их численность увеличилась до 410 тыс. КОЕ/мл. Активное разложение биомассы фитопланктона, происходящее в анаэробных условиях, способствовало увеличению численности анаэробных бактерий. Если 3 октября 2014 г. 56% штаммов выросли в анаэробных условиях, то 22 октября 2014 г. их доля увеличилась до 80%. Сапрофитные бактерии — наиболее распространенная группа микроорганизмов — обеспечивает самоочищение водных экосистем и играет важнейшую роль в трансформации углерода и биогенных элементов в микробиальной сети. В состав микробиального сообще-

ства прибрежной зоны Куршского залива в октябре 2014 г. входили представители четырех родов (*Aeromonas*, *Staphylococcus*, *Bacillus*, *Pseudomonas*) и сем. Enterobacteriaceae. В процессе микробиальной трансформации скопившихся масс водорослей доля кокковых бактерий рода *Staphylococcus* снижалась (с 48 до 10%), а палочковидных спорообразующих рода *Bacillus* увеличивалась (с 5 до 45%). Следствием их активной жизнедеятельности и разложения основной массы фитопланктона стало значительное снижение БПК₅ до 7 мкг и Хл *a* до 41 мкг/л к 30 октября 2014 г.

Интенсивное развитие сапрофитных бактерий в прибрежной зоне Куршского залива (510–1300 тыс. КОЕ/мл) также отмечено в июле 2014 г. Преобладали факультативно-анаэробные бактерии родов *Aeromonas* и *Bacillus* (Цыбалева и др., 2016). В этот период у косы (200 м от берега) наблюдали “гиперцветение” воды (Хл *a* 110 мкг/л), а у берега — интенсивное разложение водорослей, при котором N-NH₄⁺ было 987 мкг/л, O₂ — 1.1 мг/л (рис. 1а, 2а, 3а). Более высокая численность сапрофитных бактерий в прибрежной зоне в июле по сравнению с октябрём 2014 г., связана, в том числе, с температурой воды (среднемесячная температура 20.8 и 10.8°C соответственно, по данным Калининградского ЦГМС).

Наряду с положительной ролью в трансформации избыточных масс фитопланктона и нормализации гидрохимических показателей, интенсивное развитие сапрофитных бактерий имеет неблагоприятные последствия. В частности, в состав доминирующего рода *Staphylococcus* входит ряд патогенных и условно-патогенных для человека видов, в том числе золотистый стафилококк (*Staphylococcus aureus*), выделенный в Куршском заливе. Другой показатель неблагополучного санитарного состояния прибрежной зоны в период “цветения” воды — присутствие бактерий группы кишечной палочки из сем. Enterobacteriaceae. В процессе разложения биомассы фитопланктона и улучшения санитарного состояния вод с 3 по 22 октября 2014 г. их доля снизилась с 9 до 1% общего числа сапрофитных бактерий. В июле 2014 г. отмечено присутствие бактерий *Escherichia coli* (Цыбалева и др., 2016). В целом, полученные микробиологические показатели свидетельствуют о неблагоприятных санитарных условиях, формирующихся в прибрежной зоне Куршского залива в период “цветения” воды, для населения, в том числе, для целей рекреационного использования в национальном парке “Куршская коса”.

Потенциальная опасность многократно возрастает, учитывая, что виды цианобактерий, которые продуцируют альготоксины, включая *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii* (Paldaviciene et al., 2009; Overlingé et al., 2021), создают высокую биомассу в период “цветения” воды в

Куршском заливе. В частности, в сентябре 2015 г. в прибрежной зоне биомасса *Planktothrix agardhii* достигала 6.7 г/м^3 , *Microcystis* sp. – 5.0 г/м^3 (Герб и др., 2016). В период “цветения” формирующиеся у берега полуразложившиеся массы цианобактерий, включая *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii*, содержат очень высокие концентрации микроцистинов (гепатотоксичных токсинов) (до 154 мкг/л), которых может быть в 30–300 раз больше, чем в воде залива (Sulcius et al., 2015). Наблюдаемые концентрации микроцистинов многократно превышают рекомендации Всемирной организации здравоохранения о их содержании в воде для питьевого водоснабжения (постоянно до 1 мкг/л и краткосрочно в течение двух недель до 12 мкг/л) и для рекреационных целей (24 мкг/л).⁶

В пресноводной лагунной экосистеме Куршского залива длительное массовое развитие цианобактерий, образующее “цветение” воды, формирует наивысший для водоемов гипертрофный уровень ($\text{Хл } a > 100 \text{ мкг/л}$, биомасса фитопланктона $>20 \text{ г/м}^3$) (Трифонова, 1990; Бульон, 1994; Nakanson, Boulion, 2002) и гиперсапробный уровень (численность сапрофитных бактерий $>100 \text{ тыс. КОЕ/мл}$).⁷ Средняя за вегетационный период (март–октябрь) величина $\text{Хл } a$ (78 мкг/л в 2014 г.) в 1.5–2.2 раза выше, чем в рядом расположенной эвтрофно-гипертрофной лагунной экосистеме Вислинского залива ($32\text{--}52 \text{ мкг/л}$), где солоновато-водность и проточность препятствуют длительному “цветению” воды (Александров, Горбунова, 2012). На акватории Балтийского моря в наиболее эвтрофированной прибрежной зоне у Калининградского п-ова обилие фитопланктона на 1–2 порядка ниже ($\text{Хл } a 7\text{--}10 \text{ мкг/л}$, биомасса $1.5\text{--}2 \text{ г/м}^3$ в периоды максимального весеннего и летнего развития) (Кудрявцева и др., 2018), что создает благоприятные условия для рекреационного использования морского побережья Куршской косы.

Выводы. Сезонная динамика $\text{Хл } a$ (обилие фитопланктона) на открытой акватории Куршского залива характеризуется типичной для высокоэвтрофных водоемов одновершинной кривой, обусловленной массовым развитием цианобактерий (“цветением” воды) в июне–октябре. Прогрев воды оказывает значительное влияние на сроки и интенсивность “цветения” (оцениваемые по Хл), ветровой режим – на его пространственное распределение в центральной и южной частях (российская акватория) залива. В 2014–2015 г. при прогреве воды

$>20^\circ\text{C}$ наблюдали “гиперцветение” воды, средние для российской акватории величины $\text{Хл } a$ достигали $136\text{--}179 \text{ мкг/л}$, соответствуя гипертрофному уровню. При скоплении цианобактерий (*Aphanizomenon flos-aquae* и др.) в период “гиперцветения” в прибрежной зоне ($\text{Хл } a$ до 690 мкг/л) летом и осенью 2014–2015 гг. резко ухудшались гидрохимические показатели (БПК₅ до $52\text{--}76 \text{ мг/л}$, N-NH_4^+ – $1703\text{--}2896 \text{ мкг/л}$), многократно превышая ПДК для рыбохозяйственных водоемов и для рекреационного водопользования, формировались анаэробные условия, обуславливающие гибель гидробионтов. Разложение фитопланктона способствовало интенсивному развитию сапрофитных бактерий, численность которых ($100\text{--}1300 \text{ тыс. КОЕ/мл}$) соответствовала гиперсапробному уровню, в воде присутствовали патогенные и условно-патогенные виды. В открытой части залива (глубины $>3 \text{ м}$) даже при скоплении водорослей ($\text{Хл } a > 300 \text{ мкг/л}$) содержание кислорода в воде превышало 100%. Неблагоприятные условия были, во многом, обусловлены слабым водообменом прибрежных зон, заросших прибрежно-водной растительностью, с открытой акваторией Куршского залива. “Цветение” воды и скопление цианобактерий в прибрежной зоне (в том числе у национального парка “Куршская коса”) представляют высокий риск не только для жизнедеятельности гидробионтов, но и для здоровья человека, в том числе при рекреационном использовании прибрежных территорий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ пространственного распределения выполнен в рамках госзадания Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (тема № FMWE-2021-0012); анализ сезонной динамики – в рамках госзадания БФУ им. И. Канта (тема № FZWM-2023-0004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров С.В. Влияние “цветения” синезеленых водорослей на экологическое состояние Куршского залива // Вода: химия и экология. 2009. № 4. С. 2.
- Александров С.В., Горбунова Ю.А. 2012. Продукция фитопланктона и содержание хлорофилла в эстуариях различного типа // Вестн. Балт. фед. ун-та им. И. Канта. № 1. С. 90.
- Александров С.В., Сенин Ю.М., Смыслов В.А. 2006. Первичная продукция, содержание хлорофилла и биогенных элементов как показатели экологического состояния Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Биология внутр. вод. № 1. С. 41.
- Барина Г.М. 1999. Климат // Калининградская область: очерки природы. Калининград: Янтар. сказка. С. 54.
- Бульон В.В. 1994. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука.

⁶ Cyanobacterial toxins: microcystins. Background document for development of WHO Guidelines for drinking-water quality and Guidelines for safe recreational water environments. 2020. Geneva: World Health Organization (WHO/HEP/ECH/WSH/2020.6).

⁷ ГОСТ 17.1.2.04-77. Охрана природы. Гидросфера. Показатели состояния и правила таксации рыбохозяйственных водных объектов.

- Герб М.А., Полунина Ю.Ю., Ланге Е.К. и др. 2016. Характеристика биологических сообществ литорали западного побережья Куршского залива по данным гидробиологического мониторинга в 2015 году // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка “Куршская коса”. Вып. 12. Калининград: БФУ им. И. Канта. С. 97.
- Герб М.А., Соколов А.А. 2011. Прибрежно-водная и береговая растительность Куршского залива в пределах национального парка “Куршская коса” // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка “Куршская коса”: Сб. науч. статей. Калининград: БФУ им. И. Канта. С. 5.
- Кудрявцева Е.А., Александров С.В., Дмитриева О.А. 2018. Сезонная изменчивость первичной продукции и состава фитопланктона в береговой зоне российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря // Океанологические исследования. Т. 46. № 3. С. 99.
[https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2018.46\(3\).7](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2018.46(3).7)
- Минкявичус А., Пипинис И. 1959. Обзор флоры и растительности залива Куршю Марес // Куршю Марес. Вильнюс: АН Лит. ССР. С. 109.
- Рыбные ресурсы Куршского залива: характеристика, рациональное использование, пути повышения продуктивности. 1985. Калининград: Кн. изд-во.
- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. 2003. М.: Изд-во ВНИИ рыб. хоз-ва и океаногр.
- Семенова А.С., Александров С.В. 2009. Потребление первичной продукции зоопланктоном и использование его структурно-функциональных характеристик для оценки трофности водоема // Биология внутр. вод. № 4. С. 57.
<https://doi.org/10.1134/S1995082909040099>
- Сташко А.В., Александров С.В. 2023. Особенности пространственного распределения гидрохимических показателей в Куршском заливе Балтийского моря в 2018–2022 годах // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 6. № 1. С. 104.
<https://doi.org/10.47921/2619-1024-2023>
- Трифорова И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука.
- Цыбалева Г.А., Кузьмин С.Ю., Казимирченко О.В. 2016. Гидробиологическая и микробиологическая характеристика западной прибрежной зоны Куршского залива в 2014 году // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка “Куршская коса”. Вып. 12. Калининград: БФУ им. И. Канта. С. 138.
- Червинкас Э. 1959. Основные черты гидрологического режима // Куршю Марес. Вильнюс: АН Лит. ССР. С. 47.
- Aleksandrov S., Krek A., Bubnova E. et al. 2018. Eutrophication and effects of algal bloom in the south-western part of the Curonian Lagoon alongside the Curonian spit // Baltica. V. 31. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.5200/baltica.2018.31.01>
- Bartoli M., Zilius M., Bresciani M. et al. 2018. Drivers of Cyanobacterial Blooms in a Hypertrophic Lagoon // Frontiers Mar. Scie. V. 5. P. 434.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00434>.
- Bresciani M., Adamo M., De Carolis G. et al. 2014. Monitoring blooms and surface accumulation of cyanobacteria in the Curonian Lagoon by combining MERIS and ASAR data // Remote Sensing Environ. V. 146. P. 124.
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.07.040>
- Bukaveckas P., Lesutiene J., Gasiunaite Z. et al. 2017. Microcystin in aquatic food webs of the Baltic and Chesapeake Bay regions // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 191. P. 50.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.04.016>
- Cetkauskaitė A., Zarkov D., Stokus L. 2001. Water-quality control, monitoring and wastewater treatment in Lithuania 1950 to 1999 // Ambio. V. 30. № 4. P. 297.
<https://doi.org/10.1579/0044-7447-30.4.297>
- Dmitrieva O.A., Semenova A.S. 2011. Seasonal dynamics of phyto- and zooplankton and their interactions in the hypereutrophic reservoir // Inland Water Biol. V. 4. № 3. P. 308.
<https://doi.org/10.1134/S1995082911030059>
- Ferrarin C., Razinkovas A., Gulbinskas S. et al. 2008. Hydraulic regime-based zonation scheme of the Curonian Lagoon // Hydrobiologia. V. 611. № 1. P. 133.
<https://doi.org/10.1007/s10750-008-9454-5>
- Hakanson L., Boulion V.V. 2002. The like foodweb—modeling predation and abiotic/biotic interactions. Leiden: Backhuys Published.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochemie und Physiologie der Pflanzen. V. 167 (2). P. 191.
[https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
- Kaziukonyte K., Lesutiene J., Gasiunaite Z. et al. 2021. Expert-based assessment and mapping of ecosystem services potential in the Nemunas Delta and Curonian Lagoon region, Lithuania // Water. V. 13. P. 2728.
<https://doi.org/10.3390/w13192728>
- Olenina I. 1998. Long-term changes in the Kursiu Marios lagoon: Eutrophication and phytoplankton response // Ecologija. V. 1. P. 56.
- Overlingė D., Toruńska-Sitarz A., Katarzytė, M. et al. 2021. Characterization and diversity of microcystins produced by Cyanobacteria from the Curonian Lagoon (SE Baltic Sea) // Toxins. V. 13. P. 838.
<https://doi.org/10.3390/toxins13120838>
- Paldaviciene A., Mazur–Marzec H., Razinkovas A. 2009. Toxic cyanobacteria blooms in the Lithuanian part of the Curonian Lagoon // Oceanologia. V. 51 (2). P. 203.
<https://doi.org/10.5697/oc.51-2.203>
- Pilkaitytė R., Razinkovas A. 2006. Factors controlling phytoplankton blooms in a temperate estuary: nutrient limitation and physical forcing // Hydrobiologia. V. 555. P. 41.
<https://doi.org/10.1007/s10750-005-1104-6>
- Pilkaitytė R., Razinkovas A. 2007. Seasonal changes in phytoplankton composition and nutrient limitation in a shallow Baltic lagoon // Boreal Environ. Res. V. 12 (5). P. 551.

- Sulcius S., Pilkaitytė R., Mazur-Marzec H.* 2015. Increased risk of exposure to microcystins in the scum of the filamentous cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* accumulated on the western shoreline of the Curonian Lagoon // *Mar. Pollution Bulletin*. V. 99. № 1–2. P. 264. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.07.057>
- Vybernaite-Lubiene I., Zilius M., Saltyte-Vaisiauske L. et al.* 2018. Recent Trends (2012–2016) of N, Si, and P export from the Nemunas River Watershed: loads, unbalanced stoichiometry, and threats for downstream aquatic ecosystems // *Water*. V. 10. P. 1178. <https://doi.org/10.3390/w10091178>

Impact Algae Blooms on the Coastal Zone of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea

S. V. Aleksandrov^{1, 2, 3, *} and M. M. Smirnova²

¹*Atlantic Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Kaliningrad, Russia*

²*Shirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

³*Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia*

*e-mail: hydrobio@mail.ru

Lagoon ecosystem of the freshwater Curonian Lagoon belongs to hypertrophic water bodies, and its coastal zone is of fishery and recreational importance. Long-term monthly data (2014–2015) on chlorophyll and hydrochemical parameters were analyzed. The seasonal dynamics of chlorophyll *a* (phytoplankton abundance) in the whole Russian water area of the Curonian Lagoon and the influence on hydrochemical and microbiological indicators in the coastal zone near the Curonian Spit National Park (UNESCO World Heritage Site) were considered. During the period of intensive development of Cyanobacteria (“hyperbloom” of water), their acute accumulation in Russian water areas, estimated by chlorophyll, is determined by the wind regime, which causes the local accumulation in separate areas. Algae accumulation in the coastal zone (including the Curonian Spit National Park) in summer and autumn can form harmful hydrochemical and microbiological conditions, corresponding to hypertrophic and hypersaprobic levels, multiple excess of MPC (by BOD₅ and ammonia nitrogen, anaerobic zone).

Keywords: algae blooms, chlorophyll, Cyanobacteria, phytoplankton, saprophytic bacteria, hydrochemical indicators, coastal zone

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 556.555.6:581.132

СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ НЕБОЛЬШОГО
РУСЛОВОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Л. Е. Сигарева^а, *, Н. А. Тимофеева^а, В. В. Законнов^а

^аИнститут 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 25.11.2022 г.

После доработки 02.02.2023 г.

Принята к публикации 17.05.2023 г.

Представлены первые данные о концентрациях растительных пигментов в донных отложениях уникального по гидрологическому режиму Уводьского водохранилища (бассейн р. Волга, Россия), которые поддерживают гипотезу о более интенсивном накоплении углерода в небольших водоемах. Установлено, что среднее на станциях содержание хлорофилла *a* и продуктов его трансформации достигает 62.6 ± 10.0 мкг/г сухого грунта, 35.2 ± 4.5 мг/(м² · мм) сырого грунта, 0.73 ± 0.09 мг/г органического вещества отложений. Соотношение органического углерода с концентрацией пигментов варьирует в пределах 400–6000 в зависимости от типа грунта, что существенно превышает величины, известные для макрофитов и фитопланктона. Несмотря на особенности гидродинамики и геоморфологии водохранилища, пространственное распределение осадочных пигментов согласуется со структурой грунтового комплекса, что типично для разнотипных водоемов. Отмечено уменьшение различий между концентрациями пигментов в песчаных и илистых биотопах Уводьского водохранилища по сравнению с Верхней Волгой. Средняя концентрация хлорофилла *a* с феопигментами (58.5 ± 6.7 мкг/г сухого грунта), рассчитанная с учетом площадей грунтов разного типа, в Уводьском водохранилище в 2.3 раза больше, чем в крупном Горьковском водохранилище, из которого вода поступает через канал Волга–Увody. Трофическое состояние водохранилища по концентрации осадочных пигментов – мезотрофное. Признаки эвтрофирования в Уводьском водохранилище выражены более четко, чем в Горьковском.

Ключевые слова: хлорофилл *a*, феопигменты, трофическое состояние, донные отложения, Уводьское водохранилище

DOI: 10.31857/S032096522306030X, EDN: LVEGKO

ВВЕДЕНИЕ

Растительные пигменты широко исследуются как показатели функционирования растительных организмов, сообществ и экосистем (Винберг, 1960; Swain, 1985; Phillips et al., 2008; Тищенко и др., 2020). В гидробиологических работах первостепенное значение отводится пространственно-временному распределению пигментов в пелагиали и бентали водоемов (Структура..., 2018; Moir et al., 2018). Информация о содержании растительных пигментов в ДО необходима для восстановления продукционных показателей водоемов и оценки их трофического состояния (Makri et al., 2019; Bernát et al., 2020; Gushulak et al., 2021), а также для изучения влияния изменений климата на водные экосистемы (Rühland et al., 2015; Garnier et al., 2019; Hofmann et al., 2021; Rahaman et al., 2022).

Сокращения: ДО – донные отложения; Хл – хлорофилл *a*; Ф – феопигменты; ОВ – органическое вещество; C_v – коэффициент вариации; с.о. – сухой осадок.

Индикаторное значение осадочных пигментов для понимания структурно-функциональной организации разнотипных экосистем основано, прежде всего, на знаниях особенностей взаимодействия водных масс и ДО при различном гидродинамическом режиме (Алимов, 2000; Cabecinha et al., 2009; Krol et al., 2011; Cardoso-Silva et al., 2022; Wu et al., 2022). Наименее изучены растительные пигменты в ДО техногенных водоемов, среди которых преобладают небольшие и малые водохранилища – источники питьевого водоснабжения (Авакян и др., 1987; Румянцев и др., 2021).

Уводьское водохранилище – памятник природы, используется для снабжения водой населения Ивановской обл. Гидрологические особенности этого водохранилища обусловлены в значительной мере влиянием водных масс, нерегулярно поступающих из крупного Горьковского водохранилища через канал Волга–Увody (Законнов и др., 2000; Маркевич, Елизарова, 2000). Ранее расти-

тельные пигменты в ДО Уводьского водохранилища не изучали.

Цель работы – выявить содержание и характер распределения осадочных пигментов и установить трофический статус небольшого Уводьского водохранилища с неоднородным гидрологическим режимом в плесах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Образцы ДО отбирали в 2012 г. с помощью гравитационной грунтовой трубки ГОИН-1 из верхнего 5-сантиметрового слоя на станциях, расположенных в шести плесах водохранилища: Колбаскинском (ст. 20), Ивановском (ст. 10–15), Уводьском (ст. 18, 19), Центральном (ст. 7–9), Красоткинском (ст. 16, 17) и Приплотинном (ст. 1–3, 5) (рис. 1). Пигменты извлекали ацетоном из проб с натуральной влажностью и определяли в общем экстракте спектрофотометрическим методом с помощью спектрофотометра Lambda 25 (Perkin Elmer, США). Концентрации Хл и Ф рассчитывали по уравнениям (Lorenzen, 1967). О соотношении каротиноидов и Хл судили по отношению оптических плотностей в максимумах спектра поглощения соответствующих пигментов до подкисления экстрактов (индекс E_{480}/E_{665}) и после (индекс $E_{480}/1.7E_{665k}$). Второй показатель учитывает наличие Ф и поэтому отражает значения индекса, на который не влияют продукты разрушения Хл. Рассчитанный индекс $E_{480}/1.7E_{665k}$ можно более корректно сравнивать с величинами, известными для планктонных водорослей с незначительной долей разрушения Хл. Тип ДО оценивали по классификации (Буторин и др., 1975), учитывающей гранулометрический состав, естественную влажность, сухую объемную массу и концентрацию ОВ. Органическое вещество определяли по потере при прокаливании (600°C), пигменты – как в ряде работ (Сигарева и др., 2004, 2013, 2022; Тимофеева и др., 2021).

Содержание Хл в планктоне Уводьского водохранилища рассчитывали, исходя из концентрации Хл + Ф в среднегодовом слое осадконакопления и средней глубины. Основанием для расчета послужила выявленная на волжских водохранилищах закономерность: среднее для водоема содержание Хл в водной толще близко к содержанию Хл + Ф в среднегодовом слое осадконакопления (Сигарева и др., 2013). Трофическое состояние водохранилища по Хл + Ф в ДО оценивали по (Möller, Scharf, 1986): олиготрофное – <13 , мезотрофное – $13–60$, эвтрофное – $60–120$, гипертрофное – >120 мкг/г с.о.

Статистические расчеты выполняли с помощью программ MS Excel и Statistica 8.0. Изменчивость показателей оценивали по коэффициенту вариации C_v . Для оценки связи между показателя-

ми использовали регрессионный анализ. Достоверность различий средних значений оценивали по t -критерию Стьюдента ($p < 0.05$).

Краткая характеристика Уводьского водохранилища. Уводьское водохранилище ($57^{\circ}07'00''$ с.ш., $40^{\circ}51'00''$ в.д.) создано в 1937–1939 гг. на р. Увось – притоке р. Клязьма, относящейся к бассейну р. Оки. Водоохранилище снабжает крупный индустриально-текстильный г. Иваново с населением >400 тыс. человек питьевой водой на 80%.¹ Водоохранилище вытянуто с севера на юг и по форме повторяет затопленные русла рек Увось, Колбаска и Красотка с крутыми размываемыми берегами и многочисленными заливами по ручьям и оврагам. По геоморфологии Уводьский и Приплотинный плесы с невыраженной литоралью и обрывистыми берегами напоминают микроканьоны с глубинами до 11–18 м. Красоткинский и Центральный плесы характеризуются выровненностью ложа, пологостью береговых склонов и развитой литоралью. В зависимости от водности года площадь зеркала водохранилища варьирует от 10.4 до 17.3 км². Полный объем 0.0685 км³ при НПУ 119.6 м Балтийской системы. Длина водохранилища 19 км, средняя ширина 0.72 км, максимальная глубина 18.6 м, средняя глубина 6 м, протяженность береговой линии 92.6 км. Площадь мелководий с глубинами ≤ 2 м – 2.9 км². Прозрачность воды по диску Секки – ~ 1.5 м. Заросли высшей водной растительности занимают 10.1% площади акватории, доминируют гидрофиты (Папченков, Маркевич, 2003). Наиболее сильно зарастает Колбаскинский плес. Водоохранилище соединено каналом длиной 78 км с р. Волгой. Волжские воды поступают в канал из Горьковского водохранилища ниже г. Плес. Гидрологический режим неоднороден из-за периодических колебаний стока воды в р. Увось и нерегулярного функционирования канала (Законнов и др., 2000). При отсутствии поступления воды из Горьковского водохранилища проточность в Колбаскинском и Красоткинском плесах нулевая, в Уводьском, Центральном и Приплотинном плесах – 7.23, 2.38, 1.96 год⁻¹ соответственно. При поступлении волжской воды через канал проточность Красоткинского плеса возрастает до 20.3, Приплотинного – до 5.5 год⁻¹. Для водохранилища характерно интенсивное переотложение (трансседиментация) аллювия в русловой и литоральной зонах. Темпы осадконакопления в Уводьском водохранилище (пределы 1.4–4.6, среднее 2.6 мм/год) близки к таковым в крупных верхневолжских водохранилищах (2.1–2.9 мм/год) (Законнов, 2007). По площади дна преобладают илы (50%), доля песков – 30%, отложений из макрофитов – 10, размытых и

¹ Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ивановской области в 2012 г. 2013. Иваново.

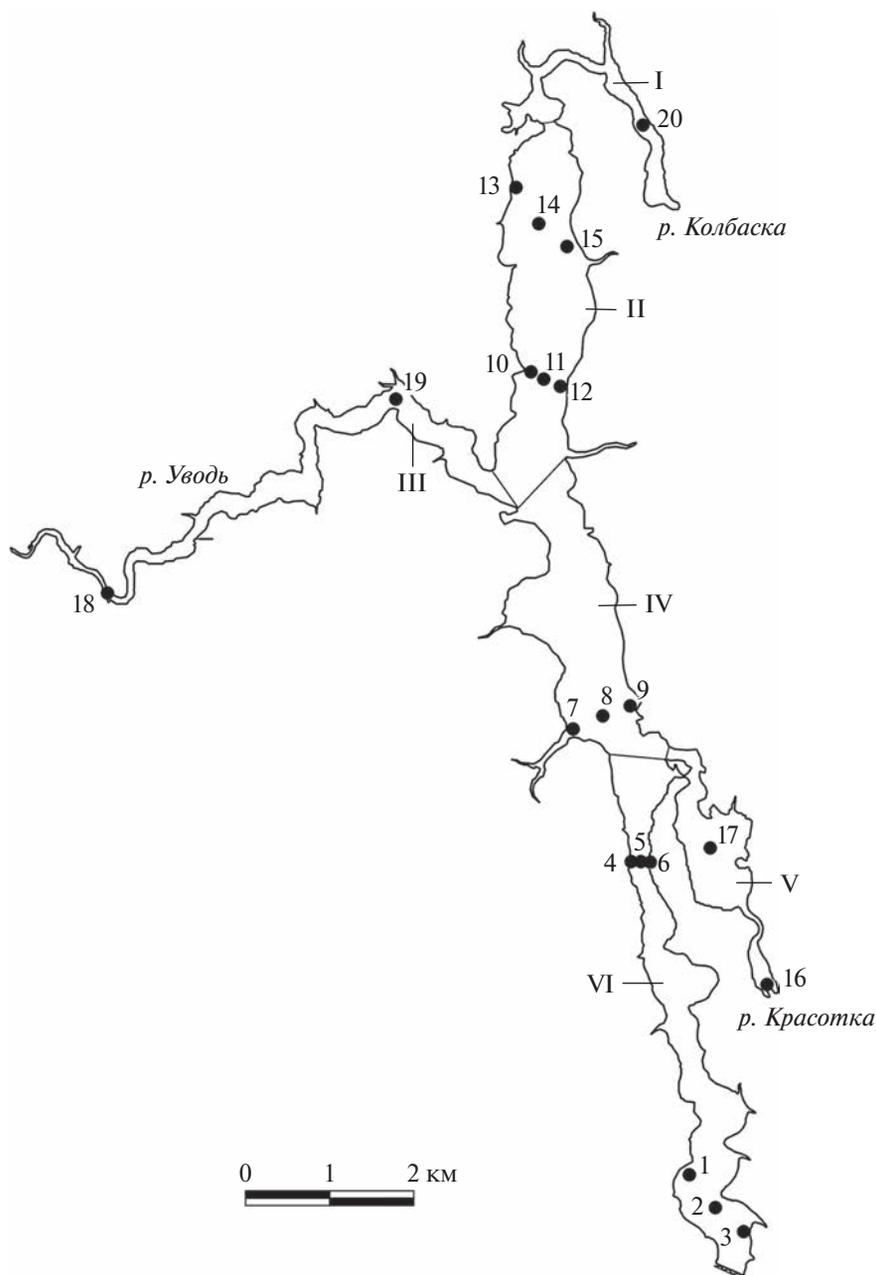


Рис. 1. Схема расположения стандартных станций (1–20) в Уводьском водохранилище. Плесы: I – Колбаскинский, II – Ивановский, III – Уводьский, IV – Центральный, V – Красоткинский, VI – Приплотинный.

трансформированных почв – 10 (Законнов и др., 2000). Водоохранилище подвергается антропогенному загрязнению тяжелыми металлами (Долотов и др., 2010).

Климат в Ивановской обл. умеренно континентальный с холодной многоснежной зимой и умеренно жарким коротким летом. В год наблюдений (2012) почти все сезоны характеризовались более высокой (по сравнению с нормой) температурой и повышенным количеством осадков с ча-

стыми ливнями и шквалами, а также усилением ветровой активности до 20 м/сум.²

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Донные отложения были представлены в основном илами с преобладанием песчанистых (табл. 1). Водно-физические свойства ДО соот-

² Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ивановской области в 2012 г. 2013. Иваново.

Таблица 1. Характеристики донных отложений на станциях Уводьского водохранилища в 2012 г.

№ станции	Глубина, м	Влажность, %	Объемная масса сухая, г/см ³	ОВ, %	Хл + Ф			Ф, %	E ₄₈₀ /E ₆₆₅	E ₄₈₀ /1.7E _{665к}	Тип грунта
					мкг/г с.о.	мг/(м ² мм)	мг/г ОВ				
Колбаскинский плес											
20	1.8	58.5	0.56	9.4	99.9	56.3	1.06	89.6	1.34	0.85	Песчаный ил
Иваньковский плес											
10	4.5	41.4	0.93	4.0	41.3	38.4	1.03	88.3	1.63	1.04	Песчаный ил
11	6.5	66.8	0.42	15.4	159.1	66.8	1.03	86.1	1.74	1.12	Глинистый ил
12	6.5	36.9	1.05	3.3	22.6	23.7	0.69	100	2.26	1.33	Илистый песок
13	2.8	41.3	0.93	4.0	12.3	11.5	0.31	81.2	1.29	0.86	Илистый песок
14	6.0	81.0	0.22	47.3	89.9	19.4	0.19	91.1	1.88	1.18	Торфянистый ил
15	3.0	81.0	0.22	47.3	103.1	22.3	0.22	91.2	1.83	1.15	Торфянистый ил
Уводьский плес											
18	2.0	13.3	1.92	1.2	1.0	1.9	0.08	100	4.79	2.82	Крупный песок
19	7.5	57.9	0.57	9.1	107.4	61.7	1.18	93.6	1.99	1.22	Песчаный ил
Центральный плес											
7	7.0	55.3	0.62	7.9	58.6	36.5	0.74	85.7	1.70	1.10	Песчаный ил*
8	10.0	42.0	0.92	4.1	47.0	43.0	1.14	87.1	1.78	1.14	Песчаный ил
9	4.5	31.8	1.20	2.6	29.0	34.8	1.11	86.8	2.28	1.46	Илистый песок
Красоткинский плес											
16	2.0	25.2	1.42	2.0	2.5	3.5	0.12	73.4	1.02	0.71	Глина
17	4.0	53.3	0.66	7.1	40.5	26.8	0.57	89.9	2.02	1.27	Песчаный ил
Прилотинный плес											
1	12.5	55.5	0.62	8.0	75.2	46.5	0.94	92.8	1.85	1.14	Песчаный ил**
2	11.0	56.8	0.59	8.6	90.3	53.7	1.05	91.8	1.79	1.11	Песчаный ил
3	3.0	59.3	0.55	9.8	85.3	46.8	0.87	89.9	1.59	1.00	Глинистый ил
5	11.5	54.0	0.65	7.4	62.7	40.7	0.85	92.9	1.41	0.87	Песчаный ил

Примечание. * – с остатками макрофитов; ** – с раковинами дрейссены.

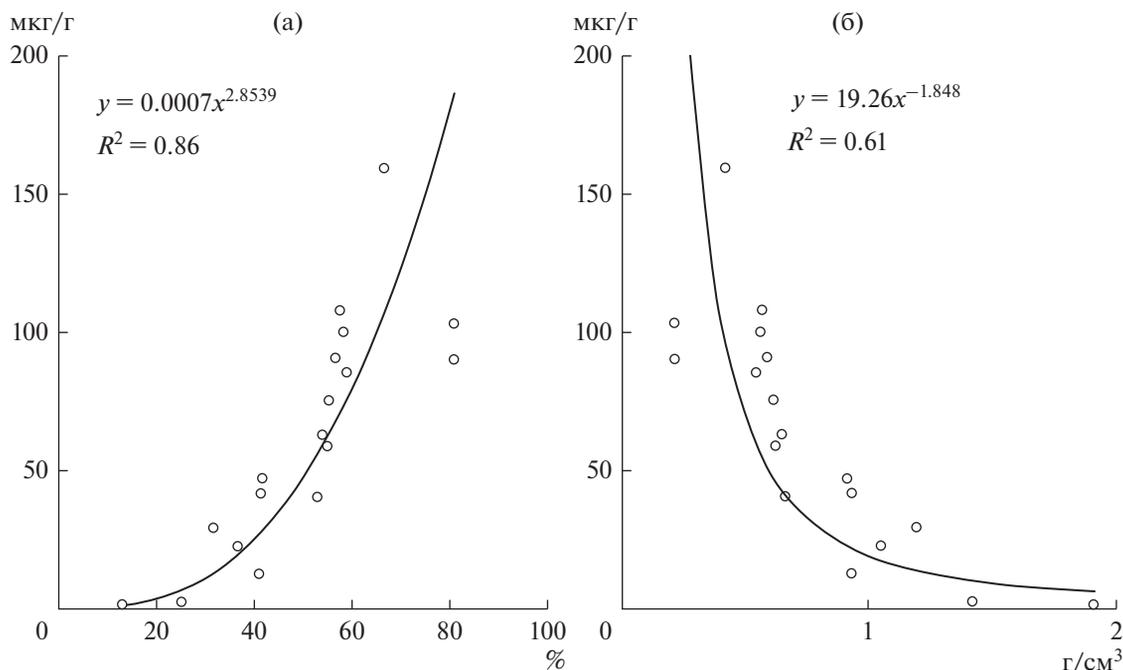


Рис. 2. Связи содержания растительных пигментов с влажностью (а) и сухой объемной массой грунта (б). По оси абсцисс: а – влажность, б – сухая объемная масса; по оси ординат – Хл + Ф, мкг/г с.о.

ветствовали их типам и характеризовались небольшой влажностью и высокой объемной массой (табл. 1). Исключением были образцы торфянистого ила, которому свойственны повышенная влажность, небольшая объемная масса и высокое содержание ОВ. Вклад ОВ в образцах грунта изменялся от 1.2 до 47.3% сухой массы.

Хлорофилл в отложениях был деградирован на всех участках (табл. 1), на продукты его разрушения (Ф) приходилось 73–100% (среднее $89.5 \pm 1.4\%$) суммы с неразрушенным Хл при небольшой вариабельности $C_v = 6.8\%$). Содержание Хл + Ф изменялось в широких пределах (1–159 мкг/г с.о.), среднее – 62.6 ± 10.0 мкг/г с.о. ($C_v = 62\%$). Распределение концентраций пигментов по площади дна водохранилища неравномерное (табл. 1). Низкие концентрации Хл + Ф отмечены в отложениях песка на речном участке Увдовского плеса (ст. 18), а также в неглубоком Красоткинском плесе (ст. 16), в котором наиболее сильно увеличивалась проточность при работе канала Волга–Увody. Высокие значения содержания Хл + Ф приурочены к глинистым и торфянистым илам. В наиболее глубоком Приплотинном плесе все исследованные станции характеризовались повышенным содержанием осадочных пигментов. Наиболее сильно различаются средние концентрации Хл + Ф в ДО Красоткинского (21.5 мкг/г с.о.) и Приплотинного (78.4 мкг/г с.о.) плесов из-за различий в водообмене. Концентрации Хл + Ф в расчете на единицу площади дна и ОВ распре-

деляются аналогично пигментам в сухой массе грунта (табл. 1). Среднее для водохранилища содержание растительных пигментов Хл + Ф в песке и илистом песке 16.2 ± 6.1 мкг/г с.о., 18.0 ± 7.2 мг/(м² · мм), 0.55 ± 0.22 мг/г ОВ, в песчаном и глинистом илах – 78.8 ± 10.6 , 47.0 ± 3.5 , 0.95 ± 0.06 соответственно. В целом пески достоверно отличаются от илов по содержанию Хл + Ф в сухом осадке ($p < 0.05$, t -критерий 5.1). Содержание Хл + Ф в слое отложений натуральной влажности с учетом площадей разнотипных грунтов достигает 33.6 мг/(м² · мм).

Содержание Хл + Ф в отложениях связано с характеристиками грунта – влажностью ($R^2 = 0.86$) и сухой объемной массой ($R^2 = 0.61$) – нелинейной зависимостью: положительной в первом случае и отрицательной во втором (рис. 2). Тесная связь прослеживается также между концентрациями пигментов и ОВ для всего массива данных ($R^2 = 0.61$). Исключение образцов торфянистого ила, обогащенного трудноминерализуемой органикой, приводит к увеличению силы связи ($R^2 = 0.91$).

Соотношение каротиноидов и Хл – индекс E_{480}/E_{665} , используемый обычно для оценки функционального состояния растительных организмов и сообществ, изменялся от 1.34 до 4.79 (табл. 1). В песках этот индекс (2.66 ± 0.75) характеризовался более высокими величинами, чем в илах (1.71 ± 0.06), вероятно, из-за более быстрой деградации Хл на аэрируемых песчаных участках

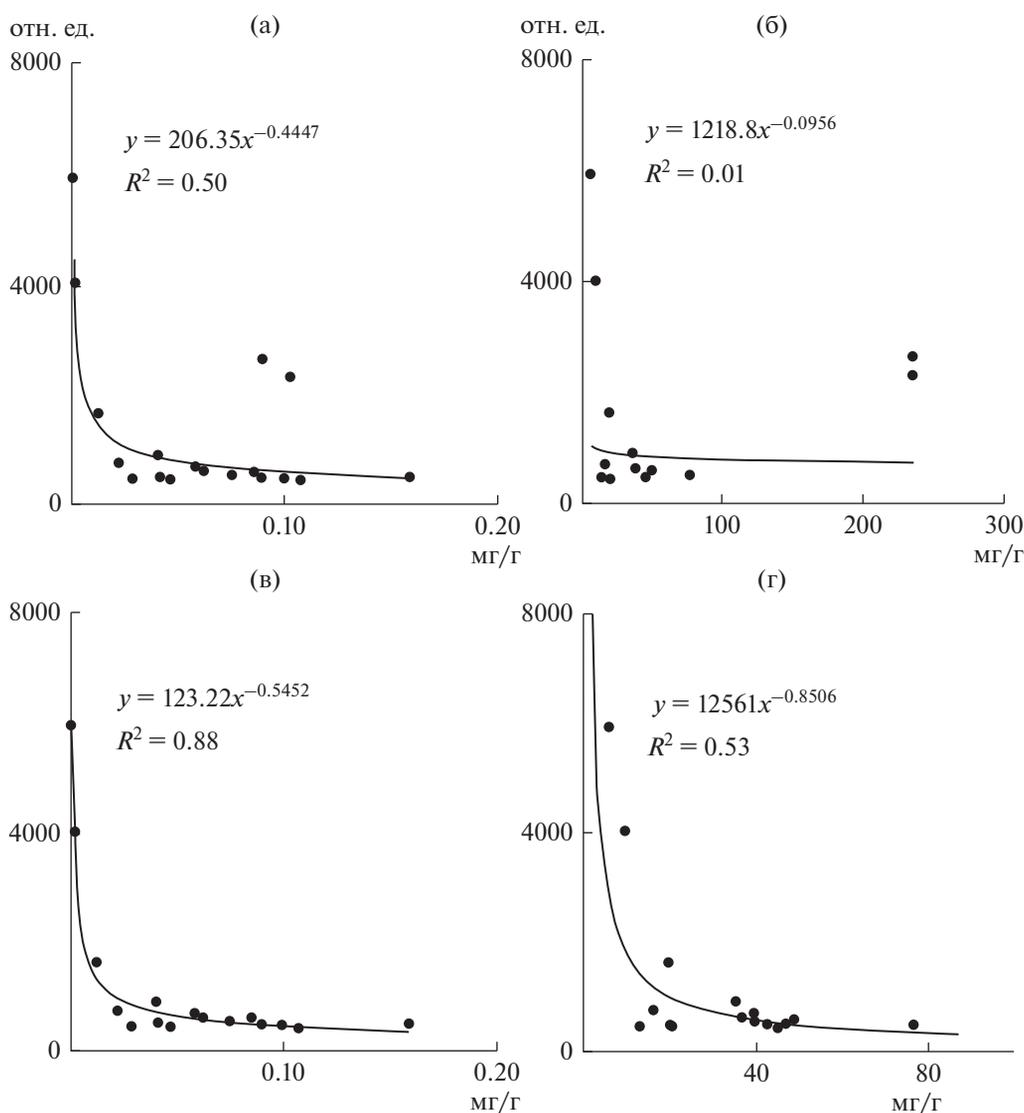


Рис. 3. Связи $C/(Xl + \Phi)$ с содержанием пигментов и органического углерода в Увдовском водохранилище. По оси ординат – отношение $C/(Xl + \Phi)$; по оси абсцисс: а – $Xl + \Phi$, мг/г с.о., для всех проб, б – $ОВ$, мг/г с.о., для всех проб, в – $Xl + \Phi$, мг/г с.о., без торфянистого ила, г – $ОВ$, мг/г с.о., без торфянистого ила.

(табл. 1). Индекс $E_{480}/1.7E_{665к}$, учитывающий влияние Φ на отношение каротиноидов и Xl , варьировал от 0.71 до 2.82. Средние значения индекса $E_{480}/1.7E_{665к}$ (1.19 ± 0.11) в ДО достоверно меньше ($p < 0.05$, t -критерий 3.2), чем исходный индекс E_{480}/E_{665} (1.90 ± 0.19), и ближе к таковым в растительных сообществах. Например, в фитопланктоне волжских водохранилищ индекс E_{480}/E_{664} (аналог E_{480}/E_{665}) достигает лишь 0.8–1.3 (Минева, 2004).

В продукционных работах по фитопланктону (Behrenfeld et al., 2005) и на культурах водорослей (Ковалева, Финенко, 2019) изучены соотношения концентраций органического углерода и Xl . Оценка значений этого показателя в ДО дополняет представления о причинах его изменчивости в

экосистемах. В Увдовском водохранилище отношение $C/(Xl + \Phi)$ в песчаном и глинистом илах варьировало в пределах 400–900, в торфянистом иле – 2300–2600, в глине и крупном песке – 4000–5900, среднее для всех образцов – 1300 ± 400 . В целом $C/(Xl + \Phi)$ зависит не только от степени разрушения Xl , но и от концентрации органического углерода и типа грунта (рис. 3).

Восстановление концентрации Xl фитопланктона в Увдовском водохранилище, проведенное по содержанию $Xl + \Phi$ (33.6 мг/м² мм) в поверхностном слое грунта, глубине водоема 6 м и среднегодовой скорости осадконакопления 2.6 мм/год, показало, что среднемноголетнее содержание Xl в воде достигает 14.6 мкг/л.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Продукционные свойства водных экосистем зависят от комплекса биотических и абиотических факторов, включая геоморфологию водоема, условия на водосборе и динамику климата (Алимов, 2000; Структура..., 2018; Rahaman et al., 2022). Выдвинуты гипотезы, что с уменьшением размера водоема увеличивается накопление углерода (Winslow et al., 2015) и уменьшается длина пищевой цепи (Post et al., 2000). Изучение содержания и пространственного распределения осадочных пигментов в Уводьском водохранилище дополнило представления о продуктивности небольших водоемов (площадью ≤ 20 км²) с неоднородным гидрологическим режимом, обусловленным уникальными особенностями. Так, геоморфология водохранилища характеризуется наличием участков “каньонного” типа (с плохо развитой литоралью, обрывистыми берегами, глубоким руслом), гидродинамика – контрастной проточностью (от нуля до 20.3 год⁻¹) из-за нерегулярной работы канала Волга–Увудь, структура грунтового комплекса – переотложением аллювия.

Геоморфологические параметры Уводьского водохранилища способствуют зарастанию водоема гидрофитами, в отличие от крупных волжских водохранилищ, зарастающих преимущественно гелофитами и гигрогелофитами (Папченков, Маркевич, 2003; Структура..., 2018). Можно ожидать, что пигментные показатели гидрофитов (Сigareва, Тимофеева, 2023), участвующих в формировании грунтов, способствуют некоторому уменьшению содержания Хл + Ф, увеличению относительного содержания каротиноидов и возрастанию отношения С/(Хл + Ф) в отложениях.

Продукционные показатели планктона и бентоса неоднозначно связаны с гидродинамикой. Например, при высокой скорости течения в верхних водохранилищах обычно отмечается уменьшение концентрации пигментов в фитопланктоне и ДО (Минеева, 2004; Сigareва и др., 2013; Тимофеева и др., 2021). Однако в Уводьском водохранилище биомасса фитопланктона увеличивается (от 1.18 до 2.51 г/м³) при работающем канале, обеспечивающем повышение турбулентности и проточности (Законнов и др., 2000; Маркевич, Елизарова, 2000). Средняя концентрация осадочных пигментов превышает таковую в крупных Чебоксарском и Горьковском водохранилищах с интенсивностью водообмена 20.9 и 6.1 год⁻¹ соответственно (Сigareва и др., 2013; Тимофеева и др., 2021), что показывает отсутствие четкой связи между средним содержанием Хл + Ф в ДО и водообменом. В то же время в каждом из рассматриваемых водоемов отмечено повышение концентрации осадочных пигментов от наиболее проточных верхних участков к приплотинным.

Полученные результаты позволяют предположить, что особенности Уводьского водохранилища способствуют некоторому “выравниванию” значений продукционных показателей бентали. Признаком “выравнивания” можно считать уменьшение градиента концентраций пигментов между песчанистыми и илистыми отложениями: в Уводьском водохранилище содержание Хл + Ф в илах в 4.7 раз выше, чем в песках, по сравнению с водохранилищами Верхней Волги, где оно достигает 24 (Сigareва, Тимофеева, 2001). Факторами сглаживания неоднородности пространственного распределения осадочных пигментов могут быть гидродинамическая активность, функционирование планктонных и бентосных сообществ, климатические изменения, эвтрофирование (Fisher et al., 1980; Krol et al., 2011; Структура..., 2018; Hofman et al., 2021).

Количество Ф, зависящее, как правило, от неблагоприятных для фотосинтеза световых условий, в ДО Уводьского водохранилища характеризуется высокими значениями ($89.5 \pm 1.4\%$ в сумме с Хл) при небольшой вариабельности, как и в волжских водохранилищах, в которых глубина фотосинтетической зоны меньше глубины водоема (Сigareва и др., 2004; Структура..., 2018; Тимофеева и др., 2021). Для сравнения, в ДО крупных мелководных озер, в которых эвфотическая зона охватывает всю водную толщу, вклад Ф (в сумму с неразрушенным Хл) в ДО достигает 60% (Сigareва и др., 2022). Этот же показатель в фитопланктоне Уводьского водохранилища ($29.8 \pm 1.1\%$) и каскада волжских водохранилищ ($33.5 \pm 0.8\%$) оценивается сравнительно невысокими сходными величинами (Маркевич, Елизарова, 2000; Минеева, 2004).

Другие показатели физиологического состояния растительных сообществ и трансформации пигментного фонда (E_{480}/E_{665} и $E_{480}/1.7E_{665к}$) изменяются согласно содержанию Ф. Значения E_{480}/E_{665} (от 1.34 до 4.79, среднее 1.90 ± 0.19) в отложениях Уводьского водохранилища ниже, чем в ДО других волжских водохранилищ, включая Горьковское (Тимофеева и др., 2021). Для интегральных проб фитопланктона Уводьского водохранилища приведены значения E_{480}/E_{664} (аналога E_{480}/E_{665}) от 0.89 до 1.53 (Маркевич, Елизарова, 2000). При этом среднее значение E_{480}/E_{664} было 1.16 в июне 1993 г. и 1.11 в июле 1995 г., что близко к фитопланктону мезотрофных вод волжских водохранилищ (1.20 ± 0.01) (Минеева, 2004), а также для листьев макрофитов (Сigareва, Тимофеева, 2023). Сохранению растительных пигментов при невозможности их синтеза способствуют обычно бескислородные условия и афотическая среда (Cardoso-Silva et al., 2022).

Отношение С/(Хл + Ф) в водных экосистемах существенно изменяется в зависимости от функ-

циональной активности растительных организмов и их сообществ. В фитопланктоне это отношение ~ 100 (Behrenfeld et al., 2005), в листьях макрофитов — 76, в стеблях — 408 (Сигарева, Тимофеева, 2023). В ДО отношение $C/(Хл + Ф)$ возрастает из-за деградации пигментов и в Увдовском водохранилище достигает 1300. В целом исследуемое отношение зависит от типа грунта и увеличивается в ряду: песчанистый и глинистый ил, торфянистый ил, глина и крупный песок.

Согласно работе (Möller, Scharf, 1986), диапазон концентраций $Хл + Ф$ в отложениях Увдовского водохранилища охватывает все трофические категории — от олиготрофной до гипертрофной. Наиболее часто регистрировали концентрации эвтрофного и мезотрофного типов, гораздо реже — олиготрофного и гипертрофного (табл. 1). Средняя для водоема концентрация $Хл + Ф$ с учетом площадей грунтов разного типа (58.5 ± 6.7 мкг/г с.о.) относится к мезотрофной категории. Такой результат соответствует мезотрофному статусу по пигментным характеристикам фитопланктона, полученным 20 лет назад. Согласно результатам 1993 г. и 1995 г. (Маркевич, Елизарова, 2000), в Увдовском водохранилище концентрация $Хл$ фитопланктона, вклад $Ф$ и индекс E_{480}/E_{664} соответствовали типично мезотрофным водам волжских водохранилищ, где $Хл - 5.4 \pm 0.1$ мкг/л, $Ф - 33.5 \pm 0.8\%$, $E_{480}/E_{664} - 1.20 \pm 0.01$ (Минеева, 2004). Однако, средняя концентрация $Хл + Ф$ в отложениях в 2012 г. соответствует верхнему пределу мезотрофии, тогда как концентрация $Хл$ и биомасса фитопланктона — среднему уровню мезотрофии. Судя по многолетней динамике растительных пигментов в воде и ДО, в 2012 г. наблюдали повышение продуктивности волжских водохранилищ (Структура..., 2018), и поэтому можно допустить, что концентрации $Хл$ фитопланктона Увдовского водохранилища в 1993 и 1995 гг. (5.1 и 5.7 мкг/л) были ниже, чем в период наших исследований. Ориентировочный расчет подтвердил реальность такого предположения: восстановленная концентрация $Хл$ планктонных водорослей в 2012 г. по содержанию $Хл + Ф$ в отложениях оценивается величиной 14.6 мкг/л, что характеризует трофическое состояние Увдовского водохранилища как типично эвтрофное (Винберг, 1960).

Увдовское водохранилище существенно отличается по пигментным характеристикам от крупного Горьковского водохранилища, воды которого поступают через канал Волга—Увдовь. Ряд показателей (площадь илов, содержание пигментов в отдельных типах грунта и в ДО в целом) свидетельствует, что заиление и эвтрофирование в Увдовском водохранилище выражены более четко, чем в Горьковском. Так, мезотрофный статус Увдовского водохранилища характеризуется более высокими концентрациями осадочных пигментов,

чем в Горьковском водохранилище: в первом средняя концентрация $Хл + Ф$, рассчитанная с учетом площадей грунтов разного типа, в 2.3 раза больше, чем во втором (Тимофеева и др., 2021). Обе величины относятся к мезотрофной категории, но в Увдовском — к конечной фазе мезотрофии, в Горьковском — типичной мезотрофии. Различия концентраций по трофическому признаку выявлены и для отдельных типов грунта. Так, в Увдовском водохранилище для илов характерны эвтрофные величины, в Горьковском — мезотрофные. При этом в Увдовском водохранилище илы занимают большую часть площади (50%), чем в Горьковском (32%).

Интересно сравнение водохранилища с небольшим природным водоемом — оз. Мястро, сходным с Увдовским по площади (13.1 км²) и средней глубине (5.4 м). В этом озере концентрация осадочных пигментов невысокая (6.4 ± 6.2 мкг/г с.о.) (Смольская, Жукова, 2020), почти на порядок меньше, чем в водохранилище. Однако по литературным данным, концентрации $Хл$ в фитопланктоне сравниваемых водоемов сходны. В оз. Мястро в 1991—1998 гг. содержание $Хл$ было 4.3 ± 1.9 , в 2012 г. — 5.0 ± 5.2 мкг/л (Жукова и др., 2016), что сопоставимо с Увдовским водохранилищем в 1993 и 1995 гг. (Соловьева 1996; Маркевич, Елизарова, 2000). Сходство водоемов по концентрации $Хл$ в фитопланктоне не прослеживается, если учесть рассчитанную концентрацию $Хл$ (14.6 мкг/л) в фитопланктоне Увдовского в 2012 г. Причиной различий водоемов по содержанию растительных пигментов могла быть многолетняя динамика абиотических и биотических процессов, изменяющихся в водохранилище более значительно, чем в озере.

Выводы. Первые данные о растительных пигментах в ДО уникального по гидродинамике Увдовского водохранилища поддерживают гипотезу о более интенсивном накоплении углерода в больших водоемах. Пространственное распределение растительных пигментов в ДО зависит от особенностей гидрологического режима, геоморфологии водохранилища, нерегулярной работы канала Волга—Увдовь и согласуется с характером грунта, как и в других естественных и техногенных водоемах. Показатели состояния пигментного фонда (вклад $Ф$, отношение каротиноидов и $Хл$, отношение органического углерода к сумме $Хл + Ф$) соответствуют сильной степени разрушения, которая обычно отмечается при недостаточной для фотосинтеза облученности в гипolimнионе глубоких участков водоемов, а также при аэрации за счет интенсивной гидродинамической активности. Трофическое состояние Увдовского водохранилища по осадочным пигментам характеризуется как конечная стадия мезотрофии, по рассчитанной концентрации $Хл$ фитопланктона — типично эвтрофное, что свидетельствует об эвтрофировании за счет первичной продукции ОВ

планктона. Показатели продуктивности (концентрация осадочных пигментов, вклад илов в грунтовым комплексе) отражают более высокую скорость эвтрофирования и заиления Увдовского водохранилища по сравнению с Горьковским водохранилищем, связь с которым осуществляется через канал Волга–Увody. Пигментные характеристики ДО могут применяться для получения интегральной информации о продукционных свойствах водных экосистем, в том числе для восстановления средней концентрации Хл в фитопланктоне, с целью мониторинга и разработки способов управления водными ресурсами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100099-5 и 121051100104-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шаранов В.А. 1987. Водохранилища. М.: Мысль.
- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука.
- Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П. 1975. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука.
- Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР.
- Долотов А.В., Гапеева М.В., Козловский Е.В. 2010. Оценка загрязнения тяжелыми металлами Увдовского водохранилища // Вод. ресурсы. 2010. Т. 37. № 1. С. 58.
- Жукова Т.В., Михеева Т.М., Адамович Б.В. и др. 2016. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мясстро, Баторино (2015 год). Минск: Белорус. гос. ун-т.
- Законнов В.В. 2007. Осадкообразование в водохранилищах волжского каскада: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. М.: ИГ РАН. 39 с.
- Законнов В.В., Куражковский А.Ю., Маркевич Г.И. 2000. Экология Увдовского водохранилища. Донные отложения и особенности их формирования // Экология, биоразнообразие и систематика водных беспозвоночных. Ч. 2. Борок. С. 279. Деп. в ВИНТИ. 17.01.2000, № 73-В00.
- Ковалева И.В., Финенко З.З. 2019. Количественные закономерности изменения относительного содержания хлорофилла при совместном действии света и температуры у диатомовых водорослей // Вопросы современной альгологии. № 3(21). С. 28.
- Маркевич Г.И., Елизарова В.А. 2000. Экология Увдовского водохранилища. Фитопланктон и фотосинтетические пигменты // Экология, биоразнообразие и систематика водных беспозвоночных. Ч. 2. Борок. С. 170. Деп. в ВИНТИ. 17.01.2000, № 73-В00.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука.
- Папченков В.Г., Маркевич Г.И. 2003. Флора и растительность Увдовского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 18.
- Румянцев В.А., Коронкевич Н.И., Измайлова А.В. и др. 2021. Водные ресурсы рек и водоемов России и антропогенные воздействия на них // Изв. РАН. Сер. геогр. Т. 85. № 1. С. 120.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. 2001. Растительные пигменты в донных отложениях как показатели трофического состояния водохранилищ Верхней Волги // Проблемы региональной экологии. № 2. С. 23.
- 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., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. 2004. Особенности распределения растительных пигментов в донных отложениях Чебоксарского водохранилища // Гидробиол. журнал. Т. 40. № 5. С. 27.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. 2013. Оценка влияния фитопланктона на продукционные свойства донных отложений Чебоксарского водохранилища по растительным пигментам // Вода: химия и экология. № 1. С. 72.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. 2022. Растительные пигменты и органическое вещество в донных отложениях крупных мелководных озер Северо-Запада России // Геохимия. Т. 67. № 12. С. 1284.
- Смольская О.С., Жукова А.А. 2020. Содержание растительных пигментов в донных отложениях озер Нарочь, Мясстро и Баторино // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. № 2. С. 18.
- Соловьева В.В. 1996. Фитопланктон Увдовского водохранилища // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: Ярослав. гос. техн. ун-т. С. 95.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. М.: РАН.
- Тимофеева Н.А., Сигарева Л.Е., Законнов В.В. 2021. Вариабельность трофии донных биотопов Горьковского водохранилища по осадочным пигментам // Вод. ресурсы. Т. 48. № 1. С. 70.
- Тищенко П.Я., Медведев Е.В., Барабанищikov Ю.А. и др. 2020. Органический углерод и карбонатная система в донных отложениях мелководных бухт залива Петра Великого (Японское море) // Геохимия. Т. 65. № 6. С. 583.
- Behrenfeld M.J., Boss E., Siegel D.A., Shea D.M. 2005. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // Glob. Biogeochem. Cycles. V. 19. № 1. GB1006. <https://doi.org/10.1029/2004GB002299>
- Bernát G., Boross N., Somogyi B. et al. 2020. Oligotrophication of Lake Balaton over a 20-year period and its implications for the relationship between phytoplankton and zooplankton biomass // Hydrobiologia. V. 847. № 19. P. 3999. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04384-x>
- Cabecinha E., Van den Brink P.J., Cabral J.A. et al. 2009. Ecological relationships between phytoplankton communities and different spatial scales in European reservoirs: implications at catchment level monitoring programmes // Hydrobiologia. V. 628. № 1. P. 27. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9731-y>
- Cardoso-Silva S., Mizael J.O.S.S., Frascareli D. et al. 2022. Geochemistry and sedimentary photopigments as proxies to reconstruct past environmental changes in a subtropical reservoir // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 29. № 19. P. 28495. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-18518-2>

- Fisher J.B., Lick W.J., McCall P.L., Robbins J.A. 1980. Vertical mixing of lake sediments by tubificid oligochaetes // *J. Geophys. Res.* V. 85. № C7. P. 3997.
- Garnier M., Holman I. 2019. Critical review of adaptation measures to reduce the vulnerability of European drinking water resources to the pressures of climate change // *Environ. Man.* V. 64. № 2. P. 138. <https://doi.org/10.1007/s00267-019-01184-5>
- Gushulak C.A., Leavitt P.R., Cumming B.F. 2021. Basin-specific records of lake oligotrophication during the middle-to-late Holocene in boreal northeast Ontario, Canada // *The Holocene.* V. 31. № 10. P. 1539. <https://doi.org/10.1177/09596836211025972>
- Hofmann A.M., Kuefner W., Mayr C. et al. 2021. Unravelling climate change impacts from other anthropogenic influences in a subalpine lake: a multi-proxy sediment study from Oberer Soiernsee (Northern Alps, Germany) // *Hydrobiologia.* V. 848. № 18. P. 4285. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04640-8>
- Krol M.S., de Vries M.J., van Oel P.R., de Araújo J.C. 2011. Sustainability of small reservoirs and large scale water availability under current conditions and climate change // *Water Resour. Man.* V. 25. № 12. P. 3017. <https://doi.org/10.1007/s11269-011-9787-0>
- Lorenzen C.J. 1967. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations // *Limnol., Oceanogr.* V. 12. № 2. P. 343. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343>
- Makri S., Lami A., Lods-Crozet B. et al. 2019. Reconstruction of trophic state shifts over the past 90 years in a eutrophicated lake in western Switzerland, inferred from the sedimentary record of photosynthetic pigments // *J. Paleolimnol.* V. 61. № 2. P. 129. <https://doi.org/10.1007/s10933-018-0049-5>
- Moir K.E., Hickey M.B.C., Leavitt P.R. et al. 2018. Paleolimnological proxies reveal continued eutrophication issues in the St. Lawrence River Area of Concern // *J. Great Lakes Res.* V. 44. P. 357. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2018.02.001>
- 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>
- Phillips G., Pietiläinen O.P., Carvalho L. et al. 2008. Chlorophyll-nutrient relationships of different lake types using a large European dataset // *Aquat. Ecol.* V. 42. № 2. P. 213. <https://doi.org/10.1007/s10452-008-9180-0>
- Post D., Pace M., Hairston N. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes // *Nature.* V. 405. P. 1047. <https://doi.org/10.1038/35016565>
- Rahaman M., Masroor M., Rehman S. et al. 2022. State of art of review on climate variability and water resources: bridging knowledge gaps and the way forward // *Water Res.* V. 49. № 4. P. 699. <https://doi.org/10.1134/S0097807822040169>
- Rühland K.M., Paterson A.M., Smol J.P. 2015. Lake diatom responses to warming: reviewing the evidence // *J. Paleolimnol.* V. 54. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s10933-015-9837-3>
- Swain E.B. 1985. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // *Freshwater Biol.* V. 15. № 1. P. 53. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00696.x>
- Winslow L.A., Read J.S., Hanson P.C., Stanley E.H. 2015. Does lake size matter? Combining morphology and process modeling to examine the contribution of lake classes to population-scale processes // *Inland Waters.* V. 5. № 1. P. 7. <https://doi.org/10.5268/IW-5.1.740>
- Wu Q., Li Q., Luo H. et al. 2022. Comparison in phytoplankton diversity-productivity-community stability between river-type reservoir and lake-type reservoir // *J. Ocean. Limnol.* V. 40. № 4. P. 1485. <https://doi.org/10.1007/s00343-021-1175-x>

Content of Pigments in the Bottom Sediments in a Small Valley–Channel Reservoir

L. E. Sigareva¹*, N. A. Timofeeva¹, and V. V. Zakonnov¹

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

*e-mail: sigareva@ibiw.ru

This paper presents the first data on the content of plant pigments in the bottom sediments of the Uvod Reservoir (Volga basin, Russia), unique in its hydrological regime, which support the hypothesis of more intensive carbon accumulation in small water bodies. It is established that the average concentration of chlorophyll *a* and its transformation products at the stations is $62.6 \pm 10.0 \mu\text{g/g}$ dry sediment, $35.2 \pm 4.5 \text{ mg}/(\text{m}^2 \text{ mm})$ of wet sediment, and $0.73 \pm 0.09 \text{ mg/g}$ organic matter of sediments. The ratio of organic carbon to the pigment concentration varies within 400–6000 depending on the type of bottom sediments, which significantly exceeds the values known for macrophytes and phytoplankton. Despite the features of hydrodynamics and geomorphology of the reservoir, the spatial distribution of sedimentary pigments is consistent with the structure of the bottom sediment complex, which is typical for water bodies of different types. A decrease in differences between the pigment concentrations in the sandy and silty biotopes of the Uvod Reservoir compared to the Upper Volga was noted. Average concentration of chlorophyll *a* with pheopigments ($58.5 \pm 6.7 \mu\text{g/g}$ of dry sediment), calculated considering the areas of bottom sediments of different types, in the Uvod Reservoir is 2.3 times higher than in the Gorky Reservoir ($25.3 \pm 1.5 \mu\text{g/g}$), from which water inflows through the Volga–Uvod Canal. According to the content of sedimentary pigments, the trophic state of the reservoir is mesotrophic. Features of eutrophication in the Uvod Reservoir are more distinctly expressed than in the Gorky Reservoir.

Keywords: chlorophyll *a*, pheopigments, trophic state, bottom sediments, Uvod Reservoir

ВЛИЯНИЕ АЛЬГИЦИДА НА ОСНОВЕ
МЕТАБОЛИТОВ-АЛЛЕЛОХЕМИКОВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ
НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И РАЗВИТИЕ ПРОРОСТКОВ
ТРЕХ ВИДОВ ГЕЛОФИТОВ

© 2023 г. А. Г. Лапиров^{а, *}, Е. А. Беляков^{а, b}, О. А. Лебедева^а, Е. А. Курашов^{а, с}, Ю. В. Крылова^{а, с}

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

^бЧереповецкий государственный университет, Череповец, Вологодская обл., Россия

^сИнститут озераедения Российской академии наук, Санкт-Петербургский федеральный исследовательский центр,
Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: a_lapir@ibiw.ru

Поступила в редакцию 23.01.2023 г.

После доработки 14.02.2023 г.

Принята к публикации 19.05.2023 г.

Впервые изучено влияние запатентованного спиртового раствора альгицида на основе галловой, тетрадекановой, гептановой и октановой органических кислот на прорастание семян и развитие проростков трех видов гелофитов: *Sparganium emersum*, *S. glomeratum* и *Schoenoplectus lacustris*. Выявлены значительные различия во влиянии различных концентраций альгицида (0.1, 1.0 и 10.0 мг/л) на прорастание семян и начальные этапы развития проростков трех видов гелофитов. Отмечена стимуляция прорастания семян *Sparganium emersum* в концентрации 10.0 мг/л и ингибирование этого процесса у *S. glomeratum* в концентрациях в 1.0 и 0.1 мг/л. Значимого действия альгицида на прорастание семян *Schoenoplectus lacustris* не обнаружено. По степени увеличения устойчивости морфологических показателей растений к действию различных концентраций альгицида проростки трех видов гелофитов образуют следующий ряд: *S. lacustris* > *S. glomeratum* > *S. emersum*.

Ключевые слова: прибрежно-водные растения, аллелопатия, аллелохемик, начальные этапы развития

DOI: 10.31857/S0320965223060207, **EDN:** KAAUVM

ВВЕДЕНИЕ

Растения обладают способностью синтезировать различные органические молекулы, обладающие уникальной структурой углеродного скелета, имеющие низкую молекулярную массу и участвующие в специфических взаимодействиях растений с окружающей средой (Pagare et al., 2015). Растения вод (макрофиты) формируют одни из наиболее продуктивных сообществ, которые благодаря метаболической активности способны оказывать большое влияние на окружающую среду (Такао et al., 2011). В связи с этим важная роль отводится аллелопатическим взаимодействиям, которые осуществляются с помощью специфических соединений — аллелохемиков. К ним относятся многие летучие низкомолекулярные органические соединения (ЛНОС), синтезируемые и выделяемые в среду макрофитами (Nakai et al., 2005; Zhou et al., 2006; Fink, 2007; Курашов и др., 2014). К аллелохемикам относятся галловая — $C_7H_6O_5$ (Gallic acid), тетрадекановая —

$C_{14}H_{28}O_2$ (Tetradecanoic acid), гептановая — $C_7H_{14}O_2$ (Heptanoic acid) и октановая $C_8H_{16}O_2$ (Octanoic acid) кислоты (Nakai et al., 2005; Zhou et al., 2006; Курашов и др., 2014; Kurashov et al., 2021), которые вошли в состав запатентованного спиртового раствора альгицида (Курашов и др., 2019), используемого нами в этой работе. Четыре органических кислоты (галловая, тетрадекановая, гептановая и октановая) в составе спиртового раствора альгицида находятся в концентрациях — по 70 г/л (по 25% действующего соединения) каждой, остальное — этиловый спирт (1 л) (Курашов и др., 2019).

Анализ прорастания семян и роста растений является основным инструментом, применяемым для определения аллелопатического влияния аллелохемиков в контролируемых лабораторных условиях (Lovett, Ryuntyu, 1992 — цит. по Chiapusio et al., 1997; Reigosa, Pazos-Malvido, 2007; Такао et al., 2011). Работ, касающихся непосредственного влияния того или иного конкретного

аллелохемика (входящего в состав изучаемого нами альгицида) на прорастание семян, крайне мало. Египетские ученые (Zeid et al., 2019) изучали влияние некоторых антиоксидантных соединений (в том числе и галловой кислоты) на прорастание семян *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Ранее эту же кислоту использовали индийские ученые (Muzaffar et al., 2012), исследуя действие ряда фенольных соединений (катехола, галловой и пирогалловой кислот) на прорастание семян и рост проростков *Cucumis sativus* L. Они установили (Muzaffar et al., 2012), что фенольные соединения — одни из наиболее распространенных молекул среди вторичных метаболитов, имеющих большое значение в обмене веществ у растений. Действие 21 вторичного метаболита растений (в том числе и галловой кислоты) на прорастание семян и рост корней *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. было исследовано испанскими учеными (Reigosa, Pazos-Malvido, 2007). В 90-х годах XX в. южноафриканские ученые использовали октановую кислоту для изучения ее влияния на прорастание семян *Arachis hypogaea* L. (Whitehead, Nelson, 1992), *Cyclopia subternata* Vogel и *Cyclopia intermedia* E. Mey (Sutcliffe, Whitehead, 1995) и салата Гранд Рапидс (Jüger et al., 1996). Исследований, связанных с действием комплекса органических кислот (в спиртовом растворе), входящих в состав изучаемого нами альгицида, на прорастание семян растений вод, нами не обнаружено.

Цель работы — выявить концентрации альгицида, влияющие на прорастание семян и развитие проростков широко распространенных в водоемах гелофитов *Sparganium emersum* Rehm., *S. glomeratum* (Laest. ex Beurl.) Neuman и *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные нами виды относятся к экологической группе гелофитов. Ежеголовник всплывший (*Sparganium emersum*) и ежеголовник скученный (*S. glomeratum*) — вегетативно подвижные явноплицентрические длиннокорневищные малолетники вегетативного происхождения, поликарпика с кистевидной корневой системой. Это близкие в таксономическом плане виды, отличающиеся по экологическим особенностям местообитания. Так, *Sparganium emersum* встречается в широком спектре водных объектов — от олиготрофных до дистрофных (предпочитает мезо- и эвтрофные воды), *S. glomeratum*, наоборот, ограничен в типе водного объекта, произрастая в олиго-мезотрофных и мезотрофных водах. Камыш озерный (*Schoenoplectus lacustris*) — вегетативно слабо-подвижный явноплицентрический короткокорневищный многолетник вегетативного происхождения, поликарпик с диффузной корневой системой и побегами двух типов: пла-

гиотропным, находящимся в толще грунта или на его поверхности (корневище) и моноциклическими ортотропными полурозеточными монокарпическими надземными побегами (стрелками) (Савиных и др., 2015). Растет по берегам мезо- и эвтрофных водоемов (Дубына и др., 1993). У всех изучаемых видов вегетативное размножение превалирует над семенным, в природных условиях проростки встречаются крайне редко, несмотря на значительное число формирующихся семян (*Sparganium emersum* — 182 ± 47 , *S. glomeratum* — 134 ± 30 — семян на один монокарпический побег, *Schoenoplectus lacustris* — от 86 ± 14 до 122 ± 41 семян на одно растение) (Беляков, Лапиров, 2019). *Sparganium emersum* и *Schoenoplectus lacustris* считаются обыкновенными (широко распространенными) видами по всему региону Волжского бассейна, в то время как *Sparganium glomeratum*, наоборот, довольно редок. Исследуемые виды встречаются на мелководьях и берегах рек, озер и водохранилищ, в болотах, канавах, ручьях, прудах (Лисицына и др., 2009).

Зрелые семена всех гелофитов собраны на различных водных объектах Ярославской обл.: семена *Sparganium emersum* — Пошехонский р-н, устье р. Маткома, рядом с местом впадения в Рыбинское водохранилище, в окрестностях д. Малафеево, 58.683580 с.ш., 38.503158 в.д., 14.09.2016 г.; *Sparganium glomeratum* — Пошехонский р-н, северо-восточнее д. Голодяйка, колеи с водой по лесной дороге (глубина 30–40 см) на Талицкое болото, 58.746140 с.ш., 38.752736 в.д., 15.09.2018 г.; *Schoenoplectus lacustris* — Некоузский р-н, окрестности пос. Борок, р. Сунога, 58.060436 с.ш., 38.226895 в.д., 16.08.2020 г. Учитывая, что отобранные виды растений должны легко и равномерно прорасти и относительно быстро расти (Dayan et al., 2000), в экспериментах нами использованы только семена, прошедшие с момента сбора и до постановки на прорастание холодную влажную стратификацию в холодильнике (температура $+2.5...+3^{\circ}\text{C}$). Семена камыша были поставлены на прорастание 16.04.2021 г., двух видов ежеголовников — 23.06.2021 г.

Семена проращивали в контролируемых лабораторных условиях в люминостате (освещенность 3400–3500 лк, фотопериод 9/15, температура 28–29°C) в чашках Петри (по 30 семян на каждую чашку) в растворе альгицида (по 10 мл на каждую чашку) разной концентрации (0.1, 1.0 и 10.0 мг/л). Данные концентрации использованы нами, исходя из их испытаний по влиянию альгицида на численность цианобактерий и зеленых водорослей, проведенных в рамках патентования данного препарата (Курашов и др., 2019). Для создания необходимых концентраций альгицида (0.1, 1.0 и 10 мг/л) в экспериментальные чашки Петри, с рабочим объемом 10 мл, было добавлено 0.014, 0.14 и 1.4 мкл альгицида соответственно. Для этого

был приготовлен рабочий раствор альгицида в водопроводной воде из расчета 143 мкл альгицида на 100 мл воды. Затем, для создания указанных концентраций альгицида, при помощи хромографического шприца в чашки Петри добавляли по 10, 100 и 1000 мкл приготовленного рабочего раствора. В рабочем растворе 98%-ный этиловый спирт, входящий в состав альгицида, был разбавлен в ~700 раз. Как показали предварительные экспериментальные работы с альгицидом (Kushov et al., 2021), сам спирт при таком большом разведении не оказывает никакого воздействия на биологические объекты. В качестве контроля использовали отстоявшуюся водопроводную воду, не содержащую аллелохимических веществ. Опыты проводили в пяти повторностях в течение 20 сут.

Семена проращивали с учетом “Международных правил определения качества семян” (1969). Определяли следующие основные показатели прорастания (Shipley, Parent, 1991): лаг-время (L) – время, (сут) между началом эксперимента и началом прорастания; конечное прорастание (G_{fin} или G) – процент проросших семян в конце эксперимента, соответствующее в отечественной литературе термину “лабораторная всхожесть” (Николаева и др., 1999); энергия прорастания (E) – процент проросших семян в течение 7 сут; период прорастания (P) – число суток, в течение которых семена прорастают. Дополнительно применяли индекс толерантности или относительного роста корня (tolerance index – TI (Iqbal, Rahmati, 1992)), названный позднее “относительный рост корня” (relative root growth – RRG (Fuentes et al., 2004)), индекс фитотоксичности (PP (Chou, Lin, 1976)), индекс относительной всхожести семян или скорости прорастания семян (relative seed germination – RSG (Fuentes et al., 2004) или seed germination rate – GR (Wang et al., 2022)) и индекс всхожести (germination index – GI (Fuentes et al., 2004)) по формулам (1)–(4) соответственно:

$$\text{RRG (TI) \%} = \frac{L_e}{L_c} \times 100, \quad (1)$$

где L_e – средняя длина корня¹ в опытных растворах различной концентрации, L_c – средняя длина корня в контроле.

$$\text{PP \%} = \frac{L_{\text{max. c}} - L_{\text{max. e}}}{L_{\text{max. c}}} \times 100, \quad (2)$$

где $L_{\text{max. e}}$ – длина корня в опытных растворах различной концентрации, $L_{\text{max. c}}$ – длина корня в контроле.

$$\text{RSG (GR) \%} = \frac{N_e}{N_c} \times 100, \quad (3)$$

¹ В формулах (1) и (2) для вычислений использовали длину главного корня.

где N_e – количество семян, проросших в опытных растворах различной концентрации, N_c – число семян, проросших в контроле.

$$\text{GI \%} = \frac{\text{RSG} \times \text{RRG}}{100}. \quad (4)$$

В конце эксперимента проростки (по 15 проростков каждого вида, отобранных случайным образом из различных концентраций альгицида и контроля), помещали в пластиковые контейнеры и фиксировали их 76%-ным этиловым спиртом для дальнейшего морфологического анализа. У проростков подсчитывали количество придаточных корней и ассимилирующих листьев, измеряли длину главного корня и максимальную длину придаточных корней, длину и диаметр гипокотыля, базального участка главного побега и семядолей, а также максимальную длину и ширину ассимилирующих листьев. Полученные результаты представлены как среднее значение \pm стандартное отклонение ($M \pm SD$). Сравнения нескольких групп по количественным показателям, распределенным ненормально, проводили с помощью H -критерия Краскела–Уоллиса. Для множественных апостериорных сравнений использовали критерий Манна–Уитни с корректирующей поправкой Бонферрони. Различия считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$. Расчеты выполняли в пакете PAST (Paleontological Statistics Software Package, Норвегия, 1999–2019, v. 3.19 (Hammer et al., 2001)).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Прорастание семян. Анализ основных показателей прорастания семян трех видов гелофитов (табл. 1) показал, что по двум из них – лаг-времени и периоду прорастания достоверных различий между контролем и опытными растворами альгицида не обнаружено ни у одного из видов растений. Подобная картина, но для всех основных показателей прорастания, отмечена для семян *Schoenoplectus lacustris* (табл. 1).

У *Sparganium emersum* при самой высокой концентрации альгицида (10.0 мг/л) величина конечного прорастания была значимо выше (в 1.2 раза), чем в контроле и концентрации альгицида 1.0 мг/л ($H(5) = 7.616, p = 0.0425$). Это различается с данными, полученными для *S. glomeratum*, у которого при самой низкой (0.1 мг/л) и самой высокой концентрациях альгицида (10.0 мг/л), значения конечного прорастания были достоверно ниже (в 1.2–1.3 раза), чем в контроле ($H(5) = 7.866, p = 0.04184$), а величина энергии прорастания в контроле превышала таковую при концентрации альгицида 0.1 мг/л ($H(5) = 7.866, p = 0.04184$ (табл. 1, рис. 1).

Морфологические показатели проростков. У проростков *Sparganium emersum* при действии всех

Таблица 1. Основные показатели прорастания семян *Sparganium emersum*, *S. glomeratum* и *Schoenoplectus lacustris* при разной концентрации альгицида

Показатель	<i>S. emersum</i>				<i>S. glomeratum</i>				<i>Sch. lacustris</i>			
	Контроль	мг/л			Контроль	мг/л			Контроль	мг/л		
		0.1	1.0	10.0		0.1	1.0	10.0		0.1	1.0	10.0
L, сут.	3.0 ± 0.0	3.0 ± 0.0	3.0 ± 0.0	4.2 ± 1.6	3.2 ± 0.4	3.6 ± 1.3	4.2 ± 1.6	3.6 ± 1.3	6.0 ± 0.7	5.6 ± 0.5	6.0 ± 1.0	6.0 ± 0.7
G _{фин} , %	44.7 ± 3.0 ^a	47.3 ± 8.3	44.7 ± 6.5 ^c	54.7 ± 2.8 ^d	54.7 ± 1.8 ^a	42.7 ± 8.6 ^b	51.3 ± 5.1	46.7 ± 7.1 ^d	18.7 ± 8.0	16.7 ± 7.8	16.7 ± 6.7	15.3 ± 6.5
E, %	40.7 ± 4.9	43.3 ± 10.5	40.7 ± 7.2	50.7 ± 2.8	38.7 ± 3.0 ^a	30.7 ± 6.4 ^b	36.7 ± 4.1	32.0 ± 8.7	8.0 ± 3.8	8.7 ± 3.8	11.3 ± 6.5	10.0 ± 5.8
P, сут.	9.2 ± 4.4	6.8 ± 3.9	7.2 ± 3.3	5.8 ± 2.2	9.2 ± 1.9	9.6 ± 4.6	9.0 ± 2.8	9.0 ± 1.7	6.4 ± 1.9	6.4 ± 3.0	4.8 ± 2.6	5.2 ± 1.6

Примечание. Здесь и в табл. 2 даны средние значения ± стандартное отклонение ($M \pm SD$). Показатели прорастания: L – лаг-время, G_{фин} – конечное прорастание, E – энергия прорастания, P – период прорастания. Различия статистически значимы между выборками: конечное прорастание – *Sparganium emersum* – a–d, c–d, *Sparganium glomeratum* – a–b, a–d; энергия прорастания – *Sparganium glomeratum* – a–b. Остальные различия недостоверны. n = 30.

испытуемых концентраций альгицида ни один из морфологических показателей не имел достоверных отличий от контрольных значений (табл. 2).

У *S. glomeratum* действие различных концентраций альгицида сказалось на линейном росте основных органов проростка – главного корня, придаточных корней и ассимилирующих листьев (табл. 2). Так, значимых отличий от контрольных величин главный и придаточные корни достигали в концентрации альгицида 1.0 мг/л ($H(15) = 8.968, p = 0.02911$ и $H(15) = 21.12, p = 0.00009005$ соответственно). При этом, максимальная длина придаточных корней в самой низкой концентрации альгицида была значимо выше, чем при увеличении последней в 10 и 100 раз, а максимальная длина ассимилирующих листьев проростков в концентрации 0.1 мг/л превышала контрольные значения этого показателя в 1.2 раза ($H(15) = 12.76, p = 0.005044$).

У *Schoenoplectus lacustris* действие альгицида не отразилось на числе придаточных корней и ассимилирующих листьев, длине семядоли и ширине ассимилирующих листьев проростков. По остальным показателям выявлены значимые отличия как от контрольных значений, так и между испытуемыми концентрациями альгицида (табл. 2). При действии раствора альгицида концентрацией 1 мг/л длина главного корня проростков достоверно превышала таковую в контроле и во всех остальных концентрациях альгицида ($H(15) = 15.4, p = 0.001472$) (табл. 2). Близкая ситуация наблюдалась и с максимальными размерами придаточных корней. В растворе альгицида 1.0 мг/л их величина была значимо выше, чем в контроле и концентрации 0.1 мг/л ($H(15) = 16.75, p = 0.0007717$). Длина гипокотыля в контроле в 1.5 раза превышала таковую у опытных образцов растений при всех концентрациях альгицида ($H(15) = 12.65, p = 0.02327$). Максимальная длина ассимилирующих

листьев у растений в контроле была значимо выше, чем в концентрации альгицида 0.1 мг/л. С повышением концентрации альгицида в 10 раз, размер ассимилирующих листьев проростков увеличился в 1.5 раза по сравнению с действием предыдущей концентрации препарата ($H(15) = 14.32, p = 0.002224$). Длина базального участка главного побега превышала контрольные значения в концентрациях 1.0 и 10.0 мг/л, и в этих же концентрациях была выше, чем в самой низкой концентрации альгицида ($H(15) = 31.97, p = 0.0000002188$). Диаметр базальной части побега, в контроле превышал таковой при концентрации препарата 0.1 мг/л, а при 1.0 мг/л был больше, чем при 10.0 мг/л ($H(15) = 23.95, p = 0.00001174$ (табл. 2)).

Показатели прорастания семян и роста проростков. Получены показатели прорастания семян и роста проростков (RRG, RSG, GI и PP (табл. 3)). Максимальные величины индексов толерантности RRG (TI) и всхожести (GI) были у *Sparganium glomeratum* и *Schoenoplectus lacustris* при концентрации альгицида 1.0 мг/л, у *Sparganium emersum* – при концентрации в 10 раз больше. Индекс относительной всхожести семян (RSG) достигал максимальных значений при самой высокой концентрации альгицида (10 мг/л) у *S. emersum* и у *Schoenoplectus lacustris*, у *Sparganium glomeratum* – при концентрации 1.0 мг/л. Самые высокие отрицательные значения индекса фитотоксичности (PP) обнаружены у *Schoenoplectus lacustris* при концентрации альгицида 1.0 мг/л, положительные значения – у *Sparganium emersum* при самой низкой концентрации альгицида 0.1 мг/л. У *S. glomeratum* выявлены только отрицательные значения этого индекса во всех испытуемых концентрациях, достигавшие максимума при 1.0 мг/л (табл. 3).

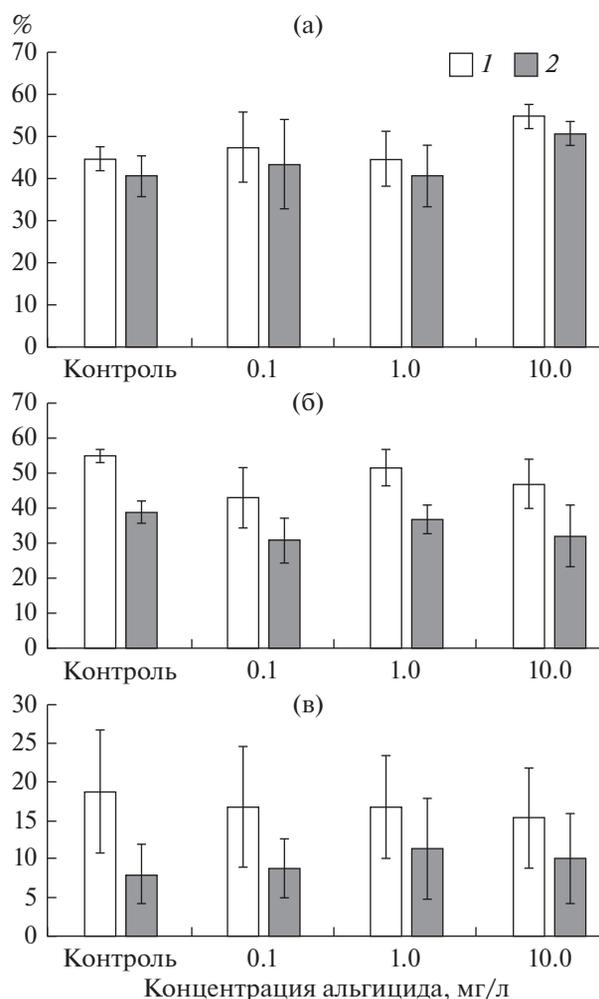


Рис. 1. Изменение важнейших показателей прорастания (ось y) – конечного прорастания (G_{fin}) и энергии прорастания (E, %) при действии различных концентраций альгицида на семена *Sparganium emersum* (a), *S. glomeratum* (б) и *Schoenoplectus lacustris* (в). 1 – G_{fin} , 2 – E.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Альгициды на основе органических кислот (метаболитов водных растений) применяются для обработки искусственных водных экосистем – аквариумов, бассейнов для аквакультуры, с целью избирательного подавления цветения, вызываемого цианобактериями и зелеными водорослями, и для поддержания развития экосистемы (Курашов и др., 2019). Анализ данных, полученных Е.А. Курашовым с соавт. (2019) при исследовании альгицида такого типа показал снижение численности цианобактерий (*Synechocystis aquatilis* Sauvageau, 1892) под влиянием альгицида при всех исследованных концентрациях (0.1, 1.0 и 10.0 мг/л). Наибольшее воздействие отмечено при концентрации альгицида 10.0 мг/л, где разница с контролем на 13-е сутки была в 13.6 раза. При концентрации альгицида в 10 раз меньше (1.0 мг/л) численность цианобактерий в те же сроки эксперимента была ниже, чем в контроле в

4.7 раза (Курашов и др., 2019). По этой причине данный альгицид нового поколения и ему подобные найдут, в ближайшем будущем, свое применение для контроля “цветения” вызываемого цианобактериями во внутренних водоемах. В связи с этим, важно оценить, как данный альгицид будет влиять на других гидробионтов, в том числе на водные макрофиты.

Для высших растений анализ прорастания семян и роста растений – главный инструмент, способный обнаружить потенциальные аллелопатические эффекты в контролируемых лабораторных условиях (Reigosa, Pazos-Malvido, 2007). Рассмотрим всхожесть – главный и ключевой показатель качества семян (Zhang et al., 2016). По данным проведенных экспериментов (табл. 1), самая высокая концентрация альгицида стимулировала конечное прорастание (всхожесть) семян *Sparganium emersum* (по сравнению с контролем). Однако у *S. glomeratum* отмечено ингибирование

Таблица 2. Изменение морфометрических показателей проростков *Spartanium emersum*, *S. glomeratum* и *Schoenoplectus lacustris* при действии различных концентраций альтигида (мг/л)

Показатель	<i>S. emersum</i>			<i>S. glomeratum</i>			<i>Sch. lacustris</i>					
	Контроль ^а	мг/л		Контроль ^а	мг/л		Контроль ^а	мг/л				
		0.1 ^б	1.0 ^с		10.0 ^д	0.1 ^б		1.0 ^с	10.0 ^д	0.1 ^б	1.0 ^с	
$L_{гл}$, см	2.05 ± 0.55	1.63 ± 0.49	1.84 ± 0.68	1.91 ± 0.41	2.13 ± 0.29	2.19 ± 0.78	2.69 ± 0.53	2.47 ± 0.45	2.33 ± 0.58	2.05 ± 0.56	3.00 ± 0.35	2.33 ± 0.48
$L_{прд}$, см	1.45 ± 0.48	1.66 ± 0.59	1.60 ± 0.56	1.58 ± 0.63	0.98 ± 0.31	1.41 ± 0.58	1.37 ± 0.34	0.74 ± 0.36	2.16 ± 0.50	1.72 ± 0.56	2.87 ± 0.4	2.39 ± 0.63
$N_{прд}$, экз.	1.80 ± 0.41	2.00 ± 0.65	1.93 ± 0.26	1.67 ± 0.72	1.33 ± 0.49	1.47 ± 0.52	1.47 ± 0.52	1.53 ± 0.52	3.13 ± 0.60	2.60 ± 0.83	2.60 ± 0.83	3.00 ± 0.53
$L_{тип}$, см	0.04 ± 0.00	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.00	0.02 ± 0.00	0.02 ± 0.00	0.02 ± 0.00
$D_{тип}$, см	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.00	0.04 ± 0.00	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00
$L_{сем}$, см	0.39 ± 0.03	0.39 ± 0.04	0.39 ± 0.03	0.39 ± 0.04	0.34 ± 0.06	0.37 ± 0.04	0.37 ± 0.04	0.36 ± 0.05	0.20 ± 0.01	0.19 ± 0.02	0.19 ± 0.04	0.20 ± 0.01
$D_{сем}$, см	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00	—	—	—	—
$N_{ассим}$, экз.	2.93 ± 0.26	2.93 ± 0.26	3.00 ± 0.00	3.00 ± 0.00	2.87 ± 0.35	2.67 ± 0.49	2.67 ± 0.49	2.53 ± 0.52	3.40 ± 0.48	3.20 ± 0.32	3.67 ± 0.44	3.53 ± 0.50
$L_{ассим}$, см	1.80 ± 0.30	1.77 ± 0.27	1.85 ± 0.30	1.93 ± 0.42	2.82 ± 0.42	3.47 ± 0.52	3.11 ± 0.49	2.91 ± 0.56	2.13 ± 0.20	1.82 ± 0.18	2.18 ± 0.19	2.05 ± 0.28
$H_{ассим}$, см	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.00	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.04 ± 0.00	0.04 ± 0.00	0.05 ± 0.00	0.04 ± 0.00
$L_{баз}$, см	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.00	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.06 ± 0.01
$D_{баз}$, см	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.04 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.05 ± 0.01

Примечание. $L_{гл}$ — длина главного корня; $L_{прд}$, $N_{прд}$ — длина и число придаточных корней соответственно; $L_{тип}$, $D_{тип}$ — длина и диаметр гипокотилия соответственно; $L_{сем}$, $D_{сем}$ — длина и диаметр семидоли соответственно; $N_{ассим}$, $L_{ассим}$, $H_{ассим}$ — число корней, длина и ширина ассимилирующих листьев соответственно; $L_{баз}$, $D_{баз}$ — длина и диаметр базального участка розеточного побега; “—” — данные отсутствуют; у *Spartanium emersum* статистически значимые различия между одноименными показателями в строках отсутствуют. У *Spartanium glomeratum* различия в одноименных строках статистически значимы при $p < 0.05$ между выборками: $L_{гл}$ — а-с, а-с, с-с; $L_{прд}$ — а-с, а-с, с-с; $L_{тип}$ — а-с, а-с, с-с; $L_{ассим}$ — а-с, а-с, с-с; $L_{баз}$ — а-с, а-с, с-с; $D_{баз}$ — а-с, а-с, с-с; остальные различия недостоверны. У *Schoenoplectus lacustris* различия в одноименных строках статистически значимы при $p < 0.05$ между выборками: $L_{гл}$ — а-с, б-с, с-с; $L_{прд}$ — а-с, б-с, с-с; $L_{тип}$ — а-с, б-с, с-с; $L_{ассим}$ — а-с, б-с, с-с; $L_{баз}$ — а-с, б-с, с-с; $D_{баз}$ — а-с, б-с, с-с; остальные различия недостоверны. $n = 15$.

Таблица 3. Изменение показателей прорастания семян и роста главного корня проростков *Sparganium emersum*, *S. glomeratum* и *Schoenoplectus lacustris* при действии различных концентраций альгицида (мг/л)

Индекс, %	<i>Sparganium emersum</i>			<i>Sparganium glomeratum</i>			<i>Schoenoplectus lacustris</i>		
	мг/л			мг/л			мг/л		
	0.1	1.0	10.0	0.1	1.0	10.0	0.1	1.0	10.0
RSG	106.92 ± 24.99	100.33 ± 15.74	121.52 ± 12.92	77.87 ± 14.44	93.97 ± 9.54	85.37 ± 12.75	107.02 ± 75.82	108.10 ± 64.72	110.36 ± 94.78
RRG	79.64	89.90	93.49	102.82	126.13	116.12	88.00	128.63	100.00
GI	85.16	90.20	113.60	80.06	118.53	99.13	94.18	139.04	110.36
PP	15.70 ± 30.28	3.98 ± 43.73	-2.89 ± 42.05	-6.74 ± 43.19	-27.39 ± 26.41	-17.49 ± 23.46	2.75 ± 43.52	-43.50 ± 54.20	-12.94 ± 56.89

Примечание. Расшифровка индексов дана в тексте.

процесса прорастания (по сравнению с контролем) при действии самой низкой и самой высокой концентраций альгицида. В отличие от этого, у *Schoenoplectus lacustris* ни одна из опытных концентраций не оказала значимого влияния на основные параметры конечного прорастания семян (табл. 1). Возможно, подобный результат связан с видовой специфичностью растений, которая нашла отражение в их различной устойчивости к аллелохимическим веществам, содержащимся в спиртовом растворе альгицида. Кроме того, выявленные различия в прорастании семян испытываемых видов гелофитов могут быть связаны не только с концентрацией альгицида и длительностью нахождения семян в его растворе, но и со структурой семенной оболочки. Эти же причины, на наш взгляд, лежат в основе того, что все испытываемые концентрации альгицида почти не повлияли на второй важнейший параметр – энергию прорастания семян – ни у *Sparganium emersum*, ни у *Schoenoplectus lacustris*. Снижение величины этого показателя отмечено лишь у *S. glomeratum* при самой низкой концентрации альгицида.

В середине 80-х годов XX века J.D. Bewley and M. Black (1985 – цит. по Chiarusio et al., 1997) предложили использовать более одного индекса для точного описания процесса прорастания, считая, что количественная оценка этого процесса не должна ограничиваться одним параметром, например, максимальным процентом всхожести (всхожестью) или скоростью прорастания. Во многих исследованиях использовали различные индексы, чтобы показать влияние аллелопатии на прорастание (Chiarusio et al., 1997). С этой целью в нашей работе сделана попытка применить ряд индексов: TI или RRG, RSG или GR, GI и PP. Их (за исключением индекса PP) применяли при оценке фитотоксичности компоста и его пригодности в качестве удобрения для почвы или среды для выращивания (Barral, Paradelo, 2011; Selim et al., 2012; Wang et al., 2022). Наш выбор этих индексов связан с тем, что компост, как и используемый нами альгицид – органическое соединение,

содержащее в своем составе низкомолекулярные органические кислоты, влияющие на прорастание семян, рост и удлинение корней (Mazumder et al., 2020). Именно эти показатели используют для определения фитотоксичности компоста (Zucconi et al., 1981 – цит. по: Mazumder et al., 2020), которая также может быть связана с формированием веществ временного характера (короткоцепочечных органических жирных кислот, фенолов), образующихся на ранних стадиях компостирования (Barral, Paradelo, 2011). При этом, под фитотоксичностью понимается задержка прорастания, ингибирование роста растений или любой другой неблагоприятный эффект, вызванный специфическими веществами (фитотоксинами) или неадекватными условиями роста (Baumgarten, Spiegel, 2004 – цит. по Barral, Paradelo, 2011).

Индексы RSG, RRG и GI представляют разные процессы во время прорастания (появление главного корня – это процесс прорастания семени, а удлинение главного корня – это процесс роста) и их чувствительность к стрессу окружающей среды также различна (Wang et al., 2022). GI – объединенный показатель, включающий в себя RSG и RRG и считающийся более полной оценкой фитотоксичности компоста (El Fels et al., 2016). В нашем случае (табл. 3) эти три индекса лишь подтвердили данные, полученные при прорастании семян (табл. 1) и развитии главного корня проростков трех испытываемых видов гелофитов (табл. 2). Так, у *S. emersum* самые высокие индексы (табл. 3) получены при концентрации альгицида 10.0 мг/л, что указывает на его стимулирующее действие – повышение всхожести семян и увеличение длины главного корня с 1.63 до 1.91 см. У других двух видов максимальные значения всех трех индексов отмечены в концентрации альгицида 1.0 мг/л, при которой наблюдали наиболее высокие величины (среди всех испытываемых концентраций) всхожести семян и длины главного корня проростков. Необходимо иметь в виду, что результаты, полученные с использованием GI, следует интерпретировать с осторожностью, по-

сколькo они зависят от типа используемых семян и характера органического вещества (Bernal et al., 1998; Tiquia and Tam, 1998; Brewer and Sullivan, 2003, цит. по: Selim et al., 2012).

Отдельно следует рассмотреть РР (табл. 3), который связан с размерами главного корня проростков (фактически, с эффективностью его развития) изучаемых видов. Этот индекс достаточно четко показал низкую степень фитотоксичности альгицида для данного органа проростков. Так, у *Sparganium emersum* отмечено очень слабое ингибирование роста главного корня в концентрациях 0.1 и 1.0 мг/л и очень слабая стимуляция его развития при 10.0 мг/л (по сравнению с предыдущими концентрациями). Полное отсутствие тормозящего действия альгицида выявлено для главного корня *S. glomeratum*, а у *Schoenoplectus lacustris* – слабое ингибирование его ростовых процессов в концентрации 0.1 мг/л, с последующей их стимуляцией при повышении концентрации. По нашему мнению, РР – крайне важный показатель, поскольку именно главный корень первым “сталкивается” с анализируемой средой (в нашем случае, с различными концентрациями спиртового раствора альгицида) при прорастании семени. Его рост напрямую связан с поглощением питательных веществ и, как следствие, дальнейшим развитием надземной и подземной сфер проростков.

Замечено (Reigosa, Pazos-Malvido, 2007), что морфология проростков, выращенных в присутствии фитотоксина, также может дать важную информацию. У *Sparganium emersum* ни один из морфологических показателей проростков не показал значимых различий от контрольных значений (табл. 2), у *S. glomeratum* влияние альгицида сказалось лишь на размерах главного и придаточных корней, а также ассимилирующих листьев (табл. 2), а у *Schoenoplectus lacustris* – на семи из двенадцати тестируемых показателей (табл. 2). Таким образом, по степени увеличения устойчивости морфологических показателей растений к действию различных концентраций альгицида проростки трех видов гелофитов образуют следующий ряд: *S. lacustris* > *Sparganium glomeratum* > *S. emersum*.

Наши результаты подтвердили гипотезу французских и испанских исследователей (Chiarusio et al., 1997), что не все индексы могут подходить для точного описания аллелохимических эффектов на процесс прорастания. В нашем случае показатели лаг-время и период прорастания оказались неэффективны с точки зрения оценки процесса прорастания семян двух видов *Sparganium* и *Schoenoplectus lacustris* под влиянием различных концентраций альгицида.

Рассматривая полученные нами результаты, следует отметить, что “... Хотя аллелопатия включает и положительные (стимулирующие) взаимодействия, в большинстве исследований описыва-

ется ингибирующая активность аллелопатически активных соединений...” (Gross, 2003, p. 313). Аллелопатическое ингибирование (торможение, подавление) – сложный процесс, который может включать взаимодействие различных классов химических веществ (фенольных соединений, флавоноидов, терпеноидов, алкалоидов, стероидов, углеводов и аминокислот), а также смеси различных соединений, иногда оказывающих более выраженный аллелопатический эффект, чем отдельные соединения (James et al., 2013 – цит. по: Bhadha et al., 2014). Например, флавоноиды и жирные кислоты (присутствующие в вытяжках) оказывают отрицательное влияние на всхожесть, поскольку могут действовать на различные клеточные процессы, включающие нарушение проницаемости мембран и фотосинтез (Bhadha et al., 2014).

Обработка семян огурца фенольными соединениями (катехолом, галловой (входящей в состав изучаемого нами альгицида) или пирогалловой кислотой) значительно снижали процент всхожести, рост корней и гипокотилей проростков. Из различных использованных концентраций этих соединений 10^{-3} М вызывала максимальное торможение. Среди используемых фенолов пирогалловая кислота оказывала наиболее сильный ингибирующий эффект (Muzaffar et al., 2012). При изучении фитотоксического действия 21 вторичного метаболита растений (включая галловую кислоту) на прорастание семян и рост корней *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh было показано (Reigosa, Pazos-Malvido, 2007), что 11 из 21 молекулы значительно ингибируют всхожесть семян. При этом, галловая кислота тормозила прорастание семян этого вида в концентрациях 500 и 750 мкМ и была отмечена среди наиболее сильных ингибиторов роста корня (Reigosa, Pazos-Malvido, 2007). Наибольший эффект был получен при замачивании семян *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в растворах галловой кислоты с концентрацией 150 ppm, однако на длину ее проростков положительно влияло повышение концентрации этого соединения до 250 ppm, а затем значения постепенно снижались (по сравнению с контролем) при более высоких концентрациях. Длина почки и первичного корня 4-дневных проростков *V. unguiculata* были значительно увеличены (по сравнению с контролем) в ответ на действие галловой кислоты концентрацией до 200 ppm (Zeid et al., 2019). В целом, фенольные кислоты сильнее влияют на рост проростков, чем на процесс прорастания (Reigosa et al., 1999 – цит. по Reigosa, Pazos-Malvido, 2007). При изучении влияния водного экстракта дыма растительного происхождения, октановой кислоты (входящей в состав изучаемого нами альгицида) и этилена на прорастание светочувствительных семян салата Гранд Рапидс показано, что октановая кислота в сочетании с этиленом

обеспечивали более высокий уровень прорастания, чем при использовании одного этилена, но только при самой высокой концентрации октановой кислоты (1 мМ) (Jäger et al., 1996). Одночасовая импульсная обработка 10 мкМ октановой кислотой приводила к выраженной стимуляции прорастания у *Cyclopia intermedia* E. Mey. почти до такого же уровня, как и у *C. subternata* Vogel, однако непрерывная обработка ингибировала прорастание у обоих видов. Аналогичные результаты получены с семенами других видов растений (Berrie et al., 1975; Stewart and Berrie, 1979; Whitehead and Nelson, 1992 – все цит. по: Sutcliffe, Whitehead, 1995). Кроме того, непрерывное применение 100 мкМ октановой кислоты приводило к ингибированию прорастания семян *Arachis hypogaea* L., а обработка этой кислотой в концентрации от 1 до 100 мкМ – к стимуляции прорастания за счет повышения чувствительности ткани семени к этилену (Whitehead and Nelson, 1992).

В отечественных и зарубежных источниках не была обнаружена информация о влиянии на прорастание семян и развитие проростков водных и прибрежно-водных растений как отдельных органических кислот (аллелохемиков водных растений), так и их комплекса, входящего в состав использованного в работе запатентованного альгицида. Поэтому анализ полученных результатов показывает необходимость дальнейшего продолжения исследований в этом направлении. Однако следует учитывать, что в случае использования рассматриваемого альгицида, основанного на метаболитах-аллелохемиках водных макрофитов, для борьбы с цианобактериальным “цветением” данный препарат, возможно, будет одновременно стимулировать естественное развитие определенных видов макрофитов в водоеме, тем самым увеличивая способность водной экосистемы противостоять и уменьшать развитие фитопланктона, включая цианобактерий.

Одна из основных проблем состоит в том, что нам неизвестны клеточные и молекулярные механизмы реакции растений (водорослей и цианобактерий) на аллелохемики. Эта реакция при разных концентрациях аллелохемиков может меняться – при одних концентрациях наблюдаться ингибирующий эффект, при других – стимулирующий (Kurashov et al., 2020).

Наши данные и проведенный литературный анализ показали, что, по-видимому, отклик семян и проростков трех видов гелофитов на действие альгицида зависит от видовой принадлежности и экотипа растений, стадии онтогенетического развития, концентрации альгицида и времени экспозиции.

Выводы. Исследовано влияние альгицида на основе органических кислот (вторичных метаболитов водных растений в концентрациях 0.1–10.0 мг/л) на

прорастание семян и развитие проростков трех видов гелофитов. Альгицид стимулирует прорастание семян *Sparganium emersum* в концентрации 10.0 мг/л, приводя к повышению всхожести в 1.2 раза по сравнению с контролем. У *S. glomeratum* ингибирование процесса прорастания происходит в концентрации альгицида 0.1 и 10.0 мг/л, вызывая снижение всхожести по сравнению с контролем в 1.2–1.3 раза. У *Schoenoplectus lacustris* значимый эффект альгицида на процесс прорастания семян не обнаружен. При действии альгицида у *Sparganium emersum* ни один из морфологических показателей проростков не показал достоверных отличий от контрольных значений, у *S. glomeratum* его влияние сказалось лишь на размерах главного и придаточных корней, а также ассимилирующих листьев, у *Schoenoplectus lacustris* – на семи из двенадцати тестируемых показателей. По степени увеличения устойчивости морфологических показателей растений к действию различных концентраций альгицида проростки трех видов гелофитов образуют следующий ряд: *S. lacustris* > *Sparganium glomeratum* > *S. emersum*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность С.Э. Болотову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за консультации по статистической обработке материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН – Федерального исследовательского центра РАН № 0154-2019-0002 и Института биологии внутренних вод РАН № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2019. Семенная продуктивность и особенности плавучести генеративных диаспор некоторых европейских видов рода *Sparganium* L. // Биология внутр. вод. № 4–2. С. 36. <https://doi.org/10.1134/S0320965219060044>
- Дубына Д.В., Стойко С.М., Сытник К.М. и др. 1993. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. Киев: Наукова думка.
- Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Батаева Ю.В. и др. 2019. Альгицид для подавления развития цианобактерий из зеленых водорослей на основе метаболитов – аллелохемиков водных растений. Патент РФ № 2019104959 (RU 2 709 308 C1).
- Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Митрукова Г.Г., Чернова А.М. 2014. Летучие низкомолекулярные метаболиты водных макрофитов, произрастающих на территории России, и их роль в гидроэкосистемах // Сиб. экол. журн. Т. 21. № 4. С. 573.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. 2009. Флора водоемов Волжского бассейна. Определи-

- тель сосудистых растений. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Международные правила определения качества семян. 1969. М.: Колос.
- Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. 1999. Биология семян. СПб.: НИИ химии СПбГУ.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В., Лелекова Е.В. 2015. Биоморфологические адаптации гелофитов // Сиб. экол. журн. Т. 22. № 5. С. 671. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150502>
- Barral M.T., Paradelo R. 2011. A Review on the use of phytotoxicity as a compost quality indicator // Dynamic Soil, Dynamic Plant. V. 5. Iss. 2. P. 36.
- Bhadha J.H., Lang T.A., Alvarez O.M. et al. 2014. Allelopathic effects of *Pistia stratiotes* and *Lyngbya wollei* Farlow ex Gomont on seed germination and root growth // Sustain. Agr. Res. V. 3. № 4. P. 121. <https://doi.org/10.5539/sar.v3n4p121>
- Chiapusio G., Sánchez A.M., Reigosa M.J. et al. 1997. Do germination indices adequately reflect allelochemical effects on the germination process? J. Chem. Ecol. V. 23. № 2. P. 2445.
- Chou C.H., Lin H.J. 1976. Autointoxication mechanism of mechanism of *Oriza sativa* L. Phytotoxic effects of decomposing rice residues in soil // J. Chem. Ecol. V. 2. № 3. P. 353. <https://doi.org/10.1007/BF00988282>
- Dayan F.E., Romagni J.G., Duke S.O. 2000. Investigating the Mode of Action of Natural Phytotoxins // J. Chem. Ecol. V. 26. № 9. P. 2079. <https://doi.org/10.1023/A:1005512331061>
- El Fels L., Hafidi M., Ouhdouch Y. 2016. *Artemia salina* as a new index for assessment of acute cytotoxicity during co-composting of sewage sludge and lignocellulose waste // Waste Manage. V. 50. P. 194. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2016.02.002>
- Fink P. 2007. Ecological functions of volatile organic compounds in aquatic systems // Mar. Freshwater Behav. Physiol. V. 40. № 3. P. 155. <https://doi.org/10.1080/10236240701602218>
- Fuentes A., Lloréns M., Sáez J. et al. F. 2004. Phytotoxicity and heavy metals speciation of stabilised sewage sludges // J. Hazard. Mater. V. A108. № 3. P. 161. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2004.02.014>
- Gross E.M. 2003. Allelopathy of Aquatic Autotrophs // CRC Crit. Rev. Plant. Sci. V. 22. № 3–4. P. 313. <https://doi.org/10.1080/713610859>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. P. 1.
- Iqbal M.Z., Rahmati K. 1992. Tolerance of *Albizia lebeck* to Cu and Fe application // Ekológia (CSFR). V. 11. № 4. P. 427.
- Jäger A.K., Strydom A., van Stade J. 1996. The effect of ethylene, octanoic acid and a plant-derived smoke extract on the germination of light-sensitive lettuce seeds // Plant Growth Regul. V. 19. P. 197. <https://doi.org/10.1007/BF00037791>
- Kurashov E., Kapustina L., Krylova J., Mitrukova G. 2020. The Use of fluorescence microscopy to assess the suppression of the development of cyanobacteria under the influence of allelochemicals of aquatic macrophytes // Fluorescence methods for investigation of living cells and microorganisms. London: IntechOpen. P. 83. <https://doi.org/10.5772/intechopen.92800>
- Kurashov E., Krylova J., Protopopova E. 2021. The Use of Allelochemicals of Aquatic Macrophytes to Suppress the Development of Cyanobacterial “Blooms” // Plankton Communities. London: IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.95609>
- Mazumder P., Khwairakram M., Kalamdhad A.S. 2020. Bio-inherent attributes of water hyacinth procured from contaminated water body-effect of its compost on seed germination and radicle growth // J. Environ. Man. V. 257. art. № 109990. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109990>
- Muzaffar S., Ali B., Wani N. A. 2012. Effect of catechol, gallic acid and pyrogallol on the germination, seedling growth and the level of endogenous phenolics in cucumber (*Cucumis sativus* L.) // Int. J. Life Sci. Pharm. Res. V. 1 № 3. P. 50.
- Nakai S., Yamada S., Hosomi M. 2005. Anti-cyanobacterial fatty acids released from *Myriophyllum spicatum* // Hydrobiologia. V. 543. P. 71. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-6822-7>
- Pagare S., Bhatia M., Tripathi N. et al. 2015. Secondary Metabolites of Plants and their Role: Overview // Curr. Trends Biotechnol. Pharm. V. 9. № 3. P. 293.
- Reigosa M.J., Pazos-Malvido E. 2007. Phytotoxic effects of 21 plant secondary metabolites on *Arabidopsis thaliana* germination and root growth // J. Chem. Ecol. V. 33. P. 1456. <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9318-x>
- Selim Sh.M., Zayed Mona S., Atta H.M. 2012. Evaluation of phytotoxicity of compost during composting process // Nat. Sci. Sleep. V. 10. № 2. P. 69.
- Shiple B., Parent M. 1991. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate // Funct. Ecol. V. 5. № 1. P. 111. <https://doi.org/10.2307/2389561>
- Sutcliffe M.A., Whitehead C.S. 1995. Role of ethylene and short-chain saturated fatty acids in the smoke-stimulated germination of *Cyclopia* seed // J. Plant Physiol. V. 145. P. 271.
- Takao L.K., Ribeiro J.P.N., Lima M.I.S. 2011. Potencial alelopático de macrófitas aquáticas de um estuário cego // Acta Bot. Bras. V. 25. № 2. P. 324. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062011000200008>
- Wang G., Yang Y., Kong Y. et al. 2022. Key factors affecting seed germination in phytotoxicity tests during sheep manure composting with carbon additives // J. Hazard. Mater. V. 421. Art. no. 126809. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126809>
- Whitehead C.S., Nelson R.M. 1992. Ethylene sensitivity in germinating peanut seeds: The effect of short-chain saturated fatty acids // J. Plant Physiol. V. 139. P. 479.
- Zeid I.M., Gharib Z.F.A.E., Ghazi S.M., Ahmed E.Z. 2019. Promotive effect of ascorbic acid, gallic acid, selenium and nano-selenium on seed germination, seedling growth and some hydrolytic enzymes activity of Cowpea (*Vigna unguiculata*) Seedling // J. Plant Physiol. Pathol. V. 7. Iss. 1. P. 1000193. <https://doi.org/10.4172/2329-955X.1000193>
- Zhang L., Jia Y., Zhang X. et al. 2016. Wheat straw: an inefficient substrate for rapid natural lignocellulosic composting // Bioresour. Technol. V. 209. P. 402. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.03.004>
- Zhou S., Nakai S., Hosomi M. et al. 2006. Allelopathic growth inhibition of cyanobacteria by reed // Allelopathy J. V. 18. № 2. P. 277.

Effect of Algicide Based on Metabolites, Allelochemicals of Aquatic Plants on Seed Germination and the Development of Seedlings of Three Species of Helophytes

A. G. Lapirov^{1, *}, E. A. Belyakov^{1, 2}, O. A. Lebedeva¹, E. A. Kurashov^{1, 3}, and J. V. Krylova^{1, 3}

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

²*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

³*Institute of Limnology, St. Petersburg Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

*e-mail: a_lapir@ibiw.ru

For the first time, the effect of a patented alcoholic solution of algicide on seed germination and the development of seedlings of three species of helophytes *Sparganium emersum*, *S. glomeratum* and *Schoenoplectus lacustris* was studied based on gallic, tetradecanoic, heptane and octane organic acids. Significant differences were found in the effect of different algicide concentrations (0.1, 1.0 and 10.0 mg/L) on seed germination and the initial stages of seedling development of three species of helophytes. We observed the stimulation of germination of *Sparganium emersum* seeds at a concentration of 10.0 mg/L and inhibition of this process in *S. glomeratum* at concentrations of 1.0 and 0.1 mg/L. No significant effect of algicide on the germination of *Schoenoplectus lacustris* seeds was found. According to the degree of increase in the resistance of morphological parameters of plants to the effect of different algicide concentrations, seedlings of three species of helophytes are arranged in the following series: *Schoenoplectus lacustris* > *Sparganium glomeratum* > *S. emersum*.

Keywords: coastal aquatic plants, allelopathy, allelochemicals, initial stages of development

СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА И ЗООБЕНТОСА ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ПЯСИНСКОГО БАСЕЙНА ПОСЛЕ ТЕХНОГЕННОЙ АВАРИИ¹

© 2023 г. А. Г. Куприяшкин^{a, *}, А. В. Прокудин^a, А. М. Шапкин^a

^aНаучно-исследовательский институт сельского хозяйства и экологии Арктики – филиал Красноярского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук, Норильск, Россия

*e-mail: kupra@norcom.ru

Поступила в редакцию 27.09.2022 г.

После доработки 03.05.2023 г.

Принята к публикации 18.05.2023 г.

Определены таксономический состав и количественные характеристики зоопланктона и зообентоса некоторых водных объектов естественного происхождения Норильского промышленного района и сопредельных территорий через год после техногенной аварии. В большинстве пунктов сбора проб отмечены все возрастные группы многих беспозвоночных. Река Далдыкан выше впадения ручья Безымянный, как и исток р. Пясины, представляют слабо нарушенные водотоки. Указанные водные объекты могут служить эталоном при организации восстановительных мероприятий с оценкой экологического благополучия планктонной и донной фауны пресноводных экосистем.

Ключевые слова: зоопланктон, зообентос, количественные и качественные характеристики, техногенная авария, реки Далдыкан, Амбарная, Пясины, Дудыпта, Кыстыктах, Томулах, Хараелах, оз. Пясино

DOI: 10.31857/S0320965223060190, EDN: KYRNSN

State of Zooplankton and Zoobenthos of the Water Bodies of the Pyasino Lake Basin after a Man-Made Accident¹

A. G. Kupriyashkin^{a, *}, A. V. Prokudin^a, and A. M. Shapkin^a

^aScientific Research Institute of Agriculture and Ecology of the Arctic, Norilsk, Russia

*e-mail: kupra@norcom.ru

The taxonomic composition and quantitative characteristics of zooplankton and zoobenthos of some reservoirs of natural origin of the Norilsk industrial district and adjacent territories after a man-made accident have been determined. In most sample collection points, all age groups of many invertebrates are marked. The Daldykan River above the confluence of the Bezymianny Creek and the source of the Pyasina River represent a poorly disturbed watercourses and can serve as a norm for organizing recovery activities.

Keywords: zooplankton, zoobenthos, quantitative and qualitative characteristics, technogenic accident, Dal-dykan, Ambarnaya, Pyasina, Dudypta, Kystyktakh, Tomulakh, Kharayelakh rivers, Pyasino Lake

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

ЗООПЛАНКТОН МОЧАЖИН ЮЖНОПРИБЕЛОМОРСКОГО БОЛОТА ИЛАССКОЕ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛ., РОССИЯ)

© 2023 г. Е. И. Собко^а *, И. Н. Зубов^а, Т. И. Пономарева^а

^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Н.П. Лаверова
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

*e-mail: elfisina@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.08.2022 г.

После доработки 07.03.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

В мае–августе 2021 г. проведены исследования фауны зоопланктонных сообществ мочажин южно-прибеломорских верховых болот (Архангельская обл.). В составе зоопланктона мочажин болота Иласское обнаружено 37 видов планктонных беспозвоночных, из них коловраток – 15 видов, ветвистоусых ракообразных – 18 и веслоногих ракообразных – 4 вида. Планктонная фауна представлена преимущественно зарослевыми, сфагнофильными и ацидофильными видами коловраток и ракообразных. Для зоопланктонных сообществ характерны высокие показатели количественного развития (649.7 ± 53 тыс. экз./м³; 4.36 ± 0.4 г/м³). В трофической структуре зооценозов доминировали вторичные фильтраторы и вертикаторы, среди которых преобладали ползающее–плавающие формы кладоцер и коловраток, что свидетельствует о преобладающей роли детрита в круговороте веществ и энергии в водных объектах данного типа.

Ключевые слова: болото, зоопланктон, видовое разнообразие, мочажины, ракообразные, коловратки, количественные показатели

DOI: 10.31857/S0320965223060311, **EDN:** LVVQRG

ВВЕДЕНИЕ

Болота широко распространены на планете и встречаются во всех климатических зонах. На долю торфяных болот и заболоченных земель в России приходится ~21% ее территории (Вомперский, 2005). Наибольшее количество болотных угодий и заболоченных земель расположено на севере и северо-западе страны. Болотные экосистемы – уникальнейшие природные объекты, играющие важную роль в биосфере. Болота влияют на климат планеты, сдерживая развитие парникового эффекта и поглощая углекислый газ из атмосферы. Они являются крупнейшими хранилищами пресной воды, регулируют уровень грунтовых вод и сток рек. Болота – местообитания редких видов флоры и фауны. В то же время именно эти экосистемы наиболее чутко реагируют на изменение климата и антропогенное воздействие, поэтому мониторинг и охрана болот в настоящее время приобретают все большее значение.

Несмотря на огромное внимание, уделяемое изучению болотных экосистем, до сих пор малоизученной остается биота болот, особенно отдельные группы беспозвоночных животных и зоопланктон, в частности. Исследования зоопланктонных сообществ на болотах России немногочисленны (Ска-

довский, 1928; Киселев, 1950; Филимонова, Юрковская, 1971; Филимонова, Белоусова, 1973; Лобуничева и др., 2009, 2012; Черевичко, 2011; Шевелева и др., 2014; Зайцева и др., 2014, 2016, 2017б; Мокшин и др., 2017; Филиппов, 2017; Уманская и др., 2020; Прокина, Филиппов, 2021), что связано с труднодоступностью болотных водоемов, а также сложностью применения ряда традиционных гидробиологических методик и методов (Филиппов, 2017).

Наиболее типичные для Архангельской обл. – грядово-мочажинные болота южноприбеломорского типа (Кац, 1948; Пьявченко, 1985). Южноприбеломорские верховые болота – самая северная группа европейских субокеанических сфагновых болот. Болотные системы данного типа сконцентрированы на Поморском берегу и в южной части Карельского берега, по всему побережью Белого моря (дельта р. Северная Двина, Летний, Зимний и Абрамовский берега, низовье р. Мезень до п-ова Канин, а также и на островах Соловецкого архипелага (Юрковская, 1992; Sirin et al., 2017).

Специфический видовой состав растительных ассоциаций выделяет южноприбеломорские верховые торфяники среди других олиготрофных



Рис. 1. Карта-схема расположения Иласского болотного массива.

болот европейской части России. Для растительных сообществ грядово-мочажинных комплексов болот этого типа свойственны следующие ассоциации: *Calluna vulgaris* – *Rubus chamaemorus* – *Sphagnum fuscum* – *Cladina*; *Calluna vulgaris* – *Empetrum nigrum* – *Cladina*, *Calluna vulgaris* – *Cladina* – *Jungermania*, преобладающие на грядах; для мочажин характерны *Sphagnum balticum* (Russow) С.Е.О. Jensen и *S. lindbergii* Schimp. с преобладанием в травяном ярусе *Trichophorum cespitosum* (L.) Hartm., *Carex rariflora* (Wahlenb.) Sm., *Eriophorum vaginatum* L., *Scheuchzeria palustris* L. (Елина, 1968).

В настоящее время большое внимание уделяется изучению планктонной фауны болотных водоемов различного типа, включая южноприбалтийские верховые болота. Зоопланктонные сообщества грядово-мочажинных болот южноприбалтийского типа в нашем регионе ранее не изучали. Имеется информация по зоопланктону олиготрофных болот данного типа для Поморского берега Карелии (Филимонова и др., 1971). Для Архангельской обл. получены данные по видовому составу и экологической структуре планктонных сообществ болотных водоемов печорско-онежской провинции олиготрофных грядово-мочажинных торфяников (Пинежский р-н) (Зайцева и др., 2017а). Этот район характеризуется интенсивным развитием карстовых процессов, что обуславливает разнообразие типов болот на данной территории.

Цель работы – изучить видовое разнообразие, структурные и количественные характеристики

зоопланктонных сообществ мочажин южноприбалтийского верхового болота Иласское.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Иласский болотный массив (рис. 1) находится в Приморском районе Архангельской обл. ($64^{\circ}19'43''$ с.ш., $40^{\circ}36'45''$ в.д.) на водоразделе рек Брусовица, Шухта и Илас (бассейн р. Северная Двина), площадь массива >90 км². Это крупная болотная система, в которую объединены болотные массивы разных типов. Структура исследуемого участка представляет собой систему простых болотных массивов, находящихся на стадии плоско-выпуклых грядово-мочажинных болот с озерково-мочажинными комплексами в их центральных частях, с олиготрофным типом растительности на грядах и мочажинах.

Исследования проводили на участке верхового болота Иласское в границах регрессивного грядово-мочажинного комплекса вдоль трансекты длиной ~ 0.5 км в мочажинах площадью 0.2–0.9 га. Соотношение площади гряд и мочажин в пределах участка 1 : 4(5). Мочажины с более или менее развитым сфагновым покровом (покрытие сфагновыми мхами 60–80% площади мочажины). Здесь же находится пост наблюдений болотной станции “Брусовица”, на котором проводят многолетние наблюдения за гидрологическими и гидрохимическими характеристиками.

Флористическое разнообразие мочажин невелико, доминируют *Sphagnum lindbergii* Schimp. и *S. majus* (Russow) С.Е.О. Jensen, у края гряд обычно встречаются рыхлые подушки или ковры из *S. papillosum* Lindb., в центральных частях с небольшим покрытием — *S. jensenii* Н. Lindb. Черные корочки из печеночных мхов (*Cladopodiella fluitans* (Nees) Н. Buch, *Mylia anomala* (Hook.) Gray) отсутствуют. Покрытие сосудистых растений $\leq 1-2\%$, это *Carex limosa* L., *Drosera anglica* Huds., *Eriophorum vaginatum* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Trichophorum cespitosum* (L.) Hartm. и *Scheuchzeria palustris* L.

Для болотных вод в пределах грядово-мочажинного комплекса характерны высокое содержание органических веществ (бихроматная окисляемость 210 ± 12.9 мг О/л, цветность 943 ± 70 град), общее железо (2.6 ± 0.27 мг Fe/л) и низкий уровень содержания окисленных форм N и P (0.01–0.1 мг/л) (Каштаненко и др., 2018).

Несмотря на близость Иласского болота к Архангельской городской агломерации, существенного загрязнения торфа тяжелыми металлами здесь не наблюдается. Не отмечены и превышения ПДК для нефтеуглеводородов (Шевченко и др., 2015).

По данным замеров в гидрологических колодцах болотной станции “Брусовица”, уровень болотных вод на грядах в течение вегетационного сезона (май–октябрь 2021 г.) колебался от -9 до -35 см, в мочажинах — от 10 до -10 см (за нулевую отметку принимали уровень поверхности живого растительного покрова).

Температура воды в мочажинах в мае была $4.9-6.0^\circ\text{C}$, в июне–августе — $17.6-21.1^\circ\text{C}$. Средние значения минерализация достигали 32.9 ± 8.1 мг/л, рН — 4.6 ± 0.2 .

Пробы зоопланктона отбирали один раз в месяц с мая по август 2021 г. на мочажинах различной степени обводненности, не находящихся на стадии деградации. Материал отбирали, процеживая $5-10$ л воды через планктонную сеть Джели (размер ячеей 74 мкм), и фиксировали 4% -ным формалином. Всего отобрано 16 проб зоопланктона из четырех мочажин (рис. 1, обозначены флажками). Обработку проб проводили в лаборатории стандартными гидробиологическими методами¹ (Филиппов и др., 2017).

При анализе проб зоопланктона определяли его видовой состав, выделяли доминантные комплексы, подсчитывали численность (N) и биомассу (B) организмов. Структурообразующими видами считали представителей с относительной численностью $>10\%$. Для выявления видовой при-

надлежности зоопланктона использовали (Определитель..., 1995; Определитель..., 2010). Видовое разнообразие оценивали по индексу Шеннона, рассчитанному по численности (H_N), выравненность в структуре сообщества — по индексу Пиелу (Песенко, 1982). Для анализа трофической структуры использовали объединенную трофическую и топическую классификацию видов (Чуйков, 1981; 2000; Крылов, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В составе зоопланктона мочажин выявлено 37 видов планктонных беспозвоночных. Фауна коловраток (Rotifera) включает 15 видов, ракообразных — 22 , среди них ветвистоусых (Cladocera) — 18 и веслоногих (Copepoda) — четыре вида. Планктонная фауна мочажин представлена преимущественно зарослевыми, сфагнофильными, ацидофильными видами коловраток и ракообразных. Видовое разнообразие определяли ветвистоусые ракообразные и коловратки.

Структурообразующий комплекс зооценозов мочажин представляли *Chydorus sphaericus*, *Scapholeberis mucronata*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Alona rectangula*, *Diacyclops nanus*, *Ophryoxus gracilis*, *Testudinella truncata*.

Наиболее часто в составе зоопланктона встречались коловратки *Cephalodella gibba*, *Conochilus unicornis*, *Lecane luna*, *Testudinella truncata*. Кроме выше указанных видов зоопланктеров, в составе фауны также были обычны *Simocephalus serricaudatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Chydorus ovalis*, *Bosmina longispina*, *Alonella nana*, *Lecana lunaris*.

Значительная доля зоопланктонного сообщества мочажин Иласского болота состояла из фитофильных и литорально-бентических форм зоопланктона. В зооценозе доминировали вторичные фильтраторы и вертикаторы (53 и 65% общей численности видов соответственно), среди них преобладали ползающе-плавающие формы кладоцер и коловраток, добывающие пищу с поверхности субстрата (роды *Chydorus*, *Alona* и *Testudinella*). Первичные фильтраторы в зооценозах были немногочисленны и представлены свободно плавающими формами кладоцер (роды *Bosmina* и *Diphanosoma brachyurum*), а также формами, способными прикрепляться к субстрату (*Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus serrulatus*). Следует отметить, что в трофической структуре зооценозов отсутствовали копеподы с фильтрационным типом питания (Calanoida). Группу собирателей представляли в основном семейства Macrothricidae, Cyclopidae и Canthocamptidae. Из облигатных хищников в мочажинах часто встречался *Polyphemus pediculus*. Хищный планктон в зооценозах в основном представляли семейства Asplanchnidae, Polyphe- midae и Cyclopidae (табл. 1).

¹ Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1984. Л.: ГосНИОРХ.

Таблица 1. Видовой состав и экологическая характеристика зоопланктона мочажин (2021 г.)

Таксон	Экология	Трофическая группа/экогруппа	Месяц исследований			
			V	VI	VII	VIII
Rotifera						
Bdelloidea						
<i>Bdelloida</i> sp.	—	Вертикаторы/5а	+	+	—	—
Conochilidae						
<i>Conochilus unicoloris</i> Rousset, 1892	эвр	Вертикаторы/6б	+	+	—	—
Testudinellidae						
<i>Testudinella truncata</i> Gosse, 1886	пл, зв, эп	Вертикаторы/4а	+	+	+	—
<i>T. emarginula</i> Stenroos, 1898	пл, зв	Вертикаторы/4а	+	—	—	—
Lecanidae						
<i>Lecane luna</i> O.F. Müller, 1776	лит, эвр	Вертикаторы/4б	—	+	+	—
<i>L. lunaris</i> Ehrenberg, 1832	лит	Вертикаторы/4б	+	+	+	—
Euchlanidae						
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	лит, пл, ф	Вертикаторы/4а	—	+	—	+
<i>E. meneta</i> Myers, 1930	лит, ф	Вертикаторы/4а	+	—	—	—
Brachionidae						
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott, 1879	пл	Вертикаторы/1а	—	—	—	+
<i>Notholca acuminata</i> Ehrenberg, 1832	пл	Вертикаторы/1а	+	—	—	—
Asplanchnidae						
<i>Asplanchna herricki</i> Guerne, 1888	пл, эвр	Хвататели-всасыватели/2	+	—	—	+
Notommatidae						
<i>Cephalodella gibba</i> Ehrenberg, 1830	л, пс, зв эп, эвр	Хвататели-всасыватели/5а	—	+	—	+
Trichocercidae						
<i>Trichocerca rattus</i> Müller, 1776	лит, пф, зв	Хвататели-всасыватели/5а	+	—	—	—
<i>T. cylindrica</i> Imhof, 1891	пл, лит, зв, эвр	Хвататели-всасыватели/5а	+	—	—	—
Synchaetidae						
<i>Bipalpus hudsoni</i> Imhof, 1891	пл	Хвататели-всасыватели/2	—	+	—	—
Cladocera						
Sididae						
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Liévin, 1848	пл, эвр	Фильтраторы первичные/1б	—	++	+	+
Bosminidae						
<i>Bosmina longirostris</i> O.F. Müller, 1785	эвр	Фильтраторы первичные/1б	++	++	++	+
<i>B. longispina</i> Leydig, 1860	пл	Фильтраторы первичные/1б	++	+	—	—
Eurycercidae						
<i>Eurycercus lamellatus</i> O.F. Müller, 1776	лит, ф	Фильтраторы вторичные/5б	—	—	—	+
Chydoridae						
<i>Chydorus ovalis</i> Kurz, 1875	эвр	Фильтраторы вторичные/5б	++	+	++	++
<i>C. sphaericus</i> O.F. Müller, 1785	эвр	Фильтраторы вторичные/5б	++	++	++	+
<i>Pleuroxus trigonellus</i> O.F. Müller, 1785	эвр	Фильтраторы вторичные/5б	+	—	—	+
<i>Alona quadrangularis</i> O.F. Müller, 1785	лит	Фильтраторы вторичные/5б	++	+	+	—
<i>A. rectangula</i> Sars, 1862	эвр	Фильтраторы вторичные/5б	+	+	—	++
<i>Acroporus harpae</i> Baird, 1834	лит, ф, бет	Фильтраторы вторичные/5б	—	—	—	+
<i>Alonella nana</i> Baird, 1857	лит, ф	Фильтраторы вторичные/5б	—	—	—	++
Daphniidae						
<i>Scapholeberis mucronata</i> O.F. Müller, 1785	ф, бет	Фильтраторы первичные/6а	+	++	—	+

Таблица 1. Окончание

Таксон	Экология	Трофическая группа/экогруппа	Месяц исследований			
			V	VI	VII	VIII
<i>Simocephalus serrulatus</i> Koch, 1841 Ophryoxidae	лит, ф	Фильтраторы первичные/6а	–	+	+	+
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars, 1862 Acantholeberidae	лит	Фильтраторы вторичные/5б	+	+	++	–
<i>Acantholeberis curvirostris</i> O.F. Müller, 1776 Macrothricidae	лит, ф, зв	Фильтраторы вторичные/5б	–	+	+	–
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1867	ф, бет	Собиратели/5б	–	–	–	+
<i>Streblocerus serricaudatus</i> Fischer, 1849 Polyphemidae	лит, бет, зв	Фильтраторы вторичные/5б	–	+	–	–
<i>Polyphemus pediculus</i> L., 1778 Copepoda Cyclopidae	лит	Хвататели/3	++	+	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> Fischer, 1851	эвр, лит	Собиратели/7	+	–	–	–
<i>Diacyclops nanus</i> G.O. Sars, 1863	лит	Хвататели/3	+	++	–	+
<i>Paracyclops fimbriatus</i> Fischer, 1853 Canthocamptidae	бет, лит	Собиратели/7	+	–	++	–
<i>Canthocamptus</i> sp.	–	Собиратели/7	+	+	+	+
Всего видов	–	–	24	23	18	15

Примечание. “+” – вид присутствует, “–” – вид отсутствует, “++” – вид доминирует. Экология: (по: Определитель..., 1995; Определитель..., 2010; Набережный, 1984): эвр – эвритопный, лит – литоральный, ф – фитофильный, эп – эпибионтный, пс – псаммофильный, пл – планктонный, бет – бентический, пф – в обрастаниях, зв – в заболоченных водах. Экогруппа (способ передвижения/способ захвата пищи) по: (Чуйков 1981, 2000; Крылов, 2005): 1/а, б – плавание/вертикация, первичная фильтрация; 2 – плавание/захват и всасывание; 3 – плавание/активный захват; 4/а, б – плавание и ползание/вертикация, вертикация и всасывание; 5/а, б – ползание и плавание/всасывание, вторичная фильтрация; 6/а, б – плавание и прикрепление к субстрату/первичная фильтрация; вертикация; 7 – ползание и плавание/собирающие (эврифаги).

В весенний период по численности и биомассе доминировали ветвистоусые ракообразные, достигающие 86% общей численности и 83% биомассы. В середине лета обилие ветвистоусых ракообразных немного снижалось, и увеличивался вклад копепоид в общую численность (16–20%) и биомассу (33–45%) (рис. 2).

В течение всего периода наблюдений по численности доминировали представители родов *Chydorus* и *Bosmina*. В начале лета значительный вклад в общую численность зоопланктона вносили представители семейств Daphniidae (*Scapholeberis mucronata*) и Cyclopidae (*Diacyclops nanus*). За весь период наблюдений средние показатели численности зоопланктона достигали 649.7 ± 53 тыс. экз./м³, биомассы – 4.37 ± 0.4 г/м³. Минимальные средние значения численности и биомассы планктона (214.4 тыс. экз./м³ и 1.18 г/м³) отмечали весной (май), максимальные – 1225.7 тыс. экз./м³ и 8.49 г/м³ соответственно – в начале лета (июнь) (рис. 3, рис. 4). В июле численность зоопланктона снижалась в 3 раза, биомасса – в 3.5 раза.

Для мочажин различного типа обводненности в зависимости от периода наблюдений отмечена изменчивость структурных характеристик и количественного развития зоопланктона, что связано с повышением температуры воздуха, уменьшением количества осадков и колебанием уровня болотных вод на исследуемом участке.

К концу лета в зооценозах отмечали снижение в 2.3 раза числа видов коловраток. Снижение разнообразия коловраток было характерно для всех типов мочажин. Наибольшее число видов Rotifera зафиксировано в июне в сильнообводненных мочажинах, в среднеобводненных – в мае. Число видов кладоцер в сильнообводненных мочажинах было наибольшим в июне–июле, в среднеобводненных – в мае, к августу оно постепенно снижалось. Для всех типов мочажин значительных изменений разнообразия копепоид не отмечали.

Максимальные величины количественных характеристик в обоих типах мочажин отмечали в июне. В июле средняя численность и биомасса зоопланктона в сильнообводненных мочажинах была в 2.0–3.0 раза выше, чем в среднеобводнен-

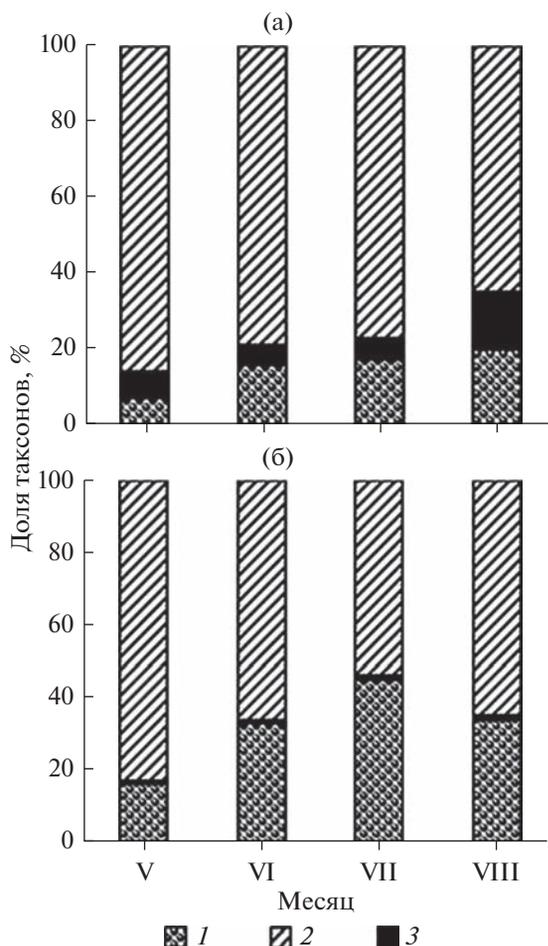


Рис. 2. Вклад различных групп зоопланктона в общую численность (а) и биомассу (б) в зооценозах мочажин (май–август, 2021 г.). 1 – Copepoda, 2 – Cladocera, 3 – Rotifera.

ных. Эта тенденция сохранялась и в августе. За период исследований средние значения численности и биомассы зоопланктона в сильнообводненных мочажинах достигали 844.7 тыс. экз./м³ и 6.1 г/м³, в среднеобводненных – 490.2 тыс. экз./м³ и 3.1 г/м³ соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследования показали, что в течение вегетационного периода разнообразие зоопланктона в мочажинах варьирует. В весенний период и начале лета отмечено наибольшее число видов (24), что связано с хорошей обводненностью мочажин после активного периода снеготаяния. В составе сообщества интенсивно развивались коловратки и клadoцеры. К концу лета в зооценозах отмечали снижение разнообразия коловраток и клadoцеры, что связано с обмелением мочажин.

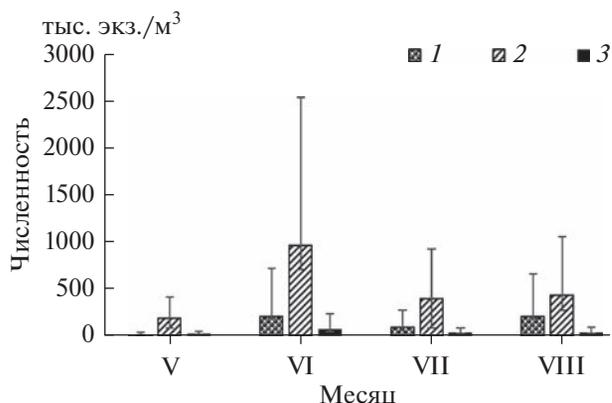


Рис. 3. Динамика средней численности разных групп зоопланктона в мочажинах в 2021 г. Обозначения, как на рис. 2.

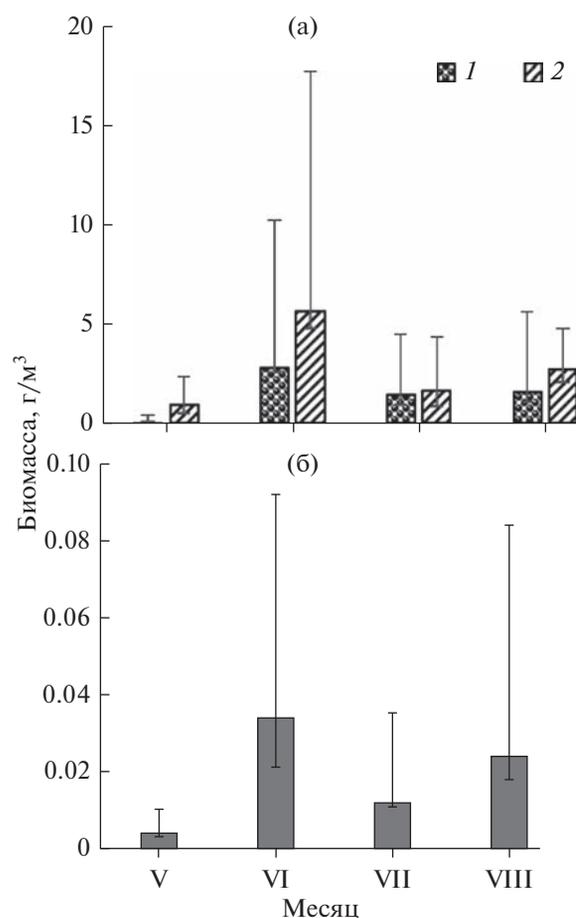


Рис. 4. Динамика средней биомассы ракообразных (а) и коловраток (б) в мочажинах (2021 г.). Обозначения, как на рис. 2.

Видовой состав зоопланктонных сообществ в летний период наиболее разнообразен в сильнообводненных мочажинах. Данный факт отмечен исследователями и для болот других регионов

(Филимонова, Юрковская, 1971; Филимонова, Белоусова, 1973; Зайцева и др., 2016). К числу массовых видов в мочажинах этого типа можно отнести представителей родов *Chydorus*, *Ophryoxus*, *Diacyclops*, *Bosmina*, также найдена *Diaphanosoma brachyurum*. Индекс видового разнообразия за период исследований в сильнообводненных мочажинах варьировал от 2.23 до 2.8 бит/экз. Наибольшие значения индекса отмечены в июне.

В июне в среднеобводненных мочажинах зарегистрировано большое количество эфиппиев ветвистоусых ракообразных. В летний период для мочажин этого типа выявлено снижение числа видов зоопланктона в 2 раза. Индекс видового разнообразия летом варьировал от 1.6 до 2.37 бит/экз., максимальные значения отмечены в мае.

В течение вегетационного периода разнообразие зоопланктона изменялось в пределах от 1.60 до 2.8 бит/экз., средние за период наблюдений значения индекса Шеннона были 2.24 ± 0.42 бит/экз. Индекс выравненности (I) в среднем равнялся 0.67, что свидетельствует об относительно устойчивом и сбалансированном состоянии зоопланктонного сообщества (Андроникова, 1996).

В трофической структуре зоопланктонных сообществ по численности и числу видов преобладают детритофаги (вторичные фильтраторы и вертикаторы). Основная роль в цепи питания принадлежит ползающе-плавающим ракообразным и коловраткам, что свидетельствует о преобладающей роли детрита в круговороте веществ и энергии в водных объектах данного типа.

Анализ уровня количественного развития зоопланктона в мочажинах различного типа выявил высокие значения численности и биомассы. В сильнообводненных мочажинах количественные характеристики зоопланктона в летний период превышали таковые в среднеобводненных, что может быть связано с большим видовым разнообразием зоопланктона и уровнем обводненности мочажин.

Средние значения численности (649.7 ± 53 тыс. экз./м³) и биомассы (4.37 ± 0.4 г/м³) зоопланктона мочажин южноприбеломорского верхового болота Иласское превышали таковые мочажин печорско-онежских олиготрофных болот Вологодской (Шиченгское болото — 491.0 тыс. экз./м³, 1.2 г/м³) и Архангельской областей (561 ± 103 тыс. экз./м³; 1.6 ± 0.34 г/м³ соответственно) (Зайцева и др., 2016, 2017а). Высокие значения количественных показателей зоопланктона болота Иласское могут быть связаны с доминирующей ролью ветвистоусых ракообразных в зооценозах.

Выводы. Состав и структура зооценозов мочажин Иласского болота в значительной мере определяются особенностью гидрологических и химических характеристик этих водных объектов

(колебание уровня болотных вод, низкие значения минерализации, кислая реакция среды, повышенная цветность). Биота мочажин характеризуется богатым видовым разнообразием. В составе зоопланктона выявлено 37 видов планктонных беспозвоночных. В основном это зарослевые, сфагнофильные и ацидофильные виды коловраток и ракообразных. В трофической структуре сообществ преобладают детритофаги (вторичные фильтраторы и вертикаторы). Зоопланктонные сообщества характеризуются высокими значениями количественного развития гидробионтов. Для мочажин различного типа выявлены различия количественных и качественных характеристик зоопланктона. Численность, биомасса и разнообразие зоопланктона выше в сильнообводненных мочажинах. В целом зооценозы мочажин находятся в относительно устойчивом и сбалансированном состоянии. Полученные данные расширяют представления о видовом разнообразии планктонной фауны болотных экосистем региона, способствуя более глубокому пониманию роли гидробионтов в функционировании и развитии болотных систем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени Н.П. Лаверова А.П. Новоселову, Е.Ю. Чураковой, С.Б. Селяниной, С.И. Климову за советы при обсуждении и подготовке данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования выполнены при финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках темы ФНИР № 122011400386-6 “Особенности образования и диагнеза органического вещества в условиях водно-болотных экосистем Арктической зоны РФ”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.
- Вомперский С.Э., Сирин А.А., Цфганова О.П. и др. 2005. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Изв. РАН. Сер. геогр. № 5. С. 39.
- Елина Г.А. 1968. Растительность, болотные фации и история развития болот юго-восточного Прибеломорья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 25 с.
- Зайцева В.Л., Галанина О.В., Филиппов Д.А. 2017а. О зоопланктоне некоторых болотных водоемов Пинежского района Архангельской области // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 79(82). С. 76.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2017-10046>

- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. 2016. Зоопланктон мочажин верховых болот центральной части Вологодской области // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 2. С. 4.
<https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.201>
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. 2017б. Состав и сезонная динамика зоопланктона ручья верхового болота // Уч. записки Петрозаводск. гос. ун-та. № 2(163). С. 69.
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В., Михайлова А.А. 2014. Влияние *Utricularia intermedia* на структуру сообществ водных беспозвоночных болотных водоемов // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 16. № 5. С. 276.
- Кац Н.Я. 1948. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: ОГИЗ.
- Кауштаненко В.И., Потапова Т.М., Романов С.Г. 2018. Гидрохимический сток рек с сильно заболоченных территорий на примере Иласского болотного массива // Norwegian J. Develop. Int. Sci. № 14. P. 18.
- Киселев И.А. 1950. Жизнь в болотах и болотные отложения // Жизнь пресных вод СССР. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР. С. 623.
- Крылов А.В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука.
- Лобуничева Е.В., Филиппов Д.А. 2009. Зоопланктон мочажин печорско-онежских олиготрофных болот (Вологодская область) // Вест. Томск. гос. пед. ун-та. Вып. 3(81). С. 82.
- Лобуничева Е.В., Филиппов Д.А. 2012. Зоопланктон пойменных болот и рек северо-запада Вологодской области // Вест. Костром. гос. ун-та. № 5. С. 9.
- Мокшин П.Ю., Животова Е.Н., Черевичко А.В. 2017. Зоопланктон болотных водоемов в осенне-весенний период // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 79(82). С. 119.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2017-10048>
- Набережный А.И. 1984. Коловратки водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2: Ракообразные. СПб.: ЗИН.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1: Зоопланктон. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука.
- Прокина К.И., Филиппов Д.А. 2021. Гетеротрофные жгутиконосцы болот Северного Кавказа // Биол. внутр. вод. № 5. С. 450.
<https://doi.org/10.31857/S032096522105017X>
- Пьявченко Н.И. 1985. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука.
- Скадовский С.Н. 1928. Наблюдения над фауной коловраток и ракообразных в Луцинском болоте // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М.: Мос. гос. ун-т.
- Уманская М.В., Быкова С.В., Мухортова О.В. и др. 2020. Комплексный анализ планктонного сообщества двух полигуменных болотных озер Европейской части России // Биол. внутр. вод. № 6. С. 523.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220060194>
- Филимонова З.И., Белоусова Н.А. 1973. О микрофауне малых болотных водоемов Карелии // Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск. С. 69.
- Филимонова З.И., Юрковская Т.К. 1971. О биоценозах некоторых типов водоемов прибалтийских болот в бассейне реки Нюхчи // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Карелия. С. 80.
- Филиппов Д.А. 2017. Особенности структурной организации гидробиоценозов разнотипных болотных водоемов и водотоков // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 79(82). С. 251.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2017-10063>
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. 2017. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюмен. гос. ун-та.
- Черевичко А.В. 2011. Закономерности формирования зоопланктона водоемов системы верховых болот (на примере Полистово-Ловатского болотного массива) // Поволжский экол. журн. № 4. С. 542.
- Чуйков Ю.С. 1981. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. № 3. С. 71.
- Чуйков Ю.С. 2000. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Шевелева Н.Г., Подшивалина В.Н., Шабурова Н.И. 2014. Особенности таксономического состава, структуры и количественных показателей зоопланктона верховых болотных водоемов // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 119. Вып. 3. С. 25.
- Шевченко В.П., Кузнецов О.Л., Политова Н.В. и др. 2015. Поступление микроэлементов из атмосферы, зарегистрированное в природном архиве (на примере Иласского верхового болота, водосбор Белого моря) // Докл. Академии наук. Т. 465. № 5. С. 587.
<https://doi.org/10.7868/S0869565215350200>
- Юрковская Т.К. 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб.: Бот. ин-т им. В. Л. Комарова.
- Sirin A., Minayeva T., Yurkovskaya T. et al. 2017. Russian Federation (European Part) // Mires and peatlands of Europe: Status, distribution and conservation. Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers. P. 589.
<https://doi.org/10.1127/mireseurope/2017/0001-0049>

Zooplankton of the Hollows of the South-Pribelomorian Mire Ilasskoye (Russia)**E. I. Sobko¹*, I. N. Zubov¹, and T. I. Ponomareva¹***¹Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia***e-mail: elfisina@yandex.ru*

The paper presents the data of the study of the fauna of zooplankton communities of the hollows of the South-Belomorian mires (Arkhangelsk oblast), carried out in may-august 2021. The zooplankton of the hollows the mire Ilasskoye contains 37 species of planktonic invertebrates, including 15 species of rotifers, 18 species of cladocerans, and 4 species of copepods. The planktonic fauna is represented mainly by phytophilic, sphag-nophilic, acidophilic species of rotifers and crustaceans. Differences in the species size of zooplankton depending on the level of watering of the hollows are revealed. The high rates of quantitative development are characteristic for the zooplankton communities (649.7 ± 53 thous. ind./m³; 4.36 ± 0.4 g/m³). The trophic structure of zoocenoses was dominated by secondary filtrators and verticators, among which the crawling-floating forms of cladocerae and rotifers prevailed, which indicates the predominant role of detritus in the circulation of substances and energy in water bodies of this type.

Keywords: mire, zooplankton, species diversity, hollows, crustacean, rotifers, quantitative indicators

СОЛЕНОСТНАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ, СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ
ДИНАМИКА МОКРЕЦОВ (Diptera, Ceratopogonidae)
В СООБЩЕСТВАХ МАКРОЗООБЕНТОСА СОЛЕННЫХ РЕК
БАСЕЙНА оз. ЭЛЬТОН (РОССИЯ)

© 2023 г. Л. В. Головатюк^{a, b, *}

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

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

*e-mail: gollarisa@mail.ru

Поступила в редакцию 12.11.2022 г.

После доработки 12.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Представлены результаты многолетних исследований мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) в сообществах макрозообентоса пяти соленых рек бассейна гипергалинного оз. Эльтон. Фауна цератопогонид включает пять галофильных и эвригалинных видов, среди которых преобладают представители подсем. Palpomyiinae. Таксономический состав семейства различается в реках с разным уровнем минерализации. В мезогалинных водотоках Хара, Ланцуг и Большая Саморода широко распространены виды *Sphaeromias miricornis* и *Culicoides riethi*, в полигалинных реках Чернавка и Солянка – *Palpomyia schmidtii*. Предполагается развитие двух генераций вида *Sphaeromias miricornis* и пяти генераций вида *Palpomyia schmidtii*. Вылет первой генерации *P. schmidtii* приходится на середину мая, *Sphaeromias miricornis* – на конец мая–начало июня. Отмечается увеличение среднегодовых показателей численности и биомассы мокрецов и их доли в донных сообществах полигалинных рек по сравнению с мезогалинными.

Ключевые слова: полупустынная зона, высокоминерализованные реки, мокрецы, устойчивость к солености

DOI: 10.31857/S0320965223060128, EDN: KFWNZA

ВВЕДЕНИЕ

Мокрецы – важный компонент сообществ макрозообентоса пресных, солоноватых и соленых вод (Глухова, 1979; Grogan, Lysyk, 2015). В мировой фауне насчитывается ~4000 видов сем. Ceratopogonidae, в России – несколько сотен видов (Кривошеина, 2012). Мокрецы распространены на всех континентах, во всех ландшафтных зонах, где часто достигают высокой численности. Это затрудняет, а нередко делает невозможным пребывание человека на открытом воздухе (Glukhova, Przhiboro, 1995; Borkent, Spinelli, 2007).

Вплоть до начала XX в. специальных исследований, касающихся сем. Ceratopogonidae, не проводили. Из первых научных данных о личинках мокрецов наибольшего внимания заслуживают работы Мейера (Maeyer, 1934), Гетгебура и Ленца (Goetghebuer, Lenz, 1934). В дальнейшем большой вклад в изучение мировой фауны мокрецов внесли А.В. Гуцевич (1973), В.М. Глухова (1979, 1989),

Боркент, Спинелли (Borkent, Spinelli, 2007), Сзadzиевски и др. (Szadziewski et al., 2016) и др. Современные данные, касающиеся распространения таксонов рода *Culicoides*, их доминирования и сроков активного лета в разных климатических зонах России и сопредельных территорий, обобщены в работе А.В. Спрыгина с соавт. (Sprygin et al., 2014), механизмы устойчивости семейства к экстремальным условиям обитания изучала М.Г. Кривошеина (2004).

Анализ литературных данных показывает, что основная масса публикаций освещает вопросы морфологии сем. Ceratopogonidae, сведения о местах и сроках выплода видов рода *Culicoides*, экологию взрослых насекомых всех подсемейств или способы борьбы с комарами (Виноградов и др., 2023), однако биологические и экологические характеристики личиночных стадий изучены мало и в пресноводных, и в высокоминерализованных водных объектах.

Наряду с тем, что многие виды мокрецов служат переносчиками патогенных вирусов или простейших (Romiti et al., 2022), они играют существенную роль в водных и наземных экосистемах как источники пищи для других беспозвоночных, рыб, птиц и пресмыкающихся (Borkent, Spinelli, 2007; Сухарев, 2015).

Соленые реки бассейна оз. Эльтон, которые были объектом наших исследований, используются абorigенными и перелетными водоплавающими птицами в качестве мест откорма (Zinchenko et al., 2014). Рацион птиц, наряду с другими видами гидробионтов, включает личинок и куколок комаров-мокрецов, что делает актуальным изучение биологических и экологических характеристик их популяций в сезонном и многолетнем аспектах.

Цель работы – изучить таксономический состав, сезонную и многолетнюю динамику развития видов сем. *Ceratorogonidae* в условиях градиента абиотических факторов пяти соленых рек бассейна оз. Эльтон.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика района исследований. Природный комплекс Приэльтоны (49°07'30" с.ш., 46°30'40" в.д.) расположен в полупустынной области Русской равнины, на территории Прикаспийской низменности. В границах рассматриваемого района, относящегося к геохимической провинции континентального засоления, протекают семь рек, принадлежащих бассейну гипергалинного оз. Эльтон: Ланцуг, Хара, Чернавка, Б. Саморода, Солянка, Малая Саморода, Карантинка (рис. 1). Описание климатических особенностей территории, а также гидролого-гидрографическая и гидрохимическая характеристики водотоков приведены в работах (Zinchenko et al., 2017, 2019; Golovatyuk et al., 2022).

Реки отличаются высокой минерализацией воды. Согласно Венецианской системе, реки Хара, Ланцуг и Б. Саморода относятся к мезогалинным (средний уровень минерализации 9.76–14.23 г/л), реки Чернавка и Солянка – к полигалинным (26.9–28.3 г/л). Минерализация воды в устьевых участках мезогалинных рек в отдельные периоды может достигать 41 г/л, что обусловлено кратковременным поступлением гипергалинных вод оз. Эльтон в результате ветровых нагонных явлений. Верховья рек пересыхают в летний период в связи с поступлением недостаточного количества осадков.

Отбор и обработка проб. В реках Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Б. Саморода пробы макрозообентоса отбирали в апреле–сентябре 2006–2019 гг. Образцы грунта собирали на 19 станциях (рис. 1) гидробиологическим скребком (протягивание

0.5 м) и штанговым дночерпателем Экмана–Берджи (1/400 м², по восемь подъемов на каждой станции). Пробы промывали через капроновое сито (размер ячеек 300–333 мкм) с последующей фиксацией 4%-ным формалином.

Сезонную динамику численности и биомассы личинок *Ceratorogonidae* в мезогалинной р. Большая Саморода изучали на среднем и устьевом участках с мая 2013 г. по апрель 2014 г., в полигалинной р. Чернавка – с октября 2018 г. по сентябрь 2019 г. Пробы отбирали 2 раза в месяц штанговым дночерпателем Экмана–Берджи. При расчете численности и биомассы мокрецов и их доли в донных сообществах в многолетнем аспекте использовали осредненные данные сборов макрозообентоса на среднем и устьевом участках рек (р. Б. Саморода – ст. 14, 15; р. Чернавка – ст. 17, 18; р. Хара – ст. 4, 5, 7; р. Ланцуг – ст. 8, 9; р. Солянка – ст. 11, 12) (рис. 1).

Всего за период исследований было собрано и обработано 367 проб макрозообентоса. Камеральную обработку с последующим микроскопированием и определением систематической принадлежности гидробионтов проводили согласно общепринятым методам.¹ Идентификацию вида *Palpomyia schmidtii* осуществляли на всех фазах метаморфоза путем выведения имаго в лабораторных условиях, видов *Sphaeromyias miricornis* и *Culicoides riethi* – на основании морфологических признаков личинки и куколки. При определении видовой принадлежности цератопогонид получены консультации профессора R. Szadziewski (Department of Invertebrate Zoology and Parasitology, University of Gdańsk, Poland). Поскольку определение видов рода *Culicoides* по личинке может быть недостоверным, при описании сезонной и многолетней динамики количественных показателей учитывали комплекс видов *Culicoides riethi* + *Culicoides* sp.

Общую минерализацию определяли портативным рефрактометром АТАГОАТС-S/Mill-E, гидрохимический анализ воды проводили в специализированной аккредитованной лаборатории. Статистическую обработку данных выполняли в программе Canoco for Windows, v. 4.5. Взаимосвязь между популяционной плотностью видов макрозообентоса и гидролого-гидрохимическими показателями анализировали на основе канонического корреспондентного анализа (Canonical Correspondence Analysis – CCA) (Ter Braak, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Таксономический состав и распределение цератопогонид. В составе сем. *Ceratorogonidae* за пе-

¹ Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.

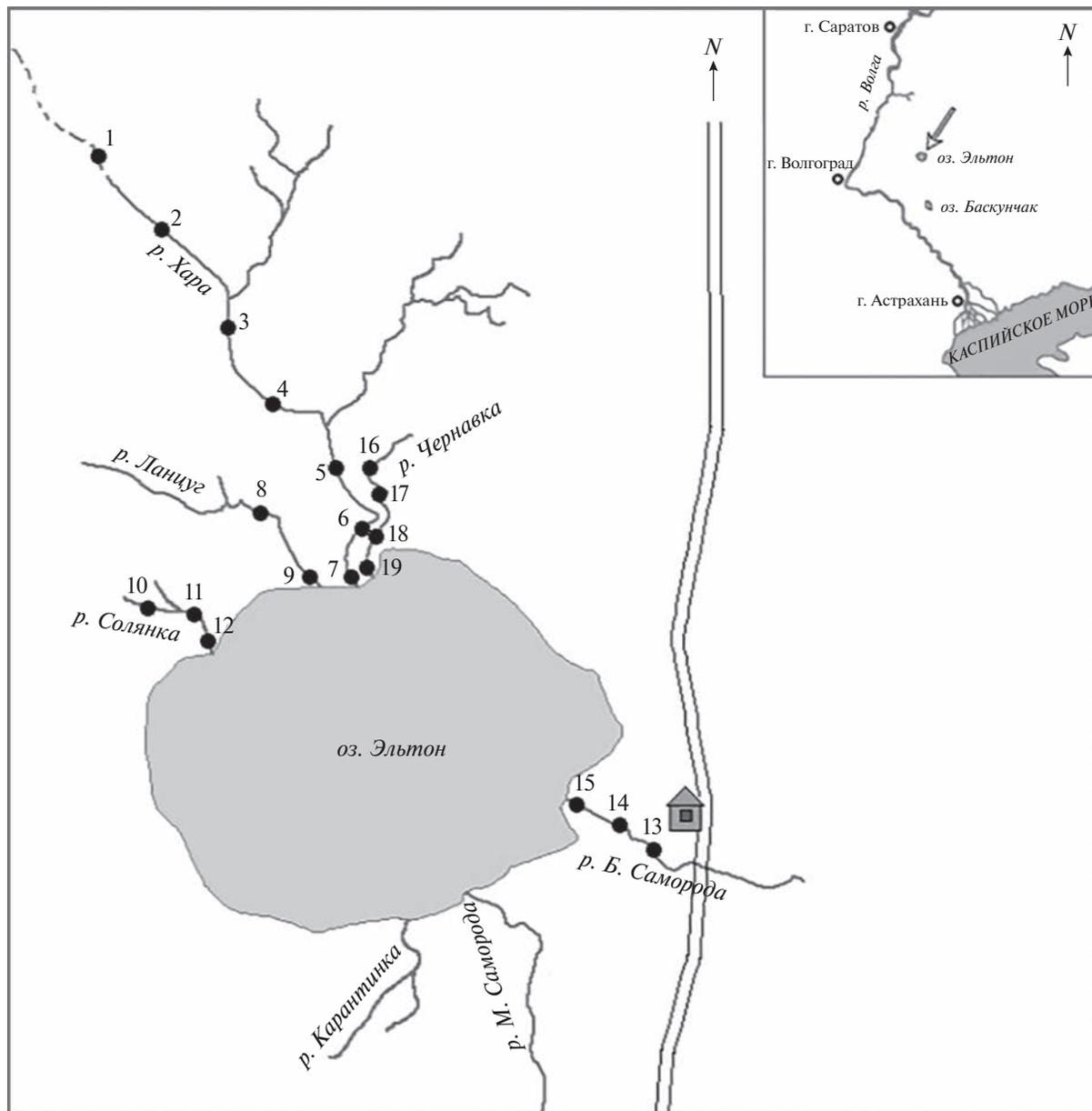


Рис. 1. Карта-схема оз. Эльтон и впадающих в него рек. 1–19 – станции отбора проб.

риод исследований зарегистрировано пять таксонов, идентифицированных до вида или рода (табл. 1), – 5.5% общего разнообразия макрозообентоса рек бассейна оз. Эльтон (Zinchenko et al., 2019).

Видовой состав цератопогонид существенно различается в реках с разным уровнем минерализации. В мезогалинных водотоках Хара, Ланцуг и Б. Саморода отмечено пять таксонов, из них широко распространены *Culicoides riethi* и *Sphaeromias miricornis*, в полигалинных реках Чернавка и Солянка зарегистрировано лишь по два вида с абсолютным преобладанием по частоте встречаемо-

сти личинок *Palpomyia schmidtii*. В р. Ланцуг чаще встречались мокрецы *Culicoides riethi*, в р. Б. Саморода – *Sphaeromias miricornis*. Частота встречаемости видов из родов *Mallochohelea* и *Dasyhelea* не превышала 5% (табл. 1).

На ординационной диаграмме (рис. 2) представлено распределение видов в градиенте гидрологических и гидрохимических факторов, среди которых, согласно длине векторов, наиболее значим уровень минерализации. Тесная связь с минерализацией (M) и содержанием хлоридов (Cl^-) обнаружена у цератопогонид *Palpomyia schmidtii*, что отражает их устойчивость к высокой солено-

Таблица 1. Таксономический состав сем. Ceratopogonidae с указанием частоты встречаемости (%) в реках бассейна оз. Эльтон

Таксон	р. Хара (n = 100)	р. Ланцуг (n = 56)	р. Б. Саморода (n = 84)	р. Чернавка (n = 85)	р. Солянка (n = 42)
<i>Culicoides riethi</i> Kieffer, 1914	32	38	35	5	5
<i>Dasyhelea</i> sp.	—	4	5	—	—
<i>Mallochohelea</i> sp.	1	2	4	—	—
<i>Palpomyia schmidtii</i> Goetghebuer, 1934	7	4	7	65	73
<i>Sphaeromias miricornis</i> (Kieffer, 1919)	—	5	24	—	—

Примечание. n – число проб, “—” отсутствуют в пробах

сти. Экологический оптимум комаров-мокрецов *Culicoides riethi* в рассматриваемом диапазоне минерализации связан с высокими концентрациями марганца, вид *Sphaeromias miricornis* приурочен к обитанию в заросших эвтрофированных участках рек, личинки рода *Dasyhelea* проявляют оксифильность. Не обнаружено четкой связи распространения мокрецов *Mallochohelea* sp. в соленых реках в зависимости от измеренных абиотических показателей.

Поскольку наиболее значимый фактор среды для гидробионтов – уровень минерализации (рис. 2), рассмотрим распределение численности цератопогонид в олигогалинных (1–4 г/л), мезо-

огалинных (5–18 г/л) и полигалинных (21–32 г/л) водах исследованных рек. Личинки *Culicoides riethi* + *Culicoides* sp. обитали в водах всех диапазонов минерализации, однако их наиболее высокую плотность (2732 экз./м²) наблюдали в мезогалинных условиях (рис. 3). Мокрыцы рода *Mallochohelea* не отмечены в олигогалинных и полигалинных водах, а *Sphaeromias miricornis* – в полигалинных. Последний из указанных таксонов имел наибольшую численность при минерализации 5–18 г/л. Устойчивость к солености проявляли цератопогониды *Palpomyia schmidtii*, достигающие максимальной плотности (4326 экз./м²) в диапа-

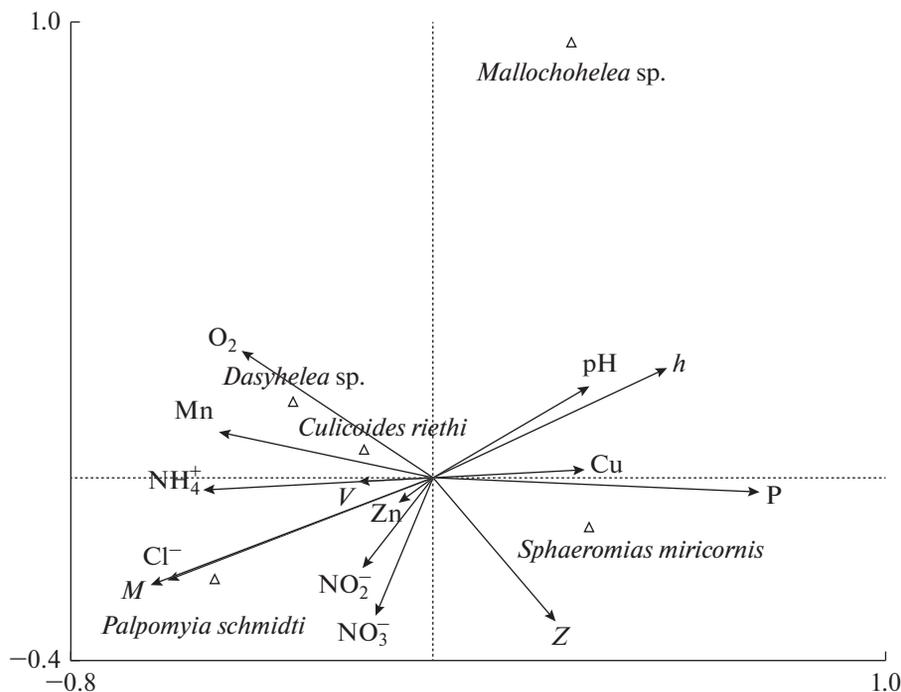


Рис. 2. Ординационная диаграмма распределения таксонов сем. Ceratopogonidae в градиенте абиотических факторов (2006–2019 гг.). M – минерализация, h – глубина, Z – зарастаемость, V – скорость течения, P – фосфор общий, O₂ – растворенный кислород, NH₄⁺ – азот аммонийный, NO₂⁻ – азот нитритный, NO₃⁻ – азот нитратный, Cl⁻ – хлориды, Cu – медь, Mn – марганец, Zn – цинк.

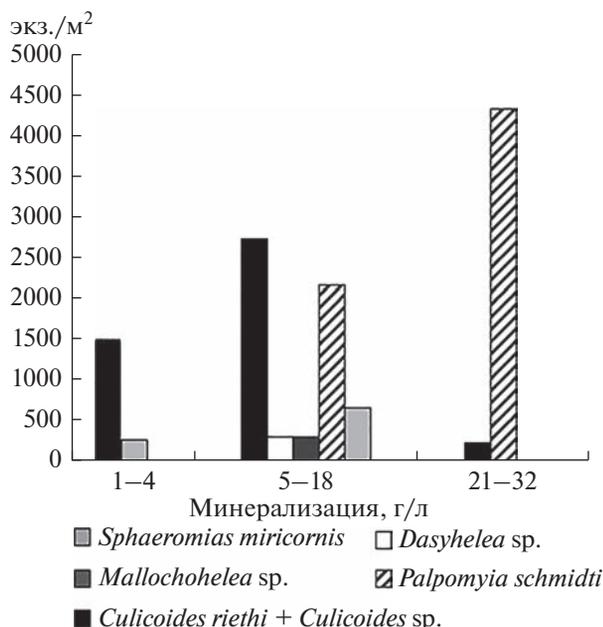


Рис. 3. Распределение средней численности (экз./м²) видов сем. Ceratopogonidae в разных диапазонах минерализации воды.

зоне 21–32 г/л с верхним пределом находки вида в месте впадения р. Солянка в оз. Эльтон (78 г/л).

Многолетняя динамика численности и биомассы мокрецов. Многолетняя динамика численности и биомассы цератопогонид по данным за август 2008–2019 гг. представлена на рис. 4. Количе-

ственные показатели мокрецов в разные годы исследований варьировали в широких пределах. В мезогалинных реках максимальные численность и биомассу личинок наблюдали в 2010 г. (р. Б. Саморода, 3700 экз./м² и 3.7 г/м²) за счет развития цератопогонид *Culicoides riethi* + *Culicoides sp.* В полигалинных реках пик плотности отмечали в 2011 г. (р. Солянка, 18760 экз./м²), биомассы – в 2014 г. (р. Чернавка, 15.2 г/м²), что обусловлено массовым размножением личинок *Palpomyia schmidtii*. Среднегодовые численность и биомасса мокрецов в мезогалинных реках Хара, Ланцуг и Б. Саморода были в несколько раз ниже (624 экз./м², 0.54 г/м²), чем в полигалинных (4308 экз./м², 3.0 г/м²).

Мокрецы в соленых реках, наряду с хирономидами, олигохетами, гаммаридами и жуками, – одна из доминирующих групп макрозообентоса во все годы исследований (рис. 5). Доля цератопогонид в составе донных сообществ мезогалинных рек в отдельные годы достигала 79% (р. Б. Саморода, 2012 г.), полигалинных – 93% (р. Солянка, 2011 г.) со среднегодовыми значениями 13 и 57% соответственно.

Сезонная динамика мокрецов. В мезогалинной р. Б. Саморода начало развития личинок зарегистрировано в апреле, когда в среднем течении (ст. 14) вода прогрелась до 8.5°C (рис. 6а, 6б). Пики численности и биомассы мокрецов на этом участке отмечены в июне (3500 экз./м² и 1.5 г/м²) с последующим постепенным уменьшением показателей к сентябрю.

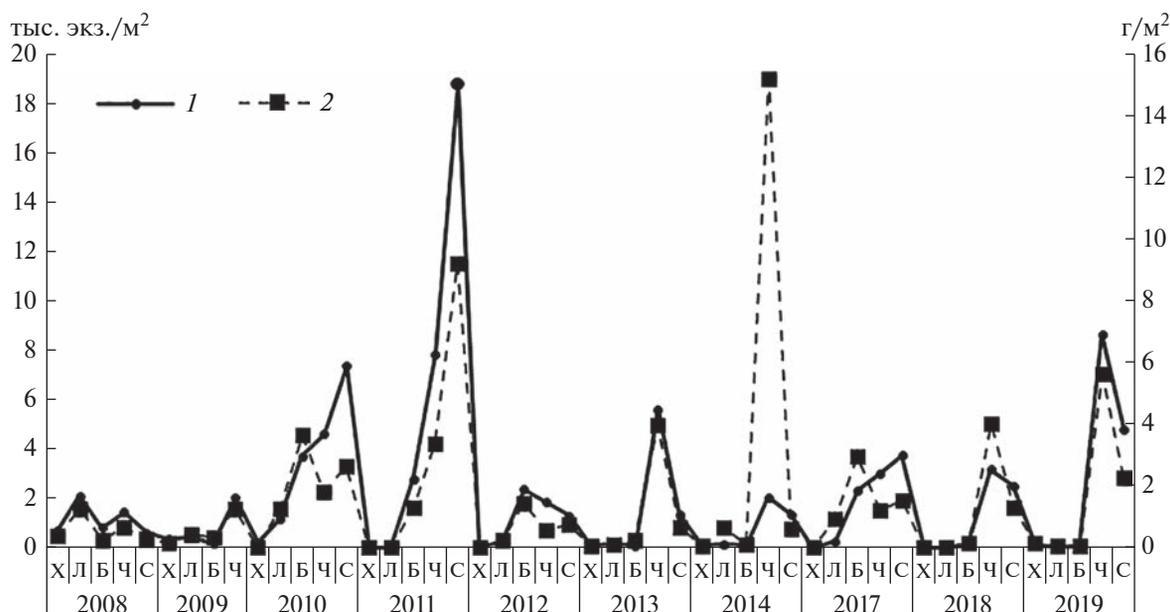


Рис. 4. Многолетняя динамика численности (1) и биомассы (2) мокрецов (август 2008–2019 гг.). По оси абсцисс: Х – р. Хара, Л – р. Ланцуг, Б – р. Б. Саморода, Ч – р. Чернавка, С – р. Солянка.

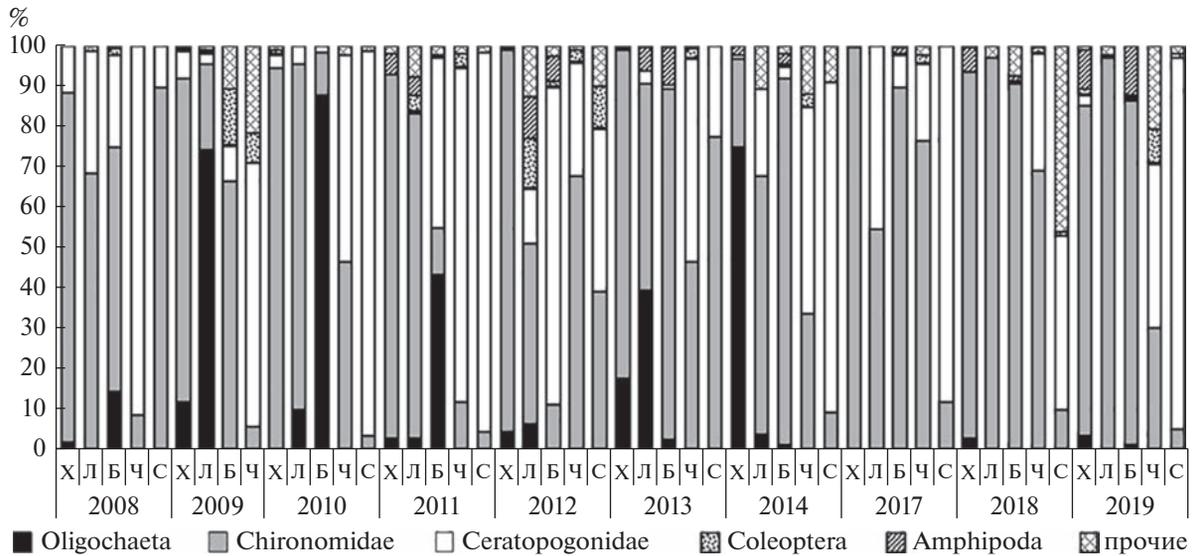


Рис. 5. Многолетняя динамика соотношения таксономических групп макрозообентоса в реках бассейна оз. Эльтон (август 2008–2019 гг.). Обозначения рек, как на рис. 4.

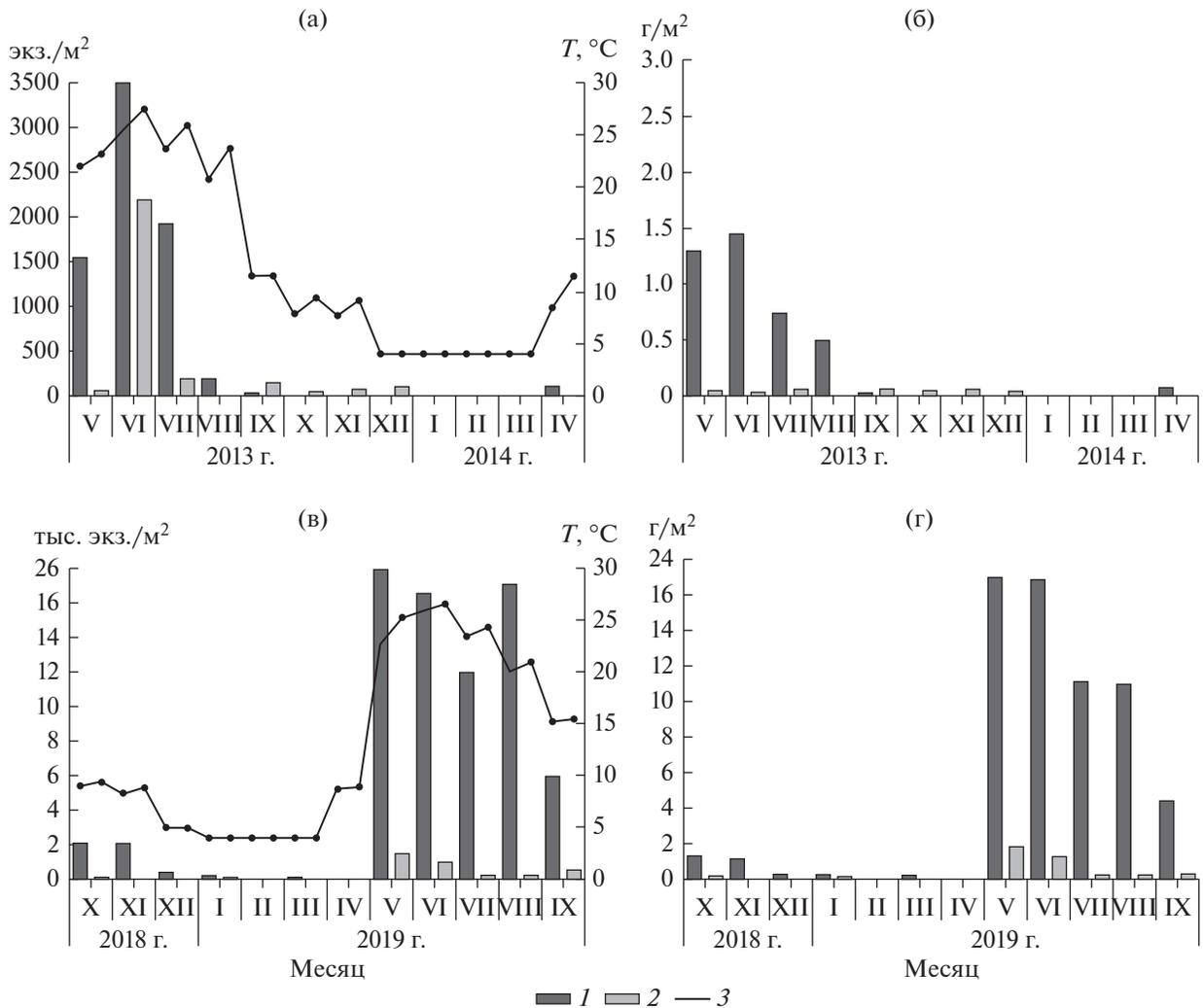


Рис. 6. Динамика численности (а, в) и биомассы (б, г) цератопогонид в среднем течении (ст. 14, 17) и устье (ст. 15, 18) рек Б. Саморода (а, б) и Чернавка (в, г). 1 – ст. 14, 17; 2 – ст. 15, 18; 3 – температура.

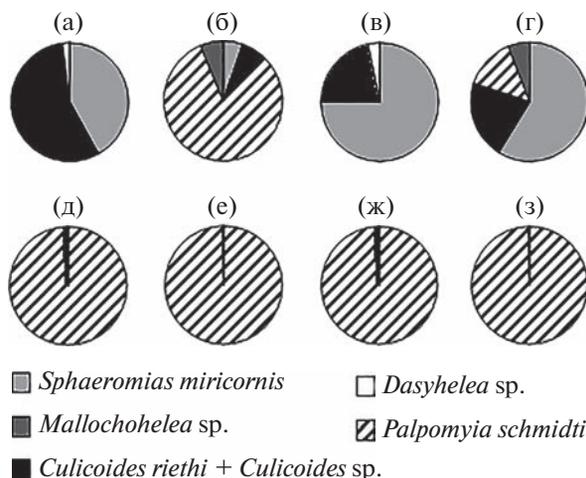


Рис. 7. Доля видов в численности (а, б, д, е) и биомассе (в, г, ж, з) сем. Ceratopogonidae в среднем течении (а, в, д, ж) и устье (б, г, е, з) рек Б. Саморода (а–г) и Чернавка (д–з).

Во все сезоны года в среднем течении реки основную долю численности и биомассы составляли мокрецы *Sphaeromias miricornis* и *Culicoides riethi* + *Culicoides* sp. (рис. 7а, 7в). Массовое развитие первого весеннего поколения *Sphaeromias miricornis* наблюдали 27.05.2013 г. при минерализации 7.8 г/л, следующий пик численности отмечали 30.06.2013 г. (рис. 8а). В указанные даты в пробах присутствовали многочисленные куколки, что предполагает наличие, как минимум, двух генераций *S. miricornis*.

На устьевом участке р. Б. Саморода (ст. 15) численность и биомасса цератопогонид во все месяцы года были существенно ниже, чем в сред-

нем течении (рис. 6а, 6б) с максимальным показателем плотности в июне (2200 экз./м²). По численности преобладали мокрецы *Palpomyia schmidtii* (рис. 7б), по биомассе – *Sphaeromias miricornis* (рис. 7г).

В полигалинной р. Чернавка цератопогонид регистрировали в пробах круглогодично, за исключением февраля и апреля (рис. 6в, 6г). Наибольшие численность и биомасса комаров на обоих участках реки (ст. 17, 18) были характерны для весеннего периода (май), однако пики количественных показателей, зарегистрированные в среднем течении (25800 экз./м² и 23.8 г/м²), на порядок превышали таковые в устье реки

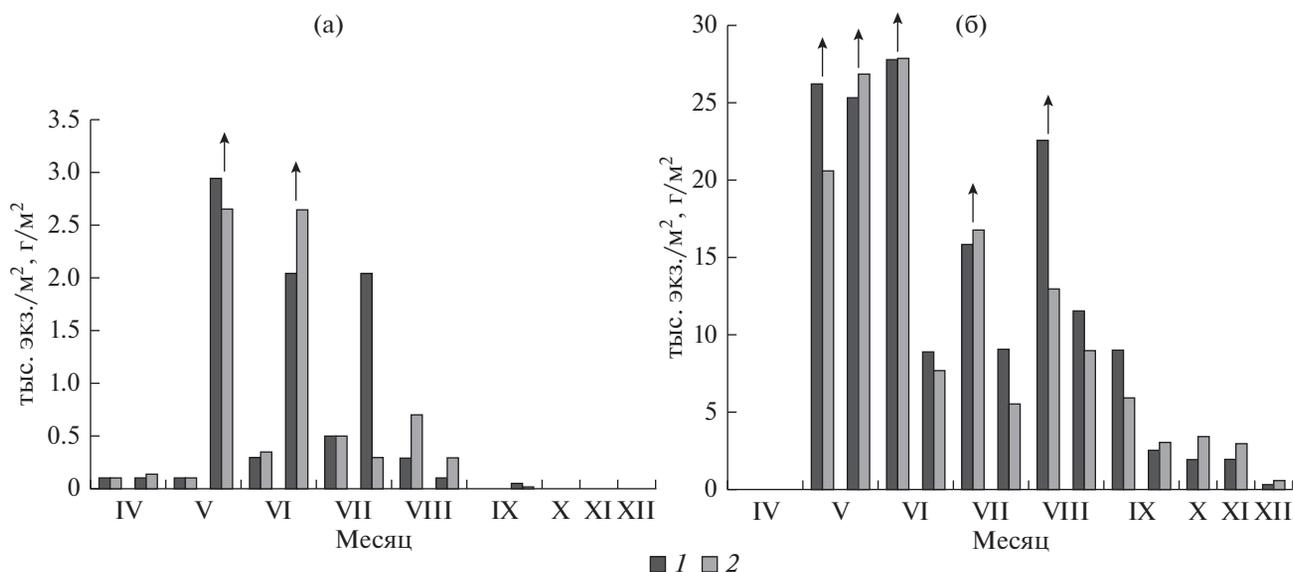


Рис. 8. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) цератопогонид *Sphaeromias miricornis* в среднем течении р. Б. Саморода (а) и *Palpomyia schmidtii* в среднем течении р. Чернавка (б). Стрелками обозначены вылеты насекомых.

(1400 экз./м² и 1.9 г/м²). Во все сезоны года основу численности и биомассы составляли цератопогониды *Palpomyia schmidti*, доля *Culicoides riethi* была ≤0.1% (рис. 7д–7з).

Вылет первой генерации *Palpomyia schmidti* в среднем течении реки приходился на вторую декаду мая (12.05.2019 г.) (рис. 8б). В наблюдаемый весенне-летний период на данном участке при температуре воды не ниже 20.8°C зарегистрировано пять пиков численности и биомассы в популяции этого вида, а также наличие в пробах куколок. С середины мая до середины июня пики численности наблюдали с интервалом ~15 сут, с середины июня до конца августа они были ~30 сут. По-видимому, вылет имаго был растянут, поскольку численность вида на этом участке реки с мая по август включительно не опускалась ниже 8900 экз./м².

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Личинки двукрылых – одна из преобладающих групп гидробионтов в сообществах макрозообентоса высокоминерализованных рек аридных регионов мира (Kefford et al., 2016). Богатство фауны отряда в реках подобного типа можно объяснить общим высоким таксономическим разнообразием Diptera, составляющих во внутренних водах Палеарктического региона до 41% всех известных видов пресноводных насекомых (Balian et al., 2007). Кроме того, соленость не является ограничивающим фактором для ряда видов этого отряда в связи с их эволюционной историей (Kefford et al., 2016).

До настоящих исследований в реках бассейна оз. Эльтон указывали обитание цератопогонид *Dasyhelea* sp. и *Mallochohelea* sp.,² однако их количественные и структурные характеристики не были изучены. Продукция мокрецов в реках Чернавка, Солянка и питание вида *Palpomyia schmidti* представлены в работе (Golovatyuk et al., 2018). Подробный анализ сезонной динамики развития отдельных видов мокрецов и их циклов развития в реках бассейна оз. Эльтон в условиях градиента факторов среды ранее не приводили.

Все зарегистрированные нами за период 2006–2019 гг. в соленых реках таксоны, за исключением *Culicoides riethi*, относятся к представителям подсем. Palpomyiinae. Преимагинальные стадии мокрецов *Palpomyia schmidti* впервые описаны из типового местообитания р. Чернавка (Szadziwski et al., 2016). Этот вид представляет собой меридиональный фаунистический элемент в Палеарктическом ре-

гионе или сахаро-аравийский элемент. Известен из Ирака, Венгрии, Испании, Словакии, России, Украины, Азербайджана, Таджикистана, Казахстана, Ирана, Южной Сибири и Монголии (Szadziwski et al., 2016).

Цератопогониды *Sphaeromyias miricornis* широко распространены в пресных и в высокоминерализованных водах озер и прудов. Вид отмечен в Центральной и Северной Европе, Азербайджане, Туркменистане, Казахстане, Киргизии, Монголии, Японии (Глухова, 1979; Szadziwski et al., 2007).

Culicoides riethi – переносчик Блутанга и болезни Шмалленберга (Спрыгин и др., 2015) часто размножается в сильно минерализованных водоемах, имеются сведения об обитании *C. riethi* в гипергалинном оз. Баскунчак (Gutsevitch, 1952). Вид распространен в России, средней и южной полосах Западной Европы, в Северной Африке, Иране, Монголии, Северном Китае и Японии (Глухова, 1979; Спрыгин и др., 2015).

Представители рода *Dasyhelea* встречаются в широком диапазоне водных и полуводных местообитаний, в том числе в покровных водорослях по краям прудов, медленно текущих ручьев и небольших рек. Присутствие таксона ранее отмечали в высокоминерализованных водотоках (Rutherford, Kefford, 2005).

Личинки рода *Mallochohelea* обычны в пресноводных реках и озерах, где населяют песчаные и песчано-илистые биотопы на небольшой глубине, часто встречаясь в зарослях макрофитов (Определитель..., 1999).

Наибольшая соленость, при которой мокрецы обнаружены в реках бассейна оз. Эльтон, достигала 87 г/л, в реках США личинки рода *Culicoides* sp. собирали при минерализации ≤31 г/л (Short et al., 1991), в реках западной Австралии – ≤53.8 г/л (Rutherford, Kefford, 2005), в реках Испании ≤108 г/л (Velasco et al., 2006).

Результаты наших исследований показывают снижение таксономического богатства цератопогонид в полигалинных реках бассейна оз. Эльтон, по сравнению с мезогалинными, что объясняется возрастанием минерализации, при которой выживают лишь наиболее приспособленные виды. Уменьшение общего таксономического богатства макрозообентоса в ответ на повышение уровня минерализации воды ранее неоднократно отмечали исследователи (Zinchenko et al., 2019; Sowa et al., 2020).

По мере возрастания минерализации в притоках оз. Эльтон от уровня мезогалинных вод к полигалинным численность и доля цератопогонид в составе общего бентоса увеличивались. Это объясняется почти абсолютным доминированием в полигалинных реках устойчивого к минерализации вида *Palpomyia schmidti*, личинки которого

² 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.

имеют массовое развитие в условиях неограниченного пищевого ресурса гиперэвтрофных водотоков (Zinchenko et al., 2019). Установлено, что личинки *P. schmidtii* селективно потребляют диатомовые водоросли, численность и биомасса которых в исследованных реках, согласно содержанию хлорофилла *a*, достигают очень высоких показателей (Номоконова и др., 2013). Выявленную нами тенденцию возрастания численности таксонов сем. Ceratopogonidae ранее отмечали в р. Ред (the Red River, USA), где при увеличении минерализации с 2 до 32 г/л плотность мокрецов соответственно увеличивалась с 6 до 5475 экз./м² (Short et al., 1991).

В пределах каждой из исследованных рек бассейна оз. Эльтон, на разных участках различия в таксономическом составе и количественных показателях личинок цератопогонид объясняются различиями в уровне минерализации, степени зарастаемости, содержании биогенных веществ и тяжелых металлов (марганца). Уровень биогенных веществ, прежде всего азота и фосфора, определяет трофическое состояние водного объекта, создавая условия для развития кормовой базы отдельных видов цератопогонид через увеличение скорости развития фитопланктона (Алымов, 2009), бактериопланктона и бактериобентоса. Содержание марганца в воде способствует утилизации CO₂ растениями, переходу активного Fe(II) в Fe(III), что предохраняет клетку от отравления и ускоряет рост организмов. Для гидробионтов марганец относительно мало токсичен (Афанасьева, 2006).

Разброс многолетних значений численности мокрецов определяется циклами их развития, продолжительность которых зависит от сезонно-временной динамичности комплекса абиотических показателей в соленых реках, как это показано для сем. Chironomidae (Zinchenko et al., 2019). Ранее сообщалось (Спрыгин и др., 2015), что численность мокрецов подвержена значительным колебаниям под влиянием климатических особенностей и гидрологического режима водоемов.

Изучение сезонной динамики вида *Palpomyia schmidtii* в р. Чернавка, проведенное нами впервые, позволило отнести его к поливольтинным таксонам, а данные по продолжительности развития *P. schmidtii* и *Sphaeromias miricornis* (15–35 сут) согласуются с таковыми о циклах развития некоторых видов мокрецов (Глухова, 1979; Voogman, 2009).

Выводы. В соленых реках бассейна оз. Эльтон в массе развиваются галофильные и эвригалитные виды мокрецов, распределение которых находится в зависимости от уровня минерализации, зарастаемости участков рек, содержания биогенных веществ и тяжелых металлов. Установлено

обеднение таксономического состава семейства и увеличение численности и биомассы популяций видов при возрастании минерализации от мезогалинных вод к полигалитным. Выявлено, что вылет первой генерации *Palpomyia schmidtii* приходится на середину мая, *Sphaeromias miricornis* — на конец мая — начало июня. В соленых реках предполагается развитие не менее двух генераций вида *S. miricornis* и не менее пяти генераций вида *Palpomyia schmidtii*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Т.Д. Зинченко (Институт экологии Волжского бассейна РАН) за организацию экспедиционных исследований и В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь в сборе полевого материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по темам № 121051100109-1, 122032500063-0 и при поддержке грантов РФФИ № 13-04-00740, 17-04-00135.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алымов М.В. 2009. Динамика биогенных элементов и их влияние на фитопланктон и зоопланктон Среднего и Южного Каспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань. 24 с.
- Афанасьева Л.С. 2006. Экологическая химия: учебник для студ. сред. проф. учеб. заведений. М.: Изд. центр "Академия".
- Виноградов Д.Д., Синев А.Ю., Тиунов А.В. 2022. Хищники как агенты контроля численности личинок комаров в микроводоемах (Обзор). Биология внутр. вод. № 1. С. 46.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222010144>
- Глухова В.М. 1979. Личинки мокрецов подсемейств Palpomyiinae и Ceratopogoninae фауны СССР (Diptera, Ceratopogonidae = Heleidae). Л.: Наука.
- Глухова В.М. 1989. Кровососущие мокрецы родов *Culicoides* и *Forcipomyia* (Ceratopogonidae) // Фауна СССР. Т. 3. Вып. 5а. Насекомые двукрылые. Л.: Наука.
- Гуцевич А.В. 1973. Кровососущие мокрецы (Ceratopogonidae) // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука. Т. 3. Вып. 5.
- Кривошеина М.Г. 2004. Морфологические и экологические механизмы устойчивости гидробионтных личинок двукрылых (Insecta, Diptera) к экстремальным условиям: Дис. ... докт. биол. наук. Москва.
- Кривошеина М.Г. 2012. Определитель семейств и родов палеарктических двукрылых насекомых подотряда Nematocera по личинкам. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Номоконова В.И., Зинченко Т.Д., Попченко В.И. 2013. Трофическое состояние соленых рек бассейна озе-

- ра Эльтон // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 15. № 3(1). С. 476.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые: Двукрылые. 1999. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Спрыгин А.В., Федорова О.А., Бабин Ю.Ю. и др. 2015. Мокрецы рода *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) и их роль в распространении Блутанга и болезни Шмалленберга в России // С-х. биология. Т. 50. № 2. С. 183.
- Сухарев Е.А. 2015. Влияние пищевых ресурсов на распределение и экологическое разобширение пролетных куликов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ООО "Цифровичок".
- Balian E., Segers H., Leveque C., Martens K. 2007. Freshwater Animal Diversity Assessment. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9246-3>
- Boorman J. 2009. The maintenance of laboratory colonies of *Culicoides variipennis* (Coq.), *C. nubeculosus* (Mg.) and *C. riethi* Kieff. (Diptera, Ceratopogonidae) // Bul. Entomol. Res. V. 64. Issue 3. P. 371. <https://doi.org/10.1017/S0007485300031254>
- Borkent A., Spinelli G.R. 2007. Neotropical Ceratopogonidae (Diptera: Insecta) // Aquatic Biodiversity in Latin America. V. 2. Sofia: Pensoft Publishers.
- Glukhova V.M., Przhiboro A.A. 1995. The mass development of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) on the littoral of the White Sea // Parazitologiya. V. 29. № 1. P. 43.
- Goetghebuer M., Lenz F. 1934. Heleidae (Ceratopogonidae). Fam. 13 A // Die Fliegen der Palearktischen Region. Stuttgart, Lief. 77. P. 49.
- 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, Russia // Mar. Freshwater Res. V. 69. P. 906.
- Golovatyuk L.V., Prokin A.A., Nazarova L.B., Zinchenko T.D. 2022. Biodiversity, distribution and production of macrozoobenthos communities in the saline Chernavka River (Lake Elton basin, South-West Russia) // Limnology. V. 23. № 2. P. 337. <https://doi.org/10.1007/s10201-021-00692-w>
- Grogan W.L., Jr., Lysyk T.J. 2015. A revision of the biting midges in the *Culicoides* (*Monoculicoides*) *nubeculosus-stigma* complex in North America with the description of a new species (Diptera: Ceratopogonidae) // Insecta Mundi. V. 0441. P. 1. <https://digitalcommons.unl.edu/insectamundi/947>
- Kefford B.J., Buchwalter D., Canedo-Arguelles M. et al. 2016. Salinized rivers: Degraded systems or new habitats for salttolerant faunas? // Biol. Lett. V. 12. P. 1. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.1072>
- Mayer K. 1934. Metamorphosis Ceratopogonidae (Dipt). A contribution to the morphology, systematics, ecology and biology of the juvenile stages of this family of double-winged // Archaeological Naturgesch. V. 3. P. 205.
- Romiti F., Fochetti R., Magliano A. et al. 2022. First Report of *Culicoides* Biting Midges (Diptera: Ceratopogonidae) Attacking People in Italy, With the Description of Extreme Larval Breeding Sites and Diurnal Activity of *Culicoides riethi* // J. Medical Entomol. V. 59. Issue 2. P. 772. <https://doi.org/10.1093/jme/tjab212>
- Rutherford J.C., Kefford B.J. 2005. Effects of Salinity on Stream Ecosystems: Improving Models for Macroinvertebrates. CSIRO Land and Water Technical Report 22/05. Canberra: RMIT University Publ.
- Short T.M., Black J.A., Birge W.J. Ecology of a saline stream: community responses to spatial gradients of environmental conditions // Hydrobiologia. 1991. V. 226. P. 167.
- Sowa A., Krodkiwska M., Halabowski D. 2020. How Does Mining Salinisation Gradient Affect the Structure and Functioning of Macroinvertebrate Communities? // Water, Air and Soil Pollut. V. 231. P. 453. <https://doi.org/10.1007/s11270-020-04823-4>
- Sprygin A.V., Fiodorova O.A., Babin Yu.Yu. et al. 2014. *Culicoides* biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) in various climatic zones of Russia and adjacent lands // J. Vector Ecol. V. 39 № 2. P. 306. <https://doi.org/10.1111/jvec.12105>
- 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>
- Szadziewski R., Gwizdalska-Kentzer M., Sontag E. 2007. Predatory biting midges of the genus *Sphaeromias* (Diptera: Ceratopogonidae) in Europe // Polish J. Entomol. V. 76. P. 293.
- Ter Braak C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // Ecology. V. 67. P. 1167.
- Velasco J., Millan A., Hernandez J. et al. 2006. Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hyper stream // Sal. Syst. V. 2. P. 12. <https://doi.org/10.1186/1746-1448-2-12>
- Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N. et al. 2014. Rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // Hydrobiologia. V. 722. P. 115. <https://doi.org/10.1007/S10750-013-1684-5> www.publish
- 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://doi.org/10.1134/S1995082917040125>
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V. 2019. Chironomids (Diptera, Chironomidae) of the bottom communities in saline rivers of the Lake Elton basin: diversity, salinity tolerance, distribution // Zool. Zh. V. 98. № 7. P. 1. <https://doi.org/10.1134/S001387381906002X>

Salinity Tolerance, Seasonal and Multiyear Dynamics of Biting Midges (Diptera, Ceratopogonidae) in Macrozoobenthos Communities of Saline Rivers (the Lake Elton Basin, Russia)

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

¹*Samara Federal Research Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: gollarisa@mail.ru

The results of long-term studies of biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) in macrozoobenthos communities of five saline rivers of the hyperhaline Lake Elton basin are presented. The fauna of Ceratopogonidae includes 5 halophilic and euryhaline species, among which representatives of the tribe Palpomyiinae predominate. Taxonomic composition of the family differs in rivers with different levels of salinity. Species *Sphaeromias miricornis* and *Culicoides riethi* are widely distributed in mesohaline the Khara, the Lantsug and the Bolshaya Samoroda rivers, and *P. schmidtii* widely distributed in polyhaline the Chernavka and the Solyanka rivers. Two generations of *S. miricornis* and three generations of *P. schmidtii* were recorded. Departure of the first generation of *P. schmidtii* occurs in mid-May, *S. miricornis* in late May–early June. There is an increase in mean annual abundance and biomass of biting midges in polyhaline rivers compared to mesohaline rivers.

Keywords: semi-desert zone, highly mineralized rivers, wetlands, salinity tolerance

ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ ЗАМЕН В ГЕНЕ COX1 НА РАЗМЕР ТЕЛА И ПОЛОВОЙ ОТБОР ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ КАРПОВЫХ РЫБ

© 2023 г. В. В. Столбунова^а, *, Е. А. Боровикова^а

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

*e-mail: vvsto@mail.ru

Поступила в редакцию 06.12.2022 г.

После доработки 31.03.2023 г.

Принята к публикации 10.05.2023 г.

Изучено влияние изменчивости фрагмента гена цитохром *c*-оксидазы I мтДНК (COX1) на длину тела у двенадцати видов карповых рыб, для которых известны гибриды с плотвой *Rutilus rutilus* и лещом *Abramis brama*, а также у реципрокных гибридов (RA, AR) и аллоплазматических бэкриссов (A_{RR} , R_{AA}) плотвы (R) и леща (A). Установлено, что скорость накопления нуклеотидных замен в COX1 отрицательно связана не только с размером тела, но и с продолжительностью жизни рыб, что дифференцирует виды на две группы: I – виды с высокой скоростью накопления нуклеотидных замен и относительно мелким размером тела; II – виды с низкой вариабельностью последовательности и относительно большими размерами тела. Граница для выделенных групп проходит между видами одного рода *Leuciscus leuciscus* и *L. idus*: при двукратном снижении нуклеотидного разнообразия у язя происходит двукратное увеличение размера тела и продолжительности жизни, что указывает на снижение скорости клеточного дыхания и утечки свободных радикалов и точное соответствие митохондриально-ядерных дыхательных комплексов. Предположительно, снижение скорости накопления замен в мтДНК у видов группы II и у уклей *Alburnus alburnus* связано с увеличением размера генома, что обеспечивает дополнительную защиту генов от химических мутагенов и, независимо от размера тела, снижает скорость аэробного метаболизма. Экспериментально показано, что мтДНК влияет на длину тела. При включении мтДНК леща (II группа) в ядерный геном плотвы (I группа) бэкриссы A_{RR} имеют длину тела леща и высокую жизнеспособность, а бэкриссы R_{AA} с мтДНК плотвы и ядерным геномом леща наследуют длину тела плотвы и снижают жизнеспособность. Виды II группы не способны эффективно использовать высокополиморфную мтДНК видов I группы, что проявляется нарушением наследования большей длины тела леща у гибридов RA и ведет к репродуктивной изоляции. Виды группы I, такие как *Rutilus rutilus*, могут включать в свой геном мтДНК обеих групп, что лежит в основе полового отбора при гибридизации. Соответственно, размерный половой диморфизм имеет генетическое происхождение и для потенциального партнера размер тела может быть сигналом для определения ядерно-цитоплазматической совместимости геномов по дыхательным комплексам.

Ключевые слова: Cyprinidae, плотва, *Rutilus rutilus*, лещ, *Abramis brama*, отдаленная гибридизация, размер тела, продолжительность жизни, скорость накопления замен в мтДНК

DOI: 10.31857/S0320965223060323, EDN: LWAJBD

ВВЕДЕНИЕ

Размер тела у рыб является типичным количественным (комплексным) признаком, который находится под эволюционным контролем и постоянно изменяется (Kemper et al., 2012), поскольку он связан определенными соотношениями со многими физиологическими параметрами, такими как скорость метаболизма, температурная регуляция, передвижение, скорость роста, плодовитость, жизнеспособность, время созревания гонад и т.д. (Purdom, 1979; McLain, 1993; Комова, 2021). Генетическая архитектура, лежащая в основе изменчивости размера тела, образует

сложную систему взаимосвязанных аллельных и неаллельных (эпистатических) взаимодействий между двумя непересекающимися наборами генов: в одном наборе отдельные мутации оказывают значительное влияние (менделевские признаки), в другом – имеют небольшой эффект (Kemper et al., 2012). Кроме того, на размер организма влияют цитоплазматические гены, что изучено в меньшей степени, хотя они способны производить устойчивые фенотипические эффекты, иногда противоречащие селективным интересам ядерных генов (Cosmides, Tooby, 1981). В частности, установлена обратная зависимость между

скоростью накопления нуклеотидных замен в мтДНК и размером тела, что способствует репродуктивной изоляции (Volnick et al., 2008) и половому отбору, за счет которого ранее объясняли высокую распространенность однонаправленной гибридизации (Wirtz, 1999).

Материнское наследование клональной популяции митохондрий, которые совместно с ядерными генами обеспечивают выработку энергии путем окислительного фосфорилирования, считается основной причиной различий между видами и полами. Именно мтДНК накапливает мутации, выгодные для самок, но не для самцов, что влияет на соотношение полов в потомстве и лежит в основе гипотезы “проклятия сыновей” (правило Холдейна). Подвижность мужских гамет при оплодотворении обеспечивается за счет выработки АТФ и ведет к ROS-зависимым мутациям (Reactive Oxygen Species), которых избегает женская зародышевая линия (De Paula et al., 2013). В отличие от ядерных генов, сегрегирующих один раз в ходе мейоза, мтДНК не рекомбинирует и пролиферирует на протяжении всего клеточного цикла, что увеличивает вероятность ошибок. Поэтому многие митохондриальные гены были перенесены в ядерный геном, а для нивелирования отрицательного действия некоторых митохондриальных мутаций в ядерном геноме возникают компенсаторные замены, что увеличивает его разнообразие и ведет к вечной коэволюции (гипотеза “Красной Королевы”) (Werren, Beukeboom, 1998). Необходимость митохондриально-ядерной коадаптации, неравная скорость накопления замен в генах дыхательной цепи митохондрий у разных видов и разная значимость этих замен для женского и мужского пола лежат в основе адаптации к условиям обитания, морфологических различий, видообразования, репродуктивной изоляции, эволюции системы определения пола и клеточного дыхания (Gershoni et al., 2009; Hill, Johnson, 2013).

Однонаправленная гибридизация плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758) и леща *Abramis brama* (L., 1758) (Actinopterygii: Cyprinidae – по: (Nelson et al., 2016)) со значительными различиями видов по размерам тела и генома, срокам половой зрелости, скорости метаболизма и варибельности мтДНК может быть удобной системой для изучения эволюционных процессов. В природе самцы мелкой плотвы (R) скрещиваются с самками более крупного леща (A), что указывает на наличие полового отбора $\text{♀A} > \text{♂R}$, характерного для каждого из родительских видов. Самцы *Rutilus rutilus* и *Abramis brama* предпочитают более крупных самок, которые созревают на 1–2 года позднее при большем размере тела и продолжают расти после полового созревания (Cowx, 1983; Kyritsi, Kokkinakis, 2020). Подобные различия между полами преобладают в животном мире, и обнаруживают-

ся у большинства паукообразных, насекомых, амфибий, рептилий и рыб, тогда как у большинства птиц и млекопитающих, наоборот, самцы крупнее самок (Andersson, 1994). Известно, что половой диморфизм отражает адаптацию самцов и самок к их разным репродуктивным ролям (Fairbairn, 1997) и может зависеть от системы определения пола, которая сильно варьирует у животных. Так, у птиц крупные размеры с ярким оперением характерны для гомогаметных самцов (ZZ), при этом выбор партнера делает гетерогаметная самка (ZW) (Hill, Johnson, 2013). У плотвы и леща детерминация пола имеет полигенную основу, а у сазана *Cyprinus carpio* (L., 1758) гетерогаметный – мужской пол (XY) (Лужин, 1977), вероятно, поэтому происходит увеличение размера тела самок, как гомогаметного пола. Необычайное разнообразие половых хромосомных систем, установленное у африканских Cichlidae, может быть объяснением многообразия вариантов окраски и длины тела этих рыб как стратегия борьбы с хищником (Gammerding et al., 2018).

Предполагается, что гены дыхательной цепи митохондрий связаны с генами окраски и размера тела (Hill, Johnson, 2013). Большой размер тела и яркие декоративные черты гомогаметного партнера могут сигнализировать гетерогаметному полу о высокой эффективности окислительного фосфорилирования, хороших генах, выживаемости и большей продолжительности жизни (Замахев, 1959). Согласно гипотезе ядерно-цитоплазматической совместимости полового отбора, острая потребность для гетерогаметного пола, как наиболее уязвимого, состоит в оценке совместимости собственных генов мтДНК с ядерными генами потенциального партнера, от чего будет зависеть жизнеспособность, а также эффективность проявления видовых признаков в потомстве. Подобный принцип полового отбора может способствовать эволюции не только этих внешних признаков, но и служить в качестве драйвера эволюции клеточного дыхания и формирования изолирующих механизмов. Традиционно предполагалось, что отбор плодовитости у самок (если $\text{♀} > \text{♂}$) и репродуктивный успех у самцов (если $\text{♀} < \text{♂}$) – это основные эволюционные силы для увеличения размера тела. Однако, как показывают данные, размерный половой диморфизм может иметь генетическое происхождение и сам по себе вызывать половой отбор (López-Cortegano et al., 2020).

Цель работы – исследовать влияние изменчивости фрагмента гена цитохром с-оксидазы I (COX1) мтДНК на длину тела у двенадцати видов карповых рыб, между которыми известны природные гибриды, а также у реципрокных гибридов (R_AR , A_RR) и аллоплазматических бэкриссов (A_RR , R_AA) плотвы и леща в условиях ядерно-цитоплазматической совместимости/несовместимости геномов.

Таблица 1. Длина и высота тела, ряд счетных диагностических признаков в выборках производителей *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, гибридов F1 и сеголетков *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, гибридов F1 и бэккроссов

Выборка	<i>Ls</i>	<i>H</i>	<i>l. l.</i>	<i>Ab</i>	<i>Vert</i>
Производители					
RR	$\frac{192 \pm 4.28}{152-250}$	$\frac{33.4 \pm 0.89}{26-32}$	$\frac{43.1 \pm 0.18}{41-45}$	$\frac{10.3 \pm 0.12}{9-12}$	$\frac{40.9 \pm 0.14}{39-42}$
RA	$\frac{208.8 \pm 7.76}{165-263/8}$	$\frac{33.1 \pm 0.83}{28-40/6}$	$\frac{49.2 \pm 0.46}{46-53/53}$	$\frac{15.6 \pm 0.22}{14-17/34}$	$\frac{41.9 \pm 0.27}{40-43/30}$
AR	$\frac{223.7 \pm 4.67}{181-260/84}$	$\frac{35.1 \pm 0.50}{31-40/72}$	$\frac{49.6 \pm 0.43}{46-53/44}$	$\frac{16.3 \pm 0.24}{12-19/61}$	$\frac{41.4 \pm 0.16}{40-42/85}$
AA	$\frac{403.4 \pm 5.77}{354-463}$	$\frac{39.3 \pm 0.32}{37-43}$	$\frac{54.7 \pm 0.32}{53-58}$	$\frac{25.5 \pm 0.28}{24-30}$	$\frac{44.2 \pm 0.15}{42-46}$
Сеголетки гибридов R × A и A × R, <i>A. brama</i> (A × A), <i>R. rutilus</i> (R × R)					
R × R	$\frac{54.1 \pm 0.51}{49-60}$	$\frac{24.8 \pm 0.18}{23-27}$	$\frac{42.9 \pm 0.11}{39-44}$	$\frac{10.3 \pm 0.08}{9-11}$	$\frac{41.3 \pm 0.13}{39-42}$
R × A	$\frac{56.8 \pm 0.54}{49-63/11}$	$\frac{26.0 \pm 0.22}{23-30/15}$	$\frac{49.1 \pm 0.36}{47-53/48}$	$\frac{16.2 \pm 0.18}{15-18/38}$	$\frac{42.7 \pm 0.10}{41-43/63}$
A × R	$\frac{69.8 \pm 0.56}{61-78/51}$	$\frac{27.9 \pm 0.17}{27-34/61}$	$\frac{46.5 \pm 0.23}{44-52/71}$	$\frac{14.8 \pm 0.12}{13-17/71}$	$\frac{41.3 \pm 0.11}{40-43/98}$
A × A	$\frac{79.4 \pm 0.59}{70-84}$	$\frac{33.0 \pm 0.19}{31-35}$	$\frac{55.6 \pm 0.21}{50-56}$	$\frac{25.8 \pm 0.14}{21-28}$	$\frac{43.5 \pm 0.08}{43-45}$
Сеголетки бэккроссов AR × R (_A RR) и RA × A (_R AA)					
AR × R	$\frac{76.2 \pm 0.59}{64-87}$	$\frac{27.8 \pm 0.26}{24-34}$	$\frac{44.3 \pm 0.25}{42-48}$	$\frac{12.6 \pm 0.11}{11-14}$	$\frac{40.6 \pm 0.15}{37-42}$
RA × A	$\frac{52.6 \pm 0.66}{44-64}$	$\frac{27.3 \pm 0.25}{24-34}$	$\frac{47.5 \pm 0.29}{45-51}$	$\frac{18.0 \pm 0.16}{15-21}$	$\frac{43.1 \pm 0.10}{42-45}$

Примечание. *Ab* – число лучей в анальном плавнике, *H* – наибольшая высота тела, %, *Ls* – длина тела, *l. l.* – число чешуй в боковой линии, *Vert* – общее число позвонков. Над чертой – среднее значение признака и стандартная ошибка среднего ($M \pm m$), под чертой – диапазон вариации признака и гибридный индекс HI, % (выделен жирным шрифтом).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методика проведения межвидовых, внутривидовых и возвратных скрещиваний, выращивание личинок, сеголетков и тестирование гибридов подробно описаны в работе (Столбунова, Кодухова, 2023). Анализ размеров тела и основных диагностических признаков (Правдин, 1966) проведен для: экспериментальных сеголетков *A. brama* (A × A, $n = 40$); *R. rutilus* (R × R, $n = 40$), реципрокных гибридов F1 (самка × самец: A × R, $n = 50$ и R × A, $n = 29$); половозрелых экспериментальных гибридов F1 в возрасте 4–8 лет (A × R, $n = 23$ и R × A, $n = 16$); природных производителей леща ($n = 29$,

8–15+) и плотвы ($n = 32$, 4–10+); сеголетков бэккроссов Fb, полученных в поглотительных скрещиваниях реципрокных гибридов F1 с самцами плотвы и леща (♀RA × ♂A, $n = 48$ и ♀AR × ♂R, $n = 48$) (табл. 1). По средним значениям признаков у гибридов и родительских видов рассчитывали гибридный индекс по формуле (Hubbs, Kuronuma, 1942):

$$HI = 100 \times (Hi - Mi1) / (Mi2 - Mi1),$$

где Hi – среднее значение признака *I* для гибридов, $Mi1$ – среднее значение признака *I* для женского родителя, $Mi2$ – среднее значение признака *I* для мужского родителя. Зависимость длины те-

ла реципрокных гибридов F1 и Fb на стадиях сеголетка и взрослых особей от видовой принадлежности самца и самки протестировано с помощью one-way ANOVA. Парные сравнения оценивали с помощью *post hoc* Тьюки HSD тестов. Статистическую обработку выполняли в программе STATISTICA v. 8.0 (StatSoft Inc., USA).

Молекулярно-генетический анализ с использованием маркеров ядерного (ITS1 рДНК) и митохондриального (cyt *b* мтДНК) геномов проводили для производителей леща (AA), плотвы (RR), реципрокных гибридов (RA, AR) и обратных бэкриссов (RA × A и AR × R) (Столбунова, 2017). ДНК выделяли из скелетных мышц производителей и сеголетков гибридов с использованием набора Diatom Prep 100 (“Изоген”, Москва). Достоверность различий между теоретическим и эмпирическим распределением генотипов в выборках бэкриссов оценивали при помощи критерия χ^2 (Животовский, 1991).

Для оценки влияния неравной скорости накопления замен в мтДНК на размер тела рыб изучена изменчивость нуклеотидной последовательности первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COX1) у 12 видов рыб сем. Сурпинidae, для которых известны природные гибриды. COX1 – один из трех генов комплекса IV системы окислительного фосфорилирования, которая кодируется ядерными-N-mt и митохондриальными-mt генами, участвует в создании протонного градиента для синтеза АТФ и считается эффективным маркером видовой идентификации и определения границ видов. Данные по длине тела и продолжительности жизни исследуемых видов рыб взяты из работ (Решетников, 2003; Kotellat, Freyhof, 2007).¹

В рамках данной работы использовано 770 последовательностей COX1, взятых из базы данных NCBI² (табл. 2). В анализ брали сиквенсы ≤566 пн, не содержащие неопределенные нуклеотиды. Гаплотипическое (Hd) и нуклеотидное (π) разнообразие для каждого вида рассчитывали в программе DnaSP 5.10 (Librado, Rozas, 2009). Для оценки внутривидовой и межвидовой дифференциации число последовательностей внутри видов редуцировали до числа гаплотипов и формировали общий файл. Таким образом, в анализе использовано 97 гаплотипов карповых рыб: леща *Abramis brama* – номера последовательностей NCBI HM391989 и KR477143; уклеи *Alburnus alburnus* (L., 1758) – HM392004, HQ960435, HQ960491, KC500134, KC500152, KT989763, MW473152, MW473309, MW473323, MW473463, MW473465, MW473469; синца *Ballerus ballerus* (L., 1758) – KM286462; густеры *Blicca bjoerkna* (L., 1758) –

HM392045 и HQ961074; подуста *Chondrostoma cyri* (Kessler, 1877) – KU729242, MW564465; верховки *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) – HQ961053, HQ961056, KP794942, KP794946–KP794948, MW564322, ON097393; язя *Leuciscus idus* (L., 1758) – HQ960976, KM286735, KT989770, KT989771, KX224112, MN342624, MW472976; ельца *L. leuciscus* (L., 1758) – HQ961024, KM286740, KM286752, MF458578–MF458580, MW472996, MW473067, MW473082, MW473216, MW473232, MW473259, MW473295, MW473317, MW473336, MW473376, MW473416, MW473439, MW473452, MW473453; плотвы *Rutilus rutilus* – HM392099, HM392103, HQ600770–HQ600773, HQ600776, HQ960424, HQ960521, HQ960800, HQ960907, HQ960966, HQ961043, KM287058, KM287060, KM287067, KT989765, MW473258; голавля *Squalius cephalus* (L., 1758) – HM392132, KC355003, KM287141, KU302617, KU302618, MW472910, MW473239, MW473335; краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) – HQ600782, HQ600785, KC501299, KC501304–KC501306, KC501312, KR477118, KR477276; рыбка *Vimba vimba* (L., 1758) – HM392155, KC501872, KM287175, MW473444, MW564513, MW564437. Для сравнения взята последовательность окуня речного *Perca fluviatilis* (L., 1758, Actinopterygii: Percoidei) – MW564422. Оценку внутри- и межвидовой дифференциации с помощью *p*-дистанции, а также подбор модели нуклеотидных замен для расчета этого показателя – K2 + G (Kimura, 1980) проводили в программе MEGA7.0.26 (Kumar et al., 2016). Модель нуклеотидных замен для построения филогенетического древа определяли с помощью программы PartitionFinder 2.1.1 (Lanfear et al., 2012) на основании минимального значения байесова информационного критерия (BIC) (Posada, Buckley, 2004) с учетом кодирующих триплетов. Для первой позиции кодона определена модель SYM + G, для второй – F81+I, для третьей – GTR + G. Для филогенетической реконструкции использовали программу MrBayes v.3.2.5 (Ronquist et al., 2012), редактирование древа проводили в программе FigTree v. 1.4.2.³

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ размеров тела и диагностических признаков на стадиях сеголетков и половозрелых особей плотвы, леща, гибридов F1 и сеголетков бэкриссов Fb. С помощью видоспецифических маркеров ITS1 рДНК и cyt *b* мтДНК определен генотип производителей плотвы, леща, реципрокных гибридов, а также сеголетков гибридов F1 и Fb. Нарушения наследования маркеров не установлено. Однако в потомствах поглотительных скрещиваний выявлено отклонение от теоретического со-

¹ FishBase <https://www.fishbase.se>.

² <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>.

³ Rambaut A. 2008. FigTree v. 1.4: tree figure drawing tool [<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>].

Таблица 2. Параллельное изменение биологических характеристик и вариабельности последовательности COX1 у исследуемых видов карповых рыб

Вид	t_R , ГОДЫ/ L_R , см	L , см	t , лет	Показатели полиморфизма COX1						
				N	l , пн	S	H^1	H^2	H_d	π
Группа II										
<i>Abramis brama</i>	3–5/25	35–45	23	52	609	5	4	2	0.5106	0.00101
<i>Blicca bjoerkna</i> *	3–4/13	25–30	15	20	611	3	4	2	0.5526	0.00103
<i>Vimba vimba</i>	4–5/13	24–26	17	37	602	6	6	6	0.6291	0.00297
<i>Leuciscus idus</i>	3–5/25	30–50	20	13	606	7	8	7	0.8655	0.00301
Группа I										
<i>Leuciscus leuciscus</i>	2–3/12	20–25	10	118	624	32	28	20	0.8524	0.00670
<i>Rutilus rutilus</i> *	2–3/9	17–25	20	67	599	32	20	18	0.8851	0.00859
<i>Squalius cephalus</i> *	2–4/19	27–40	16	223	584	53	11	8	0.2177	0.00355
<i>Chondrostoma cyri</i>	3–4/15	21	15	2	652	3	2	2	1.0	0.00460
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> *	3–4/8	16–19	10	66	596	21	9	9	0.6294	0.00431
<i>Alburnus alburnus</i> *	2/9	10–15	6	145	634	14	15	12	0.6189	0.00130
<i>Leucaspius delineatus</i>	2/3(4)	6–8	3–4	23	636	40	8	8	0.8498	0.01783
<i>Ballerus ballerus</i>	3–4/18	20–25	17	4	652	0	1	1	0	0

Примечание. * Виды, с которыми известны гибриды леща; плотва скрещивается со всеми видами, с синцом – в контролируемых условиях. L_R – длина тела при наступлении зрелости; t_R – время наступления половой зрелости; L – длина тела; t – продолжительность жизни; N – число последовательностей, взятых из NCBI; l – длина последовательностей; S – число переменных сайтов; H^1 – число гаплотипов при расчете гаплотипического (H_d) и нуклеотидного (π) разнообразия; H^2 – число гаплотипов при анализе межвидовой дифференциации и реконструкции филогенетического древа.

отношения генотипических классов по ITS1 рДНК (гомозиготы/гетерозиготы, 50/50), которое в выборке RA × A было 33/67 ($p < 0.05$), а в – AR × R – 63/37 ($p = 0.10$). Между гомо- и гетерозиготами морфологических различий не установлено. Низкое число гомозигот RAA в потомстве RA × A и высокое число гомозигот ARR в потомстве AR × R указывает на различную жизнеспособность аллоплазматических бэкриссов, что подробно обсуждалось ранее (Столбунова, 2017).

Межвидовые различия *Rutilus rutilus* и *Abramis brama* по длине (L_s), высоте тела (H), общему числу позвонков ($Vert$), числу чешуй в боковой линии ($l.l.$) и числу лучей в анальном плавнике (Ab) были статистически значимы, и на стадии сеголетка, и между выборками производителей (Tukey HSD, $p < 0.05$) (табл. 1, рис. 1а). Половозрелые гибриды A × R ($\text{♀} > \text{♂}$) имели длину и высоту тела отцовского вида, т.е. плотвы. Согласно средним значениям и гибридном индексу, сходство с плотвой наблюдается и по другим диагностическим признакам, что может указывать на устойчивую траекторию развития гибридов. Промежуточное значение гибридного индекса по L_s на стадии сего-

летка ($HI = 51$) может быть связано с большей скоростью роста, наследуемой от леща.

Сеголетки и половозрелые гибриды R × A, полученные в скрещивании $\text{♀} < \text{♂}$, по размерам тела также были сходны с плотвой, которая для них – материнский вид (Tukey HSD, $p > 0.05$) (рис. 1а). По числу чешуй в боковой линии наблюдаются промежуточные значения HI, а в выборке производителей не подтверждается отцовский эффект по $Vert$, который показан у сеголетков (табл. 1). Соответственно, оба гибридных варианта A × R и R × A имеют большее сходство с меньшим по размеру тела видом из пары *Rutilus rutilus*, что указывает на нересипрочный характер проявления признаков. Длина тела большего вида из пары, *Abramis brama*, не наследуется в F1, что свидетельствует о нарушении отцовского эффекта у гибридов RA. Неустойчивая траектория их развития может быть связана с низкой совместимостью геномов, которая у бэкриссов RAA проявляется снижением жизнеспособности.

Нарушение наследования длины тела самца у гибридов RA ведет к диморфизму половых размеров в поглотительном скрещивании RA × A ($\text{♀} < \text{♂}$),

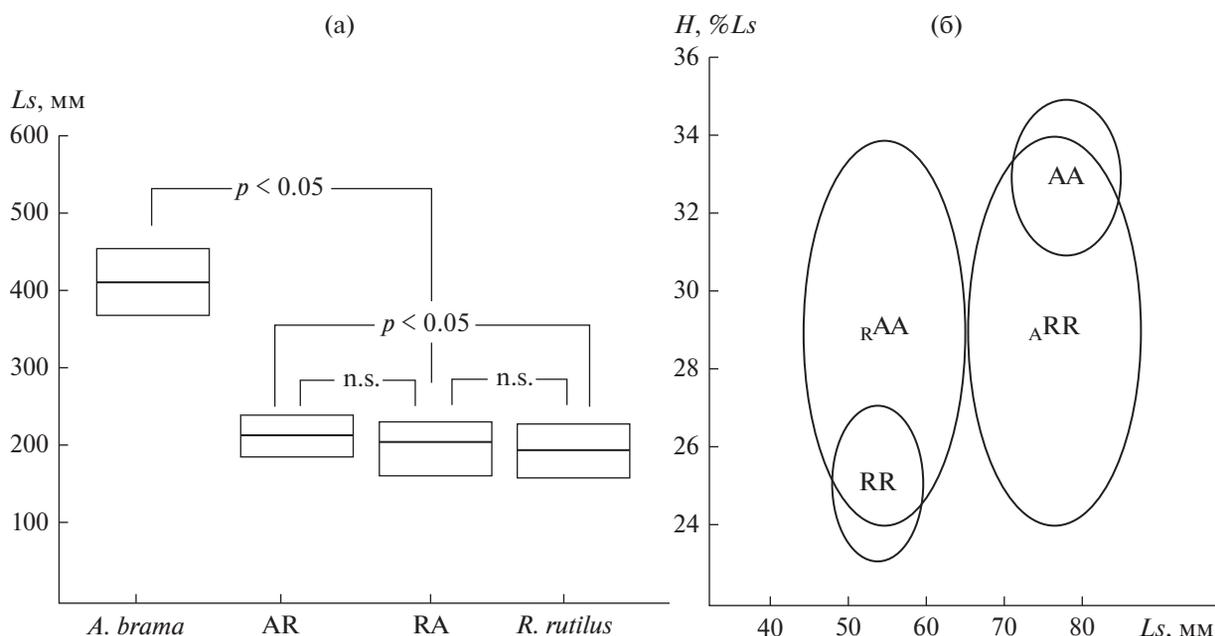


Рис. 1. Сравнение длины (L_s) и высоты тела (H) *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, гибридов AR, RA и аллоплазматических бэкроссов R_{AA} и A_{RR} : а – различия по длине тела половозрелых особей *A. brama*, *R. rutilus* и их реципрокных гибридов F1 (Tukey HSD, $p < 0.05$, n.s. – нет различий); б – сходство плотвы RR с бэкроссами R_{AA} и леща AA с бэкроссами A_{RR} .

тогда как в обратном направлении гибридизации AR \times R размеры родительских особей одинаковы ($\text{♀} = \text{♂}$). По средним значениям длины тела бэкроссы RA \times A и AR \times R были сходны с материнским видом (Tukey HSD, $p > 0.05$). В обеих выборках показано увеличение диапазона вариации высоты тела (24–34%), который включает все значения признака, характерные для родительских видов (рис. 1б). Однако по средним значениям высоты тела бэкроссы RA \times A и AR \times R были сходны между собой и близки к выборке *Rutilus rutilus*. Остальные диагностические признаки бэкроссы наследовали от самца (табл. 1). Соответственно, аллоплазматические бэкроссы A_{RR} (AR \times R) с восстановленным ядерным геномом плотвы и мтДНК леща наследуют большую длину тела леща (что нарушено в F1), а бэкроссы R_{AA} (RA \times A) с мтДНК плотвы и ядерным геномом леща имеют длину тела плотвы. Экспериментальные данные показывают, что включение чужеродной мтДНК влияет на длину тела.

Изменчивость первой субъединицы гена цитохром с-оксидазы (COX1). При сравнении последовательностей COX1 виды семейства карповых дифференцированы на две группы: виды с высоким уровнем варибельности последовательности и относительно мелким размером тела – *Leuciscus leuciscus*, *Rutilus rutilus*, *Squalius cephalus*, *Chondrostoma cyri*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Alburnus alburnus*, *Leucaspis delineatus* и виды с низкой скоростью накопления нуклеотидных замен и относительно большими размерами тела –

Abramis brama, *Leuciscus idus*, *Vimba vimba* и *Blicca bjoerkna* (рис. 2).

Обнаружено, что скорость накопления замен COX1 сильно различается между видами группы I с высокой варибельностью последовательности и видами группы II с низким уровнем разнообразия и отрицательно связана не только с размером тела, но и с продолжительностью жизни и периодом полового созревания (табл. 2). Выявлено параллельное изменение показателей нуклеотидного (π) и внутривидового (p -дистанция) разнообразия COX1. У видов группы I (табл. 2 и табл. 3), характеризующихся значительными различиями между собой по размерам тела и продолжительности жизни, наблюдается широкая вариация внутривидового (от 0.2 до 2.1%) и нуклеотидного (от 0.0013 до 0.01783) разнообразия последовательности COX1. У видов группы II с общей тенденцией к высокой продолжительности жизни эти показатели варьируют в узких пределах: от 0.2 до 0.4% и от 0.00101 до 0.00301 соответственно. Гибридизация происходит между видами внутри выделенных нами групп и между видами, принадлежащими к разным группам; плотва скрещивается со всеми видами, лещ – только с пятью (табл. 2). Полученные данные свидетельствуют, что уровень межвидовых различий не всегда служит показателем несовместимости геномов при однонаправленной гибридизации. Так, уровень различий *Rutilus rutilus* и *Abramis brama* составляет 9.9% (табл. 3), что не является критически высоким для объяснения нарушения совместимости гено-

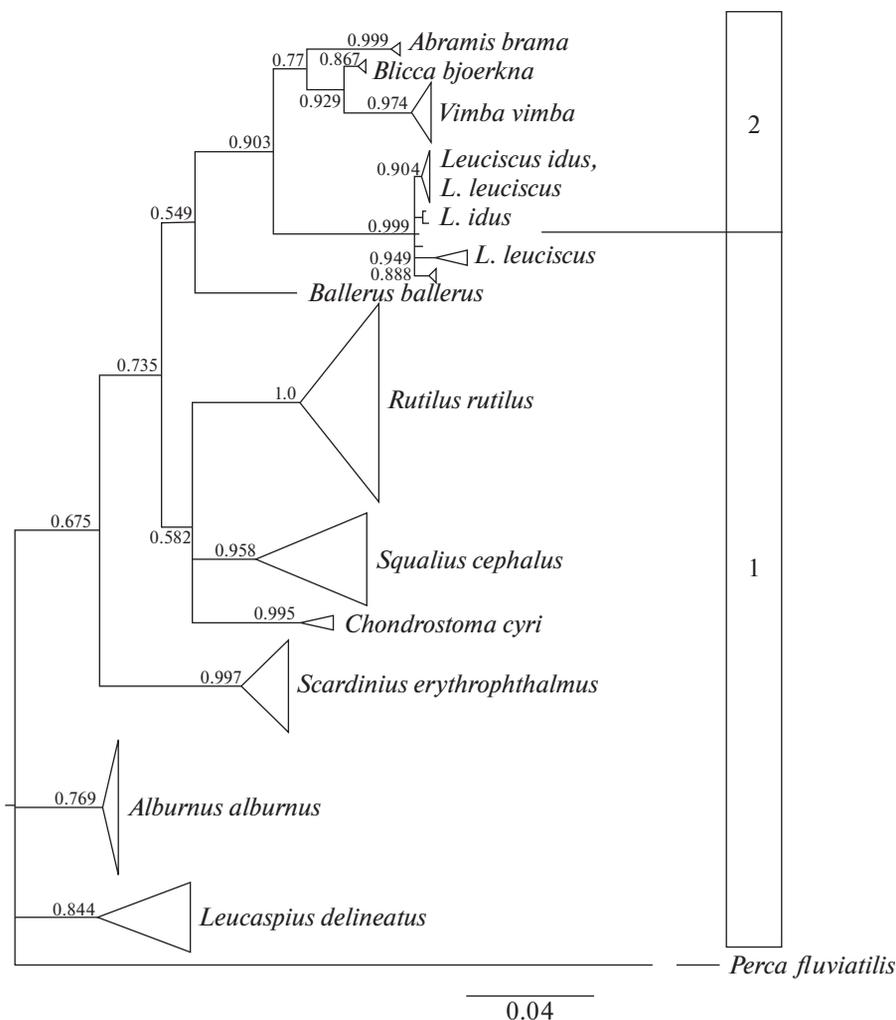


Рис. 2. Филогенетическое древо на основе митохондриальных последовательностей фрагмента гена COX1 у двенадцати видов рыб сем. Сургинidae, для которых известны природные гибриды. В качестве внешней группы взята последовательность окуня речного *Perca fluviatilis*. В узлах ветвления указана (bootstrap) поддержка ветвей. На масштабе дано значение нескорректированной *p*-дистанции. Цифрами 1 и 2 обозначены группы видов с высоким и низким уровнем варибельности COX1 соответственно.

мов у гибридов *Rutilus rutilus* × *Abramis brama*. В сопоставимой по размерам паре *Rutilus rutilus* × *Leuciscus idus* (при уровне различий 10.2%) нарушений в развитии гибридов не выявлено, гибриды RL наследуют большую длину тела язя (Корпеевская, 2003) в отличие от гибридов RA (рис. 1а). Гибриды плотвы и подуста также наследуют размер тела большего вида из пары (Vetesnık et al., 2009). При сравнении пар ♀ *Rutilus rutilus* × ♂ *Leuciscus idus* и ♀ *Rutilus rutilus* × ♂ *Abramis brama* отмечены высокий уровень варибельности COX1 самки плотвы по сравнению с самцами язя и леща в 3 и 8 раз соответственно и большее внешнее сходство плотвы и язя. Вероятно, ядерные гены язя в отличие от леща, менее чувствительны к накоплению замен в мтДНК плотвы, что обеспечивает лучшую совместимость геномов.

Кроме того, язь *Leuciscus idus* имеет высокое сходство последовательности с ельцом *L. leuciscus*, видом из группы I, о чем свидетельствует низкий уровень различий — 1.4% (табл. 3) и объединение гаплотипов ельца и язя на филогенетическом древе с высокой поддержкой кластеризации (0.904) (рис. 2). По сравнению с ельцом, у язя зафиксировано снижение разнообразия COX1 в 2 раза и параллельное увеличение в 2 раза размеров тела и продолжительности жизни. Снижение нуклеотидного разнообразия последовательности COX1 у язя и далее у *Blicca bjoerkna* и *Abramis brama* по сравнению с язем и рыбцом может быть следствием отбора на снижение скорости накопления замен у видов группы II, что, по-видимому, имеет разное значение для этих видов. Так, густера и рыбец с высокой продолжительностью жизни размножаются при меньших размерах тела

Таблица 3. Значения внутри- и межвидовой *p*-дистанции (%) для последовательностей COXI рыб сем. Сургиніidae

Вид	AB	VV	BBI	BBk	LI	LL	RR	SC	SE	AA	LD	ChC	PF
AB	0.2 ± 0.17	1.0	1.2	0.9	1.2	1.1	1.3	1.3	1.3	1.5	1.4	1.4	2.2
VV	6.2	0.4 ± 0.15	1.3	0.7	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.5	1.3	1.3	2.2
BBI	7.7	8.9	n/c	1.2	1.4	1.3	1.2	1.2	1.4	1.3	1.4	1.3	2.5
BBk	4.4	2.8	7.5	0.2 ± 0.16	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.5	1.3	1.3	2.2
LI	7.9	7.6	10.0	6.9	0.4 ± 0.16	0.4	1.3	1.3	1.3	1.5	1.5	1.4	2.3
LL	8.4	7.7	10.1	7.4	1.4	1.0 ± 0.21	1.3	1.3	1.3	1.5	1.4	1.4	2.3
RR	9.9	9.4	9.1	8.8	10.2	10.7	1.5 ± 0.28	1.1	1.3	1.5	1.4	1.1	2.3
SC	8.5	8.8	8.0	7.8	9.7	10.3	7.3	0.7 ± 0.32	1.3	1.3	1.3	1.1	2.3
SE	9.2	9.6	10.3	9.4	9.8	10.3	10.2	10.9	0.9 ± 0.23	1.4	1.3	1.3	2.3
AA	11.7	10.9	9.8	10.9	12.8	13.0	11.9	10.0	10.7	0.4 ± 0.12	1.0	1.3	2.2
LD	12.5	12.2	11.9	11.8	13.0	13.1	12.2	11.8	10.6	7.6	2.1 ± 0.4	1.4	2.1
ChC	10.9	10.3	8.5	9.5	11.4	11.3	7.6	7.4	11.1	10.0	11.5	0.0	2.1
PF	25.7	25.7	28.6	25.2	27.8	27.1	27.0	27.1	27.2	26.1	27.5	26.7	n/c

Примечание. AB – *Abramis brama*, VV – *Vimbavimba*, BBI – *Ballerus ballerus*, BBk – *Blicca bjoerkna*, LI – *Leuciscus idus*, LL – *Leuciscus leuciscus*, RR – *Rutilus rutilus*, SC – *Squalius cephalus*, SE – *Scardinius erythrophthalmus*, AA – *Alburnus alburnus*, LD – *Leucaspis delineatus*, ChC – *Chondrostoma cyri*, PF – *Percia fluviatilis*. Под диагональю указаны значения *p*-дистанции между видами; над диагональю – стандартная ошибка этого показателя (SE); по диагонали – *p*-дистанции между гаплотипами внутри видов ± SE; n/c – значение не рассчитано, поскольку в группе только одна последовательность.

(13 см) по сравнению с лещом и язем (25 см), что сближает их с видами группы I.

У видов группы I отбор направлен на накопление замен в COX1, однако наблюдаются отдельные случаи снижения уровня разнообразия, что показано у голавля *Squalius cephalus* и уклей *Alburnus alburnus*. Как увеличение, так и снижение скорости накопления замен в COX1 сопровождается увеличением размера тела и продолжительности жизни рыб группы I. В корне филогенетического древа у *A. alburnus* по сравнению с верховкой *Leucaspis delineatus* при снижении нуклеотидного/внутривидового разнообразия до уровня видов группы II, происходит увеличение размера тела и продолжительности жизни до шести лет, что для этих короткоцикловых рыб большой срок, поскольку верховка живет лишь три–четыре года (табл. 2, 3). Несмотря на снижение скорости замен, укляя имеет высокий уровень межвидовых различий с лещом (11.7%), самым крупным по размеру тела видом группы II. Как результат случайной гибридизации между данными видами описаны реципрокные гибриды *Alburnus alburnus* × *Abramis brama* (Blachuta, Witkowski, 1984). Параллельное увеличение нуклеотидного/внутривидового разнообразия и размеров тела/продолжительности жизни отмечается у красноперки по сравнению с уклей и у плотвы по сравнению с голавлем. Таким образом, дивергенция видов у карповых рыб по размеру тела может быть связана с неравной скоростью накопления замен в мтДНК.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Экспериментальные данные показывают, что в направлении скрещивания, когда самка плотвы меньше самца леща по размерам тела ($\text{♀R} < \text{♂A}$), наблюдаются признаки низкой совместимости чужеродных геномов, что свидетельствует о наличии репродуктивной изоляции. В частности, гибриды RA не наследуют длину тела самца леща, большего вида из пары (рис. 1а), что считается отклонением от нормальной траектории развития, и может влиять на их низкую встречаемость в природе (Hayden et al., 2011), а аллоплазматические бэккроссы R_{AA} имеют низкую жизнеспособность. В реципрокном направлении гибридизации $\text{♀A} > \text{♂R}$ гибриды наследуют длину тела самца плотвы, а аллоплазматические бэккроссы A_{RR} имеют высокую жизнеспособность, что свидетельствует о хорошей совместимости чужеродных геномов. Аналогичные результаты в первом поколении гибридов получены в семействе пресноводных рыб Centrarchidae, у живородящих рыб и у плотоядных мышей рода *Onychomys* (Bolnick et al., 2008; Schrader et al., 2013; Shipley et al., 2016). Со-

ответственно, половой размерный диморфизм родительских видов оказывает влияние на адаптацию гибридов (Runemark et al., 2018), а размер тела может указывать направление репродуктивной изоляции и полового отбора.

Согласно гипотезе (Hill, Johnson, 2013), половой отбор направлен на ядерно-цитоплазматическую совместимость генов окислительного фосфорилирования с потенциальным партнером, а репродуктивная изоляция — следствие нарушения функциональной совместимости продуктов этих генов из-за высокого уровня их дивергенции, что ведет к дыхательной недостаточности и потере жизнеспособности бэккроссов (Ellison, Burton, 2006). Необходимость коэволюции между ядерными N-mt и митохондриальными mt генами электрон-транспортной цепи (ЕТС) при разной скорости мутаций лежит в основе обоих процессов, что особенно ярко проявляется при изучении гибридов, содержащих яДНК и мтДНК разных видов. Например, у пресноводных рыб сем. Centrarchidae несовместимость геномов возникает, если вид с высокой скоростью замен в мтДНК — самка, в обратном направлении геномы совместимы (Bolnick et al., 2008). Ядерные субъединицы COX человека несовместимы с субъединицами мтДНК орангутана (*Pongo*), обезьянами Старого и Нового Света, но совместимы с обычным шимпанзе, бонобо и гориллой (Piegion et al., 2012).

При анализе последовательности COX1 у рыб сем. Surrinidae виды дифференцированы на две группы: I — с высокими значениями (π/p -дистанция) нуклеотидного/внутривидового разнообразия и более мелким размером тела и II — со сниженными значениями этих показателей у крупных по размерам тела видов (табл. 2, 3, рис. 2). Изменение скорости накопления замен в COX1 параллельно влияло не только на размер тела рыб, но и на продолжительность их жизни. Увеличение этих характеристик отмечено при снижении нуклеотидного разнообразия у *Leuciscus idus* по сравнению с *L. leuciscus* (в 2 раза) и у *Alburnus alburnus* по сравнению с *Leucaspis delineatus* (в 10 раз); что, вероятно, является следствием отбора на снижение количества мутаций в COX1 и характерно для всех видов группы II. У видов группы I отбор преимущественно направлен на накопление замен, что, по-видимому, стало возможным после резкого снижения уровня разнообразия у *Alburnus alburnus* до значений, характерных для видов группы II (0.00101–0.00301). Вследствие этого, у видов группы I наблюдается широкая вариация уровня нуклеотидного разнообразия (от 0.0013 до 0.01783), размеров тела и продолжительности жизни, у ви-

дов группы II эти показатели варьируют в узких пределах.

Согласно свободнорадикальной теории старения окислительный стресс – основная причина мутаций в мтДНК и различий между исследуемыми группами. Чем выше уровень метаболизма, тем быстрее поток электронов и кислорода, тем больше утечка разрушительных свободных радикалов, которые могут покидать дыхательные цепи и реагировать с кислородом, снижая продолжительность жизни (Harman, 1956). Поскольку энергетическая функция митохондрий обеспечивается скоординированными взаимодействиями с ядерными генами, любое несоответствие между ними из-за разных темпов и способов эволюции двух геномов проявляется изменением потока электронов, что нарушает сопряженность биологического окисления и окислительного фосфорилирования, влияя на выработку АТФ и утечку свободных радикалов. Такие факторы, как питательные вещества, гормоны, температура, физическая нагрузка, гипоксия также могут изменять поток электронов, что служит сигналом для запуска проактивного биогенеза митохондрий. Высокая скорость мутаций и утечка свободных радикалов ведут к быстрой потере ядерно-митохондриальной коадаптации, удаляя организмы с плохо подобранными геномами (Lane, 2011). Считается, что, несмотря на угрозу снижения эффективности дыхания, высокая скорость эволюции связана с адаптивностью быстрых митохондриальных мутаций (Wallace, 2007), обеспечивая репродуктивный успех в изменяющихся условиях окружающей среды. Устойчивые адаптации возникают в ответ на умеренный митохондриальный стресс при активации цитопротекторных механизмов в процессе закаливания митохондрий или митогормезиса. Животные с низкой аэробной потребностью и высокой скоростью замен в мтДНК могут переносить субоптимальное митохондриально-ядерное соответствие дыхательных комплексов и высокую утечку свободных радикалов. Устранение вреда от быстрого накопления в геноме тяжелых мутаций происходит за счет избирательного их удаления из женской зародышевой линии, тем самым сводя к минимуму их влияние на приспособленность популяции (Fan et al., 2008; De Paula et al., 2013).

Более точное соответствие митохондриально-ядерных дыхательных комплексов достигается в процессе отбора на низкую скорость накопления замен в мтДНК и утечку свободных радикалов, что наблюдается у рыб с крупным размером тела (Bolnick et al., 2008) и у птиц (Nabholz et al., 2009). Увеличение продолжительности жизни и размеров тела считается побочным эффектом отбора на

аэробную приспособленность (Lane, 2011). Поскольку отбор на снижение скорости замен и изменение аэробного метаболизма сопровождается увеличением размеров тела, продолжительности жизни и периода полового созревания (табл. 2), возникает предположение о связи между молекулярной и фенотипической эволюцией у пресноводных рыб. При этом гены цитохром-*c*-оксидазы, вероятно, являются общими мишенями адаптивной эволюции, поскольку занимают ключевое положение, контролирующее скорость в ЕТС (Villani, Attardi, 1997).

В целом, направленную параллельную изменчивость размера тела и продолжительности жизни у исследуемых родов рыб сем. Cyprinidae можно объяснить с позиции митохондриальной теории старения с некоторыми исключениями. Так, более высокая скорость метаболизма и накопления замен в мтДНК *Rutilus rutilus*, по сравнению с *Abramis brama*, не снижает продолжительность ее жизни, а снижение разнообразия последовательности COX1 у *Alburnus alburnus* до уровня видов группы II происходит даже при высокой скорости метаболизма, учитывая небольшой размер тела. Судя по филогенетическому дереву (рис. 2), три данных вида представляют собой узлы направленного процесса, состоящего из двух этапов, где стабильное состояние в корне (*A. alburnus*) и вершине (*Abramis brama*) древа проходит через пик изменчивости у *Rutilus rutilus*. По нашему мнению, неравная скорость накопления нуклеотидных замен на этих этапах, сопровождающаяся изменениями в скорости замен аминокислот в белках (Hofmann, 2017) и в уровнях экспрессии этих генов (Drummond et al., 2005), отражает две стратегии эволюции клеточного дыхания и выработки энергии. В кластере, образуемом *Leuciscus idus* и *L. leuciscus*, проходит граница между выделенными группами с разной скоростью аэробного метаболизма. Наличие близких последовательностей между данными видами, группирующихся с высокой поддержкой кластеризации (0.904), может свидетельствовать о постепенном переходе к более экономичному режиму клеточного дыхания, что, вероятно, характерно и для *Alburnus alburnus*. Плотва с высокой скоростью замен в мтДНК и лещ с самым низким уровнем разнообразия – примеры успешности обеих стратегий, учитывая высокую продолжительность их жизни. Очевидно, обе стратегии могут вести к увеличению эффективности процесса окислительного фосфорилирования, однако сбалансированность митохондриально-ядерных дыхательных комплексов достигается разными способами, что обусловлено мтДНК, ядерным генетическим фоном, взаимодействием ядерной и мтДНК (Rand et al., 2006)

на основе общности митохондриальных биоэнергетических механизмов, обеспечивающих связь генома с окружающей средой.

Вероятно, различия видов по скорости замен в структурных генах мтДНК и размерам тела связаны не только с адаптивностью быстрых мутаций (Wallace, 2007) и утечкой свободных радикалов, которая имеет скорее сигнальную функцию и направлена на оптимизацию выработки энергии, а также активацию защитных механизмов в условиях дыхательной недостаточности (Lane, 2011). Одной из причин может быть неравное количество и скорость эволюции некодирующей повторяющейся ДНК, которая проявляется двунаправленными изменениями размера генома — его увеличением или сжатием. Увеличение количества ДНК в ядре, в отличие от сжатия, лимитирует вариацию в белковых локусах и способствует разнообразию некодирующей ДНК (Pierce, Mitton, 1980). Так, при увеличении размера генома *Abramis brama* в 1.3 раза при сравнении с *Rutilus rutilus*, происходит увеличение числа копий и вариабельности ITS региона мультикопийной рибосомной ДНК (рДНК) на 12.6% и снижение скорости мутаций в COX1 на 11.4, COX2 на 6.2 и в COX3 на 24.9% (Столбунова, Кодухова, 2021). Согласно базе данных,⁴ *Alburnus alburnus* и *Abramis brama* имеют сходный размер генома, что возможно, повлияло на снижение разнообразия в COX1 (табл. 2).

Увеличение размера генома происходит за счет сегментарных или полногеномных дупликаций, что стало возможным у эукариот после включения митохондрий в аппарат клетки, которые стирают сильное давление отбора, направленное на удаление избыточной ДНК (и потенциальных белков) (Lane, Martin, 2010), тем самым обеспечивая возможность для регуляции изменчивости собственных митохондриальных генов. После дупликации для одной из копий гена давление отбора снижается, что увеличивает скорость расхождения между ними, а высокая скорость дивергенции может привести к специализации двух копий для двух или более различных функций. Присутствие трех изоформ ядерного COX у рыб и в линии приматов обусловлено различными событиями дупликации (Little et al., 2010).

Кроме увеличения размера ядер, клеток, клеточного цикла и размера тела, рост величины генома снижает скорость метаболизма (независимо от размера тела), что имеет адаптивное значение, поскольку позволяет животным занимать экологические ниши с более низкими энергетическими уровнями (Olmo, 2003; Wyngaard et al., 2005;

Vinogradov, Anatskaya, 2006). Помимо этого, наращивание избыточной ДНК обеспечивает дополнительную защиту кодирующих генов от химических мутагенов (Патрушев, Минкевич, 2007), что наравне с изменением аэробного дыхания может способствовать увеличению продолжительности жизни и размеров тела видов рыб группы II. По-видимому, это справедливо и для человека, поскольку, несмотря на сходство по мтДНК, удивительно большая часть дублированной ДНК у человека (32 МБ) не дублируется у шимпанзе *Pan troglodytes* (Richard et al., 2008).

Наращивание избыточной ДНК ведет к торможению времени развития и интенсивности процессов, что имеет прямое отношение к молекулярным часам. Повторы проявляют тенденцию подвергаться процессам быстрообратимых и наследственно-фиксируемых преобразований, что позволяет вернуться к исходному (прошлому) состоянию, изменить его или создать новое (по составу повторов и локализации) (Gibbons et al., 2014), а неравная скорость их эволюции может приводить к снижению приспособленности гибридов (Flavell, 1982). Повторяющиеся структуры, такие как мтДНК, рибосомная ДНК (рДНК) и теломеры на концах хромосом тесно взаимосвязаны друг с другом, размером генома и вариабельностью генов, а изменение соотношения в числе копий между повторами влияет на уровень экспрессии генов. Под влиянием оксидативного стресса рДНК и теломерные повторы подвержены рекомбинации, делециям и недорепликации, что вызывает нестабильность генома, потерю клеточной пролиферации, старение или апоптоз. Нарушение транскрипции рДНК и теломер активирует выработку p53, что снижает число митохондрий и продукцию энергии (Von Zglinicki et al., 2002; Величко и др., 2021), запуская самоусиливающиеся циклические повреждения ДНК. Данные показывают, что на продолжительность жизни, период полового созревания и размер тела может оказывать влияние не только скорость замен в мтДНК (табл. 2), которая линейно связана с числом митохондрий на клетку, но и расстояние от генов соматотропной оси до теломер (Romanov et al., 2019). Очевидно, скорость вариации структурных генов и повторяющейся ДНК скоординированы между собой с учетом специфических для каждого вида функциональных ограничений в процессе преобразования их геномов и, по-видимому, может меняться в связи с разными событиями дупликации. Поэтому для коадаптации митохондриально-ядерных дыхательных комплексов важна совместимость не только по генам энергетического обмена, но также по соотношению между кодирующей и некодирующей ДНК и по числу копий

⁴ <http://www.genomesize.com>

ГС – богатых tandemных повторов мтДНК, рДНК и теломер. Подтверждением этому могут служить экспериментальные данные с учетом, что число повторов рДНК у леща больше числа митохондрий на клетку, а у плотвы наоборот (Столбунова, Кодухова, 2023). Так, длина тела материнского вида у бэккроссов R_{AA} и A_{RR} связана не только с контролем генов мтДНК (рис. 16), но и с изменением числа и варибельности копий рДНК в донорном геноме к уровню материнского вида у гибридных самок RA и AR, которые участвуют в поглотительных скрещиваниях (Столбунова, Кодухова, 2021). Негативные эффекты наблюдаются у гибридов при сокращении рДНК, что может указывать на важную роль повторов в структуре генома и адаптивной эволюции. При этом у видов с большим размером генома возможность сброса или реорганизации избыточной ДНК увеличивает шансы на выживание в условиях экологического стресса (Бердников, 1991).

Соответственно, параллельная изменчивость в сторону увеличения размера тела в родах карповых рыб может отражать направленный процесс поиска и корректировки наиболее эффективного варианта аэробного клеточного дыхания и выработки энергии, что, в частности, может лежать в основе увеличения размеров тела у эволюционно более молодых видов согласно правилу Коупа (McLain, 1993). Данный процесс можно представить в виде логарифмической (растущей) спирали, в которой ее секции (виды) экспоненциально становятся больше, перемещаясь из центра.

Как показывают экспериментальные данные, изменение размера тела вида может произойти довольно быстро, стоит только поменять мтДНК (рис. 16). При этом выбор самки определяет последствия. Виды группы II – это доноры мтДНК и могут эффективно с сохранением видовых характеристик использовать только мтДНК видов своей группы, как показано в паре *Blicca bjoerkna* × *Abramis brama* (Ha Hayden et al., 2011). В паре леща с более мелкими видами группы I ♀ *Rutilus rutilus* × ♂ *Abramis brama* наблюдаются признаки размытия границ вида, гибриды RA не наследуют длину тела леща (рис. 1а), что может быть связано с недостаточным уровнем транскрипции рибосомных генов и низким соответствием дыхательных комплексов плотвы, блокирующим развитие большого размера тела по энергетическим причинам. Бэккроссы R_{AA} имеют низкую жизнеспособность и гибридный морфотип из-за неспособности ядерных генов леща находить быстрые компенсаторные замены для нивелирования отрицательного влияния мутаций высокополиморфной мтДНК плотвы (Stolbunova et al., 2020).

Виды рыб с меньшим количеством ДНК в ядре, как *R. rutilus*, имеют высокую скорость замен в структурных генах, что позволяет ядерным генам энергетического обмена находить компенсаторные комбинации для митохондриально-ядерных дыхательных комплексов и использовать мтДНК обеих групп. Этим обстоятельством объясняется половой отбор при однонаправленной гибридизации самца группы I ♂ *R. rutilus* с самкой группы II ♀ *Abramis brama*. Включение мтДНК леща выгодно для плотвы, поскольку она использует малоизмененную с момента дивергенции из-за низкой скорости мутаций предковую последовательность. Это останавливает рекомбинацию соответствующих ядерных генов и позволяет приобрести новую направленность коэволюции mt и N-mt генов энергетического обмена; соответственно, может увеличиться эффективность клеточного дыхания, о чем свидетельствует высокая жизнеспособность бэккроссов A_{RR} (Столбунова, 2017). Благодаря наращиванию повторов в донорном геноме у гибридов AR и точному соответствию митохондриально-ядерных дыхательных комплексов, бэккроссам A_{RR} с восстановленным геномом плотвы предоставляется энергия для приобретения большего размера тела леща (рис. 16). Возможно, именно гибридизация с менее полиморфными по мтДНК видами способствовала долголетию плотвы. Уклея, снизив скорость накопления замен (возможно, за счет увеличения размера генома) и перейдя на более экономичный режим клеточного дыхания, очевидно, стала более интересным партнером для скрещивания (Scribner et al., 2001). При этом из-за высокого уровня различий (табл. 3) признаки уклей не проявляются даже при гибридизации с видами своей группы, поскольку по морфологии гибрид *Leuciscus leuciscus* × *Alburnus alburnus* ближе к ельцу (Witkowski et al., 2015), а реципрокные гибриды *A. alburnus* × *Leuciscus cephalus* – к голавлю (Šorić, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменение варибельности фрагмента гена COX1 оказывает влияние на длину тела, продолжительность жизни и сроки полового созревания рыб семейства карповых, что подтверждается экспериментальными данными, поскольку включение чужеродной мтДНК влияет на длину тела и жизнеспособность бэккроссов R_{AA} и A_{RR} плотвы и леща. Согласно свободнорадикальной теории старения, увеличение размера тела и продолжительности жизни, которое показано у рыб группы II – *Abramis brama*, *Leuciscus idus*, *Vimba vimba* и *Blicca bjoerkna*, считается побочным эффектом отбора на аэробную приспособленность и низкую ско-

рость накопления замен в COX1, что снижает утечку свободных радикалов и ведет к точному соответствию митохондриально-ядерных дыхательных комплексов. Высокая скорость накопления нуклеотидных замен в COX1 у видов группы I с относительно небольшими размерами тела и низкой продолжительностью жизни *Leuciscus leuciscus*, *Rutilus rutilus*, *Squalius cephalus*, *Chondrostoma cyri*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Alburnus alburnus* и *Leucaspis delineatus* (рис. 2) указывает на субоптимальное соответствие митохондриально-ядерных дыхательных комплексов и высокую утечку свободных радикалов. Предположительно, неравная скорость накопления нуклеотидных замен COX1 у видов двух групп отражает две стратегии эволюции клеточного дыхания и может быть связана с изменением объема некодирующей ДНК, что оказывает влияние на вариацию в белковых локусах (Pierce, Mitton, 1980), размер тела и скорость метаболизма (Vinogradov, Anatskaia, 2006). Половой отбор при гибридизации карповых рыб, когда самка крупнее самца по размеру тела, может способствовать лучшей ядерно-цитоплазматической совместимости в гибридном геноме для функции окислительного фосфорилирования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность и признательность за руководство при изучении гибридов Ю.В. Слынько (Институт биологии внутренних вод РАН), за обучение и консультации С.К. Семеновой, Р.И. Луданному, Г.Н. Хрисанфовой (Институт биологии гена РАН), за сотрудничество Ю.В. Кодуховой и В.В. Павловой (Институт биологии внутренних вод РАН), Н.В. Овчинниковой, Е.Н. Пакуновой, Е.И. Лавровой за помощь в проведении работ на прудовом хозяйстве “Сунога” Института биологии внутренних вод РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”, в рамках Госзаданий № 121050500046-8 и 121051100104-6 “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бердников В.А. 1991. Эволюция и прогресс. Новосибирск: Наука.
- Величко А.К., Разин С.В., Кантидзе О.Л. 2021. Клеточный ответ на повреждения ДНК, возникающие в рибосомных генах // Мол. биол. Т. 55. № 2. С. 210. <https://doi.org/10.31857/S0026898421020142>

- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука.
- Замахеев Д.Ф. 1959. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Тр. Москов. ин-та рыб. промысла и хоз-ва. Вып. 10. С. 183.
- Комова Н.И. 2021. Относительная масса глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus*: связь с биологическими показателями рыб и наследуемыми признаками // Биол. внутр. вод. № 2. С. 124. <https://doi.org/10.31857/S032096522102008X>
- Лужин Б.П. 1977. Зародышевое развитие карпа // Рыбоводство и рыболовство. № 2. С. 11.
- Патрушев Л.И., Минкевич И.Г. 2007. Проблема размера генома эукариот // Успехи биол. химии. Т. 47. С. 293.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность.
- Решетников Ю.С. 2003. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука.
- Столбунова В.В. 2017. Межгеномный конфликт при отдаленной гибридизации плотвы (*Rutilus rutilus* L.) и леща (*Abramis brama* L.) // Успехи соврем. биол. Т. 137. № 4. С. 361. <https://doi.org/10.7868/S0042132417040044>
- Столбунова В.В., Кодухова Ю.В. 2021. Наследование ITS1 рДНК у реципрокных гибридов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.) в раннем онтогенезе // Успехи соврем. биол. Т. 141. № 1. С. 66. <https://doi.org/10.31857/S0042132421010233>
- Столбунова В.В., Кодухова Ю.В. 2023. Ядерно-цитоплазматический конфликт у гибридов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.) как следствие дивергенции видов по размерам тела и генома // Биология внутр. вод. № 1. С. 92. <https://doi.org/10.31857/S0320965223010187>
- Andersson M.B. Sexual Selection. Princeton University Press. 1994.
- Blachuta J., Witkowski A. 1984. Natural hybrids *Alburnus alburnus* (L.) × *Rutilus rutilus* (L.), *Alburnus alburnus* (L.) × *Blicca bjoerkna* (L.) and *Alburnus alburnus* (L.) × *Abramis brama* (L.) from the Oder River // Acta Hydrobiologica. V. 25–26(2). P. 189.
- Bolnick D.I., Turelli M., López-Fernández H. et al. 2008. Accelerated Mitochondrial Evolution and “Darwin’s Corollary”: Asymmetric Viability of Reciprocal F1 Hybrids in Centrarchid Fishes // Genetics. V. 178(2). P. 1037. <https://doi.org/10.1534>
- Cosmides L.M., Tooby J. Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict // J. Theor. Biol. 1981. V. 89(1). P. 83. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90181-8](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90181-8)
- Cowx I.G. 1983. The biology of bream, *Abramis brama* (L.), and its natural hybrid with roach, *Rutilus rutilus* (L.), in the river Exe // J. Fish Biol. V. 22. P. 631. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1983.tb04223.x>

- Drummond D.A., Bloom J.D., Adami C. et al. 2005. Why Highly Expressed Proteins Evolve Slowly // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 102. P. 14.338.
https://doi.org/10.1073/pnas.0504070102
- Ellison Ch.K., Burton R.S. 2006. Disruption of mitochondrial function in interpopulation hybrids of *Tigriopus californicus* // Evolution. V. 60(7). P. 1382.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01217.x
- Fairbairn D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 28. P. 659.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.659
- Fan W., Waymire K.G., Narula N. et al. 2008. A mouse model of mitochondrial disease reveals germline selection against severe mtDNA mutations. V. 319(5865). P. 958.
https://doi.org/10.1126/science.1147786
- Flavell R.B. 1982. Sequence amplification, deletion and rearrangement: major sources of variation during species divergence // Genome Evolution. London: Acad. Press. P. 301.
- Gammerding W.J., Conte M.A., Sandkam B.A. et al. 2018. Novel sex chromosomes in three cichlid fishes from Lake Tanganyika // J. Heredity. V. 109(5). P. 489.
https://doi.org/10.1093/jhered/esy00
- Gershoni M., Templeton A., Mishmar D. 2009. Mitochondrial bioenergetics as a major motive force of speciation // Bioessays. V. 31. P. 642.
https://doi.org/10.1002/bies.200800139
- Gibbons J.G., Branco A.T., Yu S., Lemos B. 2014. Ribosomal DNA copy number is coupled with gene expression variation and mitochondrial abundance in humans // Nat. Commun. V. 5. P. 4850.
https://doi.org/10.1038/ncomms5850
- Harman D. 1956. Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry // J. Gerontol. V. 11(3). P. 298.
https://doi.org/10.1093/geronj/11.3.298
- Hayden B., Coscia I., Mariani S. 2011. Low cytochrome b variation in bream *Abramis brama* // J. Fish Biol. V. 78. P. 1579.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02941.x
- Hill G.E., Johnson J.D. 2013. The mitonuclear compatibility hypothesis of sexual selection // Proc. Biol. Sci. V. 280. P. 20131314.
https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1314
- Hofmann J.R. 2017. Rate variation during molecular evolution: creationism and the cytochrome c molecular clock // Evo. Edu. Outreach. V. 10(1). P. 1.
https://doi.org/10.1186/s12052-017-0064-4
- Hubbs C.L., Kuronuma K. 1942. Hybridization in nature between two genera of flounders in Japan // Papers of Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. V. 27. P. 267.
- Kemper K.E., Visscher P.M., Goddard M.E. 2012. Genetic architecture of body size in mammals // Genome Biol. V. 13(4). P. 244.
https://doi.org/10.1186/gb4016
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. V. 16. P. 111.
https://doi.org/10.1007/BF01731581
- Kopiejewska W., Terlecki J., Chybowski L. 2003. Varied somatic growth and sex cell development in reciprocal hybrids of roach *Rutilus rutilus* (L.) and ide *Leuciscus idus* (L.) // Arch. Pol. Fish. V. 11(1). P. 33.
https://doi.org/10.3750/AIP2004.34.1.05
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publications Kottelat, Cornol and Freyhof.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for bigger datasets // Mol. Biol. Evol. V. 33(7). P. 1870.
- Kyritsi S., Kokkinakis A.K. 2020. Age, Growth, Reproduction and Fecundity of Roach *Rutilus rutilus* from Volvi Lake, Northern Greece // Turkish J. Fish Aquat. Sci. V. 20(10). P. 717.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v20_10_01
- Lane N. 2011. Mitonuclear match: optimizing fitness and fertility over generations drives ageing within generations // Bioessays. V. 33. P. 860.
https://doi.org/10.1002/bies.201100051
- Lane N., Martin W. 2010. The energetics of genome complexity // Nature. V. 467. P. 929.
- Lanfear R.B., Calcott S.Y.W.Ho., Guindon S. 2012. Partition Finder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses // Mol. Biol. Evol. V. 29. P. 1695.
https://doi.org/10.1093/molbev/mss020
- Librado P., Rozas J. 2009. DNASP v.5: A Software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. V. 25. P. 1451.
https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187
- Little A.G., Kocha K.M., Loughheed S.C., Moyes C.D. 2010. Evolution of the nuclear-encoded cytochrome oxidase subunits in vertebrates // Physiol. Genomics. V. 42. P. 7684.
https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.00015.2010
- López-Cortegano E., Carpena-Catoira C., Carvajal-Rodríguez A., Rolán-Alvarez E. 2020. Mate choice based on body size similarity in sexually dimorphic populations causes strong sexual selection // Anim. Behav. V. 160. P. 69.
https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.12.005
- McLain D.K. 1993. Cope's rules, sexual selection, and the loss of ecological plasticity // Oikos. V. 68. P. 490.
https://doi.org/10.2307/3544917
- Nabholz B., Glémin S., Galtier N. 2009. The erratic mitochondrial clock: variations of mutation rate, not population size, affect mtDNA diversity across birds and mammals // BMC Evol. Biol. V. 9(1). P. 54.
https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-54
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the world. N.Y.: John Wiley & Sons.

- Olmo E.* 2003. Reptiles: a group of transition in the evolution of genome size and of the nucleotypic effect // *Cytogenet. Genome Res.* V. 101. P. 166.
<https://doi.org/10.1159/000074174>
- De Paula W.B., Lucas C.H., Agip A.N. et al.* 2013. Energy, ageing, fidelity and sex: oocyte mitochondrial DNA as a protected genetic template // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 368. P. 20120263.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0263>
- Pierce B.A., Mitton J.B.* 1980. The relationship between genome size and genetic variation // *Am. Nat.* V. 116. P. 850.
- Pierron D., Wildman D.E., Hüttemann M. et al.* 2012. Cytochrome c oxidase: Evolution of control via nuclear subunit addition // *Biochim., Biophys. Acta.* V. 1817(4). P. 590.
<https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.07.007>
- Posada D., Buckley T.R.* 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests // *Syst. Biol.* V. 53(5). P. 793.
<https://doi.org/10.1080/10635150490522304>
- Purdom C.E.* 1979. Purdom C.E. 1979. Genetics of growth and reproduction in teleosts. Fish phenology: anabolic adaptiveness in teleosts. London: Acad. Press. P. 207.
- Rand D.M., Fry A.J., Sheldahl L.* 2006. Nuclear–Mitochondrial Epistasis and Drosophila Aging: Introgression of Drosophila simulans mtDNA Modifies Longevity in *D. melanogaster* Nuclear Backgrounds // *Genetics.* V. 72. P. 329.
<https://doi.org/10.1534/genetics.105.046698>
- Richard G.F., Kerrest A., Dujon B.* 2008. Comparative genomics and molecular dynamics of DNA repeats in eukaryotes // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* V. 72(4). P. 686.
<https://doi.org/10.1128/MMBR.00011-08>
- Romanov D.E., Butenko E.V., Shkurat T.P.* 2019. Genome distance between growth-regulating genes and telomeres is correlated with morpho-physiological traits in mammals // *Gene Reports.* V. 14. P. 124.
<https://doi.org/10.1016/j.genrep.2018.12.006>
- Ronquist F., Teslenko M., Paul van der Mark et al.* 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Syst. Biol.* V. 61. P. 539.
- Runemark A., Eroukhanoff F., Nava-Bolaños A. et al.* 2018. Hybridization, sex-specific genomic architecture and local adaptation // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 373(1757). P. 20170419.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0419>
- Schrader M., Fuller R.C., Travis J.* 2013. Differences in offspring size predict the direction of isolation asymmetry between populations of a placental fish // *Biol. Letters.* V. 9. № 55. P. 20130327.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0327>
- Scribner K.T., Page K.S., Bartron M.L.* 2001. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference // *Rev. Fish. Biol.* V. 10. P. 293.
<https://doi.org/10.1023/A:1016642723238>
- Shipley J.R., Campbell P., Searle J.B., Pasch B.* 2016. Asymmetric energetic costs in reciprocal-cross hybrids between carnivorous mice (*Onychomys*) // *J. Exp. Biol.* V. 219. P. 3803.
<https://doi.org/10.1242/jeb.148890>
- Šorić V.M.* 2004. A natural hybrid of *Leuciscus cephalus* and *Alburnus alburnus* (Pisces, Cyprinidae) from the Ibar River, Western Serbia // *Archives Biol. Sci.* V. 56(1–2). P. 23.
<https://doi.org/10.2298/ABS0402023S>
- Stolbunova V.V., Pavlova V.V., Kodukhova Y.V.* 2020. Asymmetric hybridization of roach *Rutilus rutilus* L. and common bream *Abramis brama* L. in controlled backcrosses: Genetic and morphological patterns // *Biosyst. Divers.* V. 28(4). P. 35.
<https://doi.org/10.15421/012048>
- Villani G., Attardi G.* 1997. *In vivo* control of respiration by cytochrome c oxidase in wild-type and mitochondrial DNA mutation-carrying human cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 94. P. 1166.
- Vetesník L., Halacka K., Papoušek I. et al.* 2009. The first record of a natural hybrid of the roach *Rutilus rutilus* and nase *Chondrostoma nasus* in the Danube River Basin, Czech Republic: morphological, karyological and molecular characteristics // *J. Fish Biol.* V. 74. P. 1669.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02220.x>
- Vinogradov A.E., Anatskaya O.V.* 2006. Genome size and metabolic intensity in tetrapods: a tale of two lines // *Proc. R. Soc. B.* V. 273. P. 27.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3266>
- Von Zglinicki T.* 2002. Oxidative stress shortens telomeres // *Trends Biochem. Sci.* V. 27(7). P. 339.
[https://doi.org/10.1016/s0968-0004\(02\)02110-2](https://doi.org/10.1016/s0968-0004(02)02110-2)
- Wallace D.C.* 2007. Why do we still have a maternally inherited mitochondrial DNA? Insights from evolutionary medicine // *Annu. Rev. Biochem.* V. 76. P. 781.
<https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.76.081205.150955>
- Werren J.H., Beukeboom L.W.* 1998. Sex determination, sex ratios, and genetic conflict // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 29. P. 233.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.233>
- Wirtz P.* 1999. Mother species–father species: unidirectional hybridization in animals with female choice // *Anim. Behav.* V. 58(1). P. 1.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1144>
- Witkowski A., Kotusz J., Wawer K. et al.* 2015. A Natural Hybrid of *Leuciscus leuciscus* (L.) and *Alburnus alburnus* (L.) (Osteichthyes: Cyprinidae) from the Bystrzyca River (Poland) // *Ann. Zool.* V. 65(2). P. 287.
<https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2015.65.2.010>
- Wyngaard G.A., Rasch E.M., Manning N.M. et al.* 2005. The relationship between genome size, development rate, and body size in copepods // *Hydrobiologia.* V. 532. P. 123.

Influence of the Rate of Changes in the COX1 Gene on Body Size and Sexual Selection in Carp Hybridization

V. V. Stolbunova¹, * and E. A. Borovikova¹

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

*e-mail: vvsto@mail.ru

The influence of mtDNA cytochrome *c*-oxidase I gene fragment variability on body length was studied in twelve species of cyprinids, which may have hybrids with *Rutilus rutilus* L. and *Abramis brama* L., and in reciprocal hybrids (RA, AR) and alloplasmatic backcrosses (_ARR, _RAA) of roach (R) and bream (A). It has been established that the rate of nucleotide substitutions in COX1 is negatively related not only to body size but also to fish life span, which differentiates them into two groups: group I – species with a high rate of COX1 changes and a relatively small body size and group II – species with low sequence variability and relatively large body size. The boundary for the distinguished groups runs between species the same genus *Leuciscus leuciscus* and *L. idus*: with a twofold decrease in the rate of substitutions in *ide*, a twofold increase in body size and lifespan occurs, which indicates a decrease in the rate of cellular respiration and free radical leak, and the exact mitonuclear match respiratory complexes. Presumably, the decrease in the rate of COX1 changes in species of group II and in bleak *Alburnus alburnus* is associated with an increase in the size of genome, which provides additional protection of genes from chemical mutagens and, regardless of body size, reduces the rate of aerobic metabolism. It has been experimentally shown that mtDNA affects body length. When bream mtDNA is included in the roach nuclear genome, _ARR backcrosses have the body length of a bream and high viability, while _RAA backcrosses with roach mtDNA and the bream nuclear genome inherit the roach body length and reduce viability. Species of group II are not able to effectively use the highly polymorphic mtDNA of species of group I, which is also manifested by a violation of the inheritance of a longer bream body length in RA hybrids and leads to reproductive isolation. Group I species, such as *Rutilus rutilus*, can include mtDNA of both groups in their genome, which underlies sexual selection in hybridization. Accordingly, sexual size dimorphism has a genetic origin, and body size for a potential partner can be a signal for determining the mitonuclear compatibility of genomes in respiratory complexes.

Keywords: Cyprinidae, *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, distant hybridization, body size, lifespan, rate of accumulation of mtDNA substitutions

УДК 597-113.4:556.114.5

ВЛИЯНИЕ ПОСТЕПЕННОГО ПОВЫШЕНИЯ СОЛЕННОСТИ НА КАЧЕСТВО ВОДЫ, ВЫЖИВАЕМОСТЬ И ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА ГИБРИДНОЙ КРАСНОЙ ТИЛАПИИ (*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*)¹

© 2023 г. Шабет Дис Шалабия^{a, b, *}, Дидани Амира^a, Ичир Рашида^a, Чайчи Виссам^c, Абиди Бушра^c, Ларби Бен Хура Бесма^c, Сеффах Амина^a

^aНациональный исследовательский центр по развитию рыболовства и аквакультуры, Бу Исмаил, Типаза, 42415 Алжир

^bНациональная Высшая школа морских наук и управления прибрежными районами, Дели Ибрагим Буа-де-Карс, Дели Ибрагим, 16320 Алжир

^cУниверситет Саада Далеба, Блида 1, Алжир

*e-mail: ch.d.chalabia@gmail.com

Поступила в редакцию 17.07.2022 г.

После доработки 20.05.2023 г.

Принята к публикации 01.06.2023 г.

Исследовались показатели роста и выживаемости гибридной красной тилапии (*Oreochromis mossambicus* × *Oreochromis niloticus*) (1.29 ± 0.48 г и 4.05 ± 0.48 см) при повышении солености воды в течение 77 сут и проведено сравнение полученных данных с таковыми по выращиванию рыбы в пресной воде. Результаты указывают на отсутствие существенной разницы по всем физико-химическим параметрам между обоими вариантами, которые находятся в пределах допустимых значений для роста рыбы. Лучшие показатели роста по массе тела наблюдали при выращивании в пресной воде, однако по длине – при повышенной солености. Выживаемость снижалась с увеличением солености, в отличие от выращивания в пресной воде (100%-ная выживаемость). Гибридная красная тилапия, выращенная в пресной воде, показала изометрический рост, выращенная в условиях повышенной солености – отрицательный аллометрический рост. Зарегистрирована сильная положительная корреляция между соленостью и общей длиной и массой тела, а также между общей длиной и общей массой, в то время как выживаемость сильно отрицательно коррелировала с соленостью и общей массой. Наблюдались положительные значения солености, NH_4^+ , общей длины и общей массы относительно фактора 1, тогда как NO_2^- и выживаемость демонстрируют отрицательные значения.

Для фактора 2 важными переменными были химические показатели (NO_2^- , PO_4^{3-} and NH_4^+). Проведенный эксперимент предполагает, что гибридную красную тилапию можно выращивать в биотопах, подверженных изменению климата, или в условиях жаркого и сухого климата.

Ключевые слова: аллометрия, рыба, физико-химические параметры, длина, масса тела

DOI: 10.31857/S0320965223060086, EDN: KEVUJK

Effect of a Gradual Salinity Increase on Water Quality, Survival and Growth Performance of Hybrid Red Tilapia (*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*)¹

C. Chabet dis^{a, b, *}, Didani Amira^a, Itchir Rachida¹, Chaichi Wissam^c, Abidi Bouchra^c, Larbi Ben Houra Besma^c, and Seffah Amina^a

^aCentre National de Recherche et de Développement de la Pêche et de l'Aquaculture (CNRDPA), Bou Ismaïl, Tipaza, 42415 Algeria

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

^b*École Nationale Supérieure des Sciences de la Mer et de l'Aménagement du Littoral (ENSSMAL),
Campus Universitaire de Dely Ibrahim Bois des Cars, Dely Ibrahim, Algiers, 16320 Algeria*

^c*Université Saad Dahleb, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Département de Biologie
et Physiologie Cellulaire, Algeria*

**e-mail: ch.d.chalabia@gmail.com*

We studied the effect of increasing salinity with respect to growth performance and water quality of Hybrid Red Tilapia (*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*) (1.29 ± 0.48 g and 4.05 ± 0.48 cm) for 77 days, and we compared the obtained results to freshwater rearing. The results indicate no significant difference in all physico-chemical parameters between both variants, which are within the accepted range for fish growth. Better growth performance regarding weight was observed in freshwater rearing. However, in terms of length, the increasing salinity rearing showed the best growth performance. The survival rate decreased with a salinity increase, unlike freshwater rearing which showed 100%. Hybrid Red Tilapia raised in freshwater revealed isometric growth. However, Hybrid Red Tilapia reared in increasing salinity reported negative allometric growth. A strong positive correlation was observed between salinity and total length and weight, and between total length and total weight, while survival was strongly negatively correlated with salinity and total weight. Positive loadings of salinity, NH_4^+ , total length, and total weight were observed relatively to the factor 1, whereas NO_2^- and survival show negative loadings. For the factor 2, the chemical variables (NO_2^- , PO_4^{3-} and NH_4^+) were the important variables. Our experiment suggests that Hybrid Red Tilapia can be reared in biotopes that are subject to climate change or that experience a hot and dry climate.

Keywords: allometric, fish, length, physico-chemical parameters, weight

УДК 597-115:575

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СРЕДИ ТРЕХ ВИДОВ РОДА *Erythroculter*¹

© 2023 г. Дэлян Цяо^{a, b, *}, Юньбо Чэнь^{a, b}, Хуэй Дэн^{a, b}, Сяомэ Хе^{a, b}, Люньбинь Хэ^{a, b}

^aКолледж биологической и фармацевтической инженерии, Западно-Аньхойский университет, Луань, Китай

^bАньхойская инженерная лаборатория по сохранению и устойчивому использованию ресурсов традиционной китайской медицины, Луань, Китай

*e-mail: qiaodl@wxc.edu.cn

Поступила в редакцию 14.06.2022 г.

После доработки 14.10.2022 г.

Принята к публикации 14.10.2022 г.

Род *Erythroculter* (Cypriniformes, Cyprinidae, Abramidinae) считается одним из наиболее значимых родов промысловых видов пресноводных рыб, обитающих в Китае. Однако имеется очень мало информации о генетических вариациях среди видов *Erythroculter*, что затрудняет эффективное управление ими. В связи с этим, проанализированы микросателлитные маркеры и последовательности митохондриального COII и D-петли для изучения генетической изменчивости среди трех видов рода *Erythroculter*. Результаты показали, что 11 микросателлитных локусов были эффективно амплифицированы, а размер аллелей составлял 110–350, 94–338 и 86–384 пн у *E. ilishaeformis*, *E. dabryi* и *E. mongolicus* соответственно. Среднее число аллелей достигало 5.82, 5.73 и 6.45 на локус для *E. ilishaeformis*, *E. dabryi* и *E. mongolicus* соответственно. Фрагменты COI и D-петли были 675 и 929 пн соответственно. На основе информационного индекса Шеннона, гетерозиготности, содержания полиморфной информации и индекса нуклеотидного разнообразия показано, что микросателлитное и нуклеотидное разнообразие *E. ilishaeformis* наиболее многочисленным, разнообразие *E. mongolicus* — наименее многочисленным. Распределение гаплотипов D-петли или размер аллеля в микросателлитных локусах E119 или HWB05 дает возможность легко различить *E. ilishaeformis*, *E. dabryi* и *E. mongolicus*. Некоторые исторические и экологические факторы могут привести к высокой генетической дивергенции и способствовать видообразованию *E. ilishaeformis*, *E. dabryi* и *E. mongolicus*. Полученные результаты будут полезны для сохранения и устойчивого использования этих трех видов.

Ключевые слова: генетическая изменчивость, *Erythroculter*, микросателлит, COII, D-петля

DOI: 10.31857/S032096522306027X, EDN: LURQPN

Genetic Variation among Three Species of Genus *Erythroculter*

Deliang Qiao^{a, b, *}, Yunbo Chen^{a, b}, Hui Deng^{a, b}, Xiaomei He^{a, b}, and Lunbin Xia^{a, b}

^aCollege of Biological and Pharmaceutical Engineering, West Anhui University, Lu'an, PR China

^bAnhui Engineering Laboratory for Conservation and Sustainable Utilization of Traditional Chinese Medicine Resources, Lu'an, PR China

*e-mail: qiaodl@wxc.edu.cn

The genus *Erythroculter* (Cypriniformes, Cyprinidae, Abramidinae) is one of the most commercially important freshwater fish species inhabiting China. However, very limited information is available regarding genetic variation among *Erythroculter* species, therefore hindering their effective management. In this regard, microsatellite markers and sequences of mitochondrial COII and D-loop were analyzed to investigate the genetic variation among three species of genus *Erythroculter*. Results demonstrated that 11 microsatellite loci were

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

amplified effectually, and the size of allele was 110–350, 94–338 and 86–384 bps in *E. ilishaeformis*, *E. dabryi* and *E. mongolicus* respectively. Average number of allele was 5.82, 5.73 and 6.45 per locus for *E. ilishaeformis*, *E. dabryi* and *E. mongolicus* respectively. Fragments of COII and D-loop was 675 and 929 bps respectively. On the basis of Shannon's information index, heterozygosity, polymorphic information content and nucleotide diversity index (P), the microsatellite and nucleotide diversity of *E. ilishaeformis* was most abundant, and that of *E. mongolicus* was least abundant. Based on the haplotype distribution of D-loop or the allele size in microsatellite loci of E119 or HWB05, it could be distinguished perfectly among *E. ilishaeformis*, *E. dabryi* and *E. mongolicus*. Some historical and environmental elements might result in the high genetic divergence and promote the speciation of *E. ilishaeformis*, *E. dabryi* and *E. mongolicus*. These results would be of avail in the conservation and sustainable utilization of these three species.

Keywords: genetic variation, *Erythroculter*, microsatellite, COII, D-loop

УДК 597.087.1(-87)

СВЯЗЬ ДЛИНЫ И МАССЫ ТЕЛА С РАЗМЕРАМИ ОТОЛИТА *Tenualosa ilisha* ИЗ РЕКИ ХУГЛИ (ИНДИЯ)¹

© 2023 г. Бхубан Мохан Маджхи^{a, *}, Лиантумлуайя^b, Уттам Кумар Саркар^b, Ашим Кумар Натх^a

^aУниверситет Сидху-Канхо-Бирша, Пурулия, Западная Бенгалия, Индия

^bICAR-Центральный научно-исследовательский институт рыболовства во внутренних водоемах (CIFRI), Барракупур, Калькутта, Индия

*e-mail: bhubanmohanmajhi@gmail.com

Поступила в редакцию 10.11.2022 г.

После доработки 21.04.2023 г.

Принята к публикации 25.05.2023 г.

Индийская хильса *Tenualosa ilisha* (Hamilton, 1822) считается особо ценной рыбой в Индо-Тихоокеанском регионе. В работе представлены соотношения длины и массы тела (LWR), коэффициент упитанности (K), относительный коэффициент упитанности (K_n) с размерами отолида хильсы на всем протяжении р. Хугли (Западная Бенгалия) с января по декабрь 2020 г. Значение показателя b в уравнении $W = cL^b$ было 2.6 для данного вида. Это говорит о том, что скорость роста почти соответствует закону куба. Большая часть исследуемой популяции соответствовала идеальному значению b . Регрессионный анализ выявил высокую положительную корреляцию между длиной и массой тела у данного вида ($R^2 = 0.76$). Относительный коэффициент упитанности показал, что общее состояние рыб в реке хорошее. Исследованы взаимосвязи между массой рыбы и биометрическими параметрами отолида как длина длинного отростка ($L.A$), длина короткого отростка ($S.A$), $L.A/S.A$ и диаметра (D). Линейные регрессии показали связь между массой рыбы и биометрическими показателями отолида. Регрессионный анализ выявил тесную положительную связь между массой тела и длиной отолида ($R^2 = 0.848$), диаметром отолида ($R^2 = 0.803$) и $S.A$ отолида ($R^2 = 0.678$), но не обнаружено связи между $L.A/S.A$ отолида и массой рыбы. Полученная прочная связь между массой рыбы и длиной и шириной отолида *T. ilisha* показывает, что длина и ширина отолида могут стать лучшими показателями массы рыбы.

Ключевые слова: биометрия рыб, размер отолида, коэффициент регрессии, Хугли

DOI: 10.31857/S0320965223060220, EDN: MANTKM

Understanding Relationship between Length and Weight with Otolith Dimension of *Tenualosa ilisha* from Hooghly River (India)¹

Bhuban Mohan Majhi^{a, *}, Lianthumluaia^b, Uttam Kumar Sarkar^b, and Ashim Kumar Nath^a

^aSidho-Kanho-Birsha University, Purulia, West Bengal, India

^bICAR-CIFRI, Barrackpore, Kolkata, India

*e-mail: bhubanmohanmajhi@gmail.com

The Indian hilsa shad, *Tenualosa ilisha* (Hamilton, 1822), is a highly valued fish of the Indo Pacific region. This paper represents the length-weight relationships (LWR), condition factor (K), relative condition factor (K_n), and otolith dimension of hilsa, throughout the Hooghly River (West Bengal) from January to December 2020. The value of exponent “ b ” in the equation $W = cL^b$ was 2.6 for the species. It suggests the growth rate

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

almost follows the cube law. Most of the population under study complied with the ideal b -value. Regression analysis indicated a high positive correlation between length and weight in the species ($R^2 = 0.76$). The K_n shows their general well-being to be good in the river. The relationships between total fish weight and otolith biometry parameters such as long arm ($L.A$) length, short arm ($S.A$) length, $L.A/S.A$, and diameter (D) were examined. Linear regressions have represented fish weight-otolith biometry relationships. Regression analysis indicated a strong positive relationship between body weight and otolith length ($R^2 = 0.848$), otolith diameter ($R^2 = 0.803$), and short arm length of otolith ($R^2 = 0.678$), but no relationship was found between $L.A/S.A$ of otolith and fish weight. This strong relationship between fish weight and otolith length and diameter of *T. ilisha*, reflects that otolith length and diameter could become the best predictor of fish weight.

Keywords: fish biometrics, otolith dimension, regression coefficient, Hooghly River

СОСТАВ ПАЗАРИТОВ РЫБ СЕМЕЙСТВА *Syngnathidae* В ЧЕРНОМ И АЗОВСКОМ МОРЯХ¹

© 2023 г. Т. А. Полякова^а, Ю. М. Корнийчук^а, *, Н. В. Пронкина^а

^аИнститут биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

*e-mail: miju2811@mail.ru

Поступила в редакцию 22.10.2022 г.

После доработки 22.11.2022 г.

Принята к публикации 01.12.2022 г.

Впервые обобщены данные о разнообразии паразитов рыб сем. *Syngnathidae*, обитающих в Черном и Азовском морях, реках, впадающих в эти моря, и их устьях, накопленные в более чем 30 статьях и монографиях за почти столетний период исследований. К настоящему времени у обитающих в этих морях 8 видов рыб данного семейства (*Syngnathus abaster* Risso, 1827, *S. acus* L., 1758, *S. schmidtii* Popov, 1927, *S. tenuirostis* Rathke, 1837, *S. typhle* L., 1758, *S. variegatus* Pallas, 1814, *Nerophis ophidion* (L., 1758), *Hippocampus hippocampus* (L., 1758)) выявлен высокий уровень богатства паразитических организмов: 64 вида из 45 родов, 35 семейств, 14 классов и 10 отделов. У рыб сем. *Syngnathidae* отмечены представители Kinetoplastida, Sporozoa, Microsporidia, Мухозоа, Ciliophora, Platyhelminthes (Monogenea, Trematoda, Cestoda), Nematoda, Acanthocephala, Annelida и паразитических Arthropoda; Platyhelminthes и Ciliophora (19 и 18 видов соответственно) лидировали по числу видов, класс Trematoda оказался самым богатым видами (15) среди плоских червей. Составлены списки распределения хозяев по паразитам и паразитов – по хозяевам. Наибольшее количество видов паразитов известно у трех рыб-хозяев: фауна паразитов *Syngnathus abaster* включает 54 вида из 10 отделов (84% общей фауны паразитов рыб этого семейства в регионе), *S. typhle* – 27 видов паразитов, относящихся к 6 отделам (38%), относительно бедная фауна паразитов зарегистрирована у *Hippocampus guttulatus* – 14 видов из 6 отделов (22%).

Ключевые слова: списки хозяин–паразит и паразит–хозяин, *Syngnathidae*, Черное море, Азовское море, река, устье

DOI: 10.31857/S0320965223060256, EDN: LUROWF

Checklist of *Syngnathidae* Parasites in the Black Sea and the Sea of Azov

T. A. Polyakova¹, Yu. M. Kornychuk¹, *, and N. V. Pronkina¹

¹Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

*e-mail: miju2811@mail.ru

For the first time data on parasite diversity of *Syngnathidae* fishes inhabiting the Black and the Sea of Azov, the rivers flowing into these seas and their estuaries accumulated in more than 30 articles and books during almost one century of investigations were summarized. A high level of parasitic organisms' richness is registered to date: 64 species from 45 genera, 35 families, 14 classes, 10 phyla have been recorded here from 8 species of *Syngnathidae* fish hosts: *Syngnathus abaster* Risso, 1827, *S. acus* L., 1758, *S. schmidtii* Popov, 1927, *S. tenuirostis* Rathke, 1837, *S. typhle* L., 1758, *S. variegatus* Pallas, 1814, *Nerophis ophidion* (L., 1758), *Hippocampus hippocampus* (L., 1758). Host-parasite and parasite-host lists are provided, the results for Kinetoplastida, Sporozoa, Microsporidia, Мухозоа, Ciliophora, Platyhelminthes (Monogenea, Trematoda, Cestoda), Nematoda, Acanthocephala, Annelida, and parasitic Arthropoda are presented. Platyhelminthes and Ciliophora (19 and 18 species, respectively) turned out to be the most species-rich taxa of *Syngnathidae* parasites, while Trematoda was the richest (15 species) class among flatworms. The largest number of parasite species is known from three fish hosts: *S. abaster* parasite fauna comprises 54 species of 10 phyla (84% of total parasite fauna of this fish family in the region), *S. typhle* – 27 parasite species belonging to 6 phyla (38%) and relatively pure parasites fauna in *H. guttulatus*, 14 species of 6 phyla (22%).

Keywords: host–parasite and parasite–host lists, *Syngnathidae*, Black Sea, Sea of Azov, river, estuarine

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

РЕАКЦИИ МОЛЛЮСКОВ *Unio pictorum* НА ПРИСУТСТВИЕ
ЦИАНОБАКТЕРИЙ *Microcystis aeruginosa*

© 2023 г. А. Н. Шаров^{a, b, c, *}, Т. Б. Зайцева^c, Н. Г. Медведева^c

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

^bAquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

^cСанкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: sharov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 02.12.2022 г.

После доработки 15.07.2023 г.

Принята к публикации 18.07.2023 г.

Изучены эффекты воздействия цианобактерий на моллюсков *Unio pictorum* (L., 1758) в условиях эксперимента при совместном их культивировании с токсичным и нетоксичным штаммами цианобактерий *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing в разных концентрациях. Показано, что цианобактерии негативно влияют на двустворчатых моллюсков: зарегистрирована 40%-ная гибель моллюсков при изначально высокой $((5.4-5.6) \pm 0.1 \times 10^6$ кл./л) концентрации клеток и ухудшение их адаптивной способности (увеличение времени восстановления частоты сердечных сокращений после стресс-воздействия) при $(0.6 \pm 0.1) \times 10^6$ кл./л. Разница в смертности моллюсков, инкубированных с токсичными и нетоксичными цианобактериями, отсутствовала. Выявлено снижение концентрации хлорофилла *a* и содержания микроцистина LR в воде в присутствии двустворчатых моллюсков. После прохождения *M. aeruginosa* через пищеварительную систему двустворчатых моллюсков статистически значимое увеличение численности цианобактерий в воде не отмечено.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, *Unio pictorum*, сердечный ритм, функциональная нагрузка, цианобактерии, цветение воды, хлорофилл *a*, микроцистин LR

DOI: 10.31857/S0320965223060293, **EDN:** LUSMHG

ВВЕДЕНИЕ

Цианобактерий обычно рассматривают как нежелательный компонент водных экосистем из-за возможного токсического действия выделяемых ими вторичных метаболитов на жизнедеятельность других организмов (Sutradhar, 2022). Вместе с тем, цианобактерии спользуются в пищу беспозвоночными, в том числе и моллюсками (Sitnikova et al., 2012; Mohamed et al., 2018; Березина и др., 2021). Существует предположение о стимулирующем влиянии водных животных-фильтраторов на колонии и клетки цианобактерии *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) (Колмаков, Гладышев, 2003). К таким животным относятся широко распространенные массовые виды зоопланктона, двустворчатых моллюсков и планктоноядных рыб (Колмаков, 2014).

Высокое обилие планктонных ветвистоусых (*Daphnia longispina* O.F. Müller, 1785) и копепод

(*Eudiaptomus*) способствовало повышению концентрации микроцистинов в воде, в том числе микроцистина LR (MC-LR) до 536 нг/л (Kurbatova et al., 2022). Потребляя фитопланктон, ракообразные могут регенерировать значительное количество фосфора в толщу воды путем экскреции (Berezina et al., 2017) и тем самым стимулировать рост водорослей и цианобактерий.

Цианобактерии рода *Microcystis* широко распространены в пресных водах всех континентов. При анализе данных, характеризующих массовое развитие цианобактерий в водоемах >200 стран мира, выявлено, что в 108 из них происходило “цветение”, вызываемое *Microcystis*, в 79 случаях выявлено наличие микроцистинов (Zurawell et al., 2005). Глобальная экспансия токсигенных цианобактерий представляет серьезную угрозу для окружающей среды (Paerl, 2017). Микроцистины относятся к гепатотоксинам, растворимы в воде и легко проникают через липидные мембраны живых организмов. Они широко распространены в поверхностных водах водоемов по всему миру и наиболее хорошо изучены (Sutradhar, 2022). Этой

Сокращения: ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография, Хл – хлорофилл, ЧСС – частота сердечных сокращений.

группе токсинов посвящено 50% всех публикаций, связанных с исследованием цианотоксинов, еще 25% посвящено сакситоксинам и 25% – всем остальным цианотоксинам (Merel et al., 2013). В настоящее время известно >200 структурных вариантов микроцистинов, обладающих различной токсичностью. Наиболее токсичным вариантом считается микроцистин LR. Согласно рекомендациям ВОЗ,¹ его концентрация в питьевой воде не должна превышать 1 мкг/л.

Двустворчатые моллюски ведут малоподвижный образ жизни и, будучи активными фильтраторами, выполняют важную роль в самоочищении и поддержании качества поверхностных вод (Остроумов, 2008). Представители сем. Unionidae питаются детритом, взвешенным в придонной воде, и мелкими планктонными организмами. Перловица обыкновенная *Unio pictorum* (L., 1758) широко распространена в Палеарктике (Klishko et al., 2017), и ее часто используют в экспериментальных исследованиях.

Характеристики кардиоактивности моллюсков применяют в качестве биомаркеров их физиологического состояния, реагирующего на изменения различных факторов, таких как температура, соленость, трофический фактор и загрязнение (Холодкевич и др., 2019; Depledge et al., 1995; Burnett et al., 2013; Bakhmet, 2017; Xing et al., 2019). ЧСС отражает интенсивность физиологических процессов. Для выявления возможных изменений в организме, вызванных действием неблагоприятных факторов, животных подвергают функциональным нагрузкам в виде кратковременных тест-воздействий, не приводящих к патологическим нарушениям, например изменение солености воды, температуры, осушение и др. (Холодкевич и др., 2021).

Цель работы – выявить возможные взаимодействия между моллюсками *U. pictorum* и токсичными и нетоксичными штаммами цианобактерий *Microcystis aeruginosa*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Моллюски *Unio pictorum* (50 экз.) были отловлены в условно чистом районе Рыбинского водохранилища (около пос. Борок, 58°03'45" с.ш., 38°14'23" в.д.) и акклимированы к лабораторным условиям в течение недели. В работе использовали десять 20-литровых аквариумов с постоянной аэрацией, содержащих по 10 л отстоянной профильтрованной водопроводной воды. В каждый аквариум помещали по 5 экз. моллюсков пример-

но одинакового размера (65.2 ± 1.1 мм). Предварительно к каждому моллюску прикрепляли миниатюрный оптоволоконный датчик для мониторинга их сердцебиения (Холодкевич и др., 2019).

В работе использовали два штамма цианобактерий рода *Microcystis*: токсичный штамм *M. aeruginosa* (Kütz.) Kütz. CALU 973, полученный из Ресурсного центра “Культивирование микроорганизмов” Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета (Россия) и образующий ряд микроцистинов, основной из которых – микроцистин LR; нетоксичный штамм *M. aeruginosa* (Kütz.) Kütz. HPDP-6, полученный из коллекции Института гидробиологии НАН Украины.

Цианобактерии культивировали на среде BG11 (Rippka et al., 1979) в статических условиях в колбах Эрленмейера объемом 250 мл (объем среды 100 мл) при периодическом встряхивании (два раза в сутки), температуре $25 \pm 2^\circ\text{C}$, световом режиме свет : темнота – 12 ч : 12 ч и освещенности 1000 лк. Культуры в логарифмической фазе роста (12 сут культивирования) вносили в аквариумы с моллюсками однократно (10% объема) в начале эксперимента в соответствии со схемой его проведения (табл. 1). Каждый вариант проводили в двух повторностях. Совместное инкубирование моллюсков и цианобактерий проходило при температуре $23 \pm 1^\circ\text{C}$, постоянной аэрации воды, искусственном освещении (1000 лк) и световом режиме свет : темнота – 12 ч : 12 ч. Моллюсков дополнительно не кормили.

Число клеток цианобактерий в воде в начале эксперимента определяли с использованием камеры Нажотта (0.2 мл) и светового микроскопа (Ломо МБИ-6, Россия) при увеличении $\times 750$. Для определения содержания Хл *a* и концентрации цианотоксинов в воде пробы воды отбирали каждые 7 сут на протяжении всего эксперимента (21 сут). Обилие цианобактерий оценивали по концентрации Хл *a*. Хл *a* экстрагировали 90%-ным ацетоном при температуре 4°C в течение 24 ч из биомассы цианобактерий, полученной центрифугированием при 6000 об./мин в течение 10 мин из 100 мл воды. Концентрацию Хл *a* рассчитывали по формуле (Jeffrey, Humphrây, 1975):

$$\text{Хл } a \text{ (мг/л)} = 11.85A_{664} - 1.54A_{647} - 0.08A_{630}.$$

Оптическую плотность ацетонового экстракта Хл (A) при длинах волн 664, 647 и 630 нм определяли на спектрофотометре Genesys 10UV scanning (“ThermoSpectronic”, США).

Содержание внутри- и внеклеточных MC-LR в пробах воды анализировали методом ВЭЖХ на хроматографе HP1090 (“Hewlett-Packard”, США) с диодно-матричным детектором (длина волны 238 нм, разрешение 1.2 нм) по методике, описанной ранее (Medvedeva et al., 2017). Стандартный

¹ Cyanobacterial toxins: microcystins. Background document for development of WHO Guidelines for drinking-water quality and Guidelines for safe recreational water environments. Geneva: World Health Organization 2020 (WHO/HEP/ECH/WSH/2020.6). Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO.

Таблица 1. Схема проведения эксперимента

Вариант	Организм	Исходное содержание цианобактерий, $\times 10^6$ кл./л	Исходная концентрация Хл <i>a</i> , мг/л
1	<i>U. pictorum</i> + <i>M. aeruginosa</i> CALU 973	0.6 ± 0.1 (низкое)	0.08 ± 0.01
2	То же	5.4 ± 0.2 (высокое)	0.79 ± 0.09
3	<i>U. pictorum</i> + <i>M. aeruginosa</i> HPDP-6	0.58 ± 0.07 (низкое)	0.075 ± 0.009
4	То же	5.6 ± 0.1 (высокое)	0.71 ± 0.01
Контроль	<i>U. pictorum</i>	Без цианобактерий	—

раствор микроцистина LR получен от Alexis Corporation (Lausen, Швейцария).

По окончании эксперимента (21 сут) проведен анализ состояния моллюсков, оценена их реакция по показателю времени восстановления ЧСС после стресса (Холодкевич и др., 2019). Анализ ЧСС моллюсков проводили в вариантах с низким содержанием цианобактерий обоих штаммов и контроле, поскольку в вариантах с высокой концентрацией была 40% смертность моллюсков. Время восстановления рассчитывали как время (в мин) после стрессового воздействия (1-часовое увеличение солености воды, 6 г/л NaCl) до момента устойчивого возвращения ЧСС к фоновому уровню, его определяли индивидуально для каждого моллюска.

После проведения основного эксперимента аквариумы оставили еще на 1 мес для изучения возможности массового развития цианобактерий после прохождения через пищеварительную систему моллюсков.

Результаты представляли в виде средних значений и их стандартных ошибок ($M \pm SE$). Статистическую значимость различий между выборками оценивали с помощью U-критерия Манна-Уитни. Различия считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В эксперименте по изучению взаимодействия двустворчатых моллюсков *Unio pictorum* и цианобактерий *Microcystis aeruginosa* вода стала заметно прозрачнее через 7 сут, на дне появился осадок темно-зеленого цвета, сформированный различными выделениями моллюсков (в том числе псевдофекалиями). Содержание Хл *a* статистически значимо ($p < 0.05$) снизилось в 7.9 и 10.1 раза в вариантах с высоким начальным содержанием клеток штаммов CALU 973 и HPDP-6 и в 8 и 9.4 раза в вариантах с низким начальным содержанием клеток штаммов CALU 973 и HPDP-6 соответственно (рис. 1а). Через 14 сут инкубирования и далее на 21-е сутки Хл *a*, а следовательно, и содержание клеток *M. aeruginosa*, не определялись ни в одном

из вариантов. Разницы в снижении концентраций Хл *a* в вариантах с токсичным и нетоксичным штаммами *M. aeruginosa* в присутствии *U. pictorum* не зафиксировано.

В процессе совместного инкубирования *M. aeruginosa* CALU 973 и *U. pictorum* происходило уменьшение содержания микроцистина-LR в пробах воды: уже после 14 сут концентрации микроцистина-LR в вариантах 1 и 2 снизились от 0.027 и 0.219 мг/л (начало эксперимента) до недетектируемых уровней (рис. 1б) соответственно.

На 21-е сутки эксперимента в вариантах с изначально высокой ($5.5 \pm 0.1 \times 10^6$ кл./л) концентрацией цианобактерий была зафиксирована 40%-ная смертность моллюсков как в вариантах с токсичным (CALU 973), так и нетоксичным (HPDP-6) штаммами *M. aeruginosa*, в контрольном варианте и в вариантах с низкой концентрацией клеток цианобактерий смертность моллюсков отсутствовала.

После 21 сут экспонирования моллюсков удалили из аквариумов. Наблюдения за развитием *M. aeruginosa* продолжили еще месяц при тех же световых и температурных условиях, однако статистически значимого увеличения численности цианобактерий не было зарегистрировано.

ЧСС покоя моллюсков между экспериментальными сериями статистически значимо ($p > 0.60$) не различалась – 15.3 ± 0.5 уд./мин, 15.5 ± 0.3 и 14.8 ± 1.0 уд./мин для контроля и вариантов опыта со штаммами CALU-973 и HPDP-6 соответственно. Совместное инкубирование моллюсков с цианобактериями *M. aeruginosa* вызвало значительное увеличение времени восстановления ЧСС моллюсков после стресса (6 г/л NaCl). Зарегистрированы статистически значимые различия ($p = 0.0009$) времени восстановления ЧСС *U. pictorum* после стресс-воздействия в вариантах с токсичным штаммом CALU 973 (149 ± 20 мин) и нетоксичным штаммом HPDP-6 (165 ± 8 мин), которое в 1.6 и 1.8 раза соответственно превысило таковое в контрольном варианте (92 ± 22 мин) (рис. 2). Статистически значимых различий ($p = 0.24$) между временем восстановления ЧСС моллюсков в вариантах их совместного культиви-

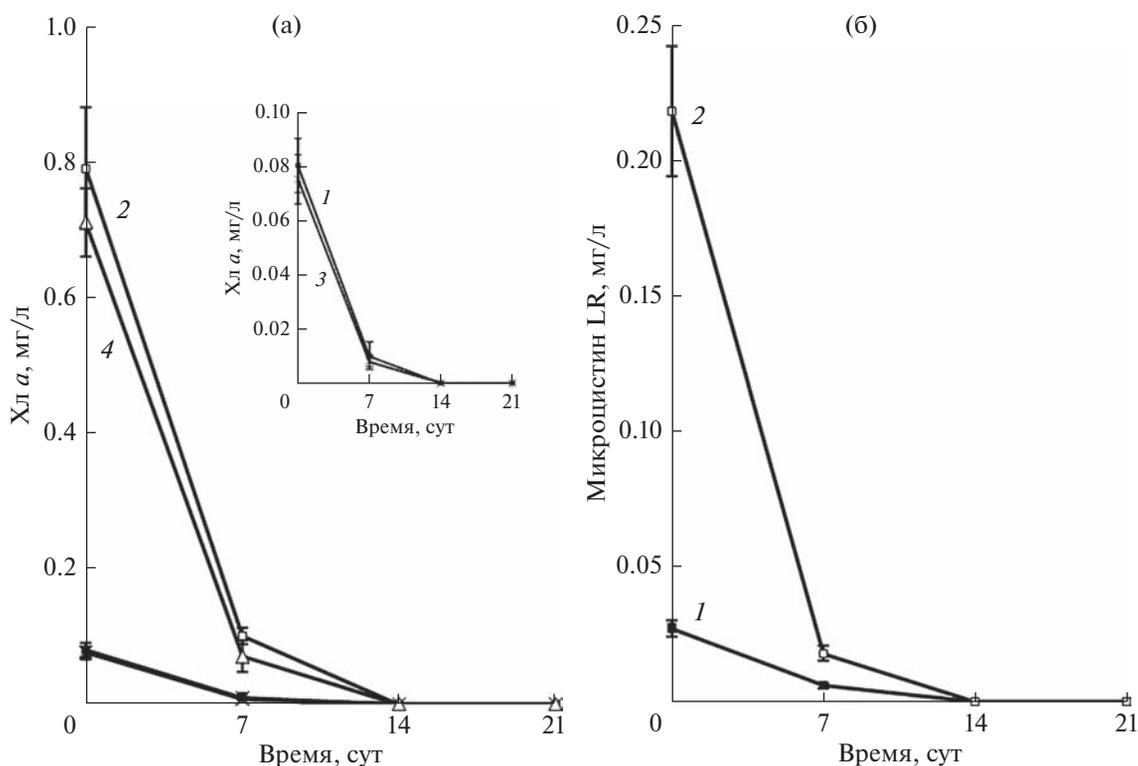


Рис. 1. Динамика изменения содержания Хл а (а) и микроцистина LR (б) при совместном культивировании цианобактерий *Microcystis aeruginosa* с двустворчатыми моллюсками *Unio pictorum*. 1 – токсичный штамм CALU 973 с низкой начальной плотностью клеток, 2 – токсичный штамм CALU 973 с высокой начальной плотностью клеток, 3 – нетоксичный штамм HPDP-6 с низкой начальной плотностью клеток, 4 – нетоксичный штамм HPDP-6 с высокой начальной плотностью клеток. На врезке рис (а) показана динамика 1 и 3 крупным планом.

рования с токсичным и нетоксичным штаммами выявлено не было.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Токсичные эффекты на биоту, в том числе на физиологические показатели беспозвоночных и водные растения, при массовом развитии цианобактерий широко обсуждаются в научной литературе (Merel et al., 2013; Wood, 2016; Berezina et al., 2020; Sutradhar, 2022). Они ведут к снижению выживаемости и репродуктивного потенциала водных организмов, увеличению амплитуды колебаний популяционных показателей. Однако из-за высокой вариации физиологической и биохимической чувствительности между видами трудно дать общий вывод об их влиянии на какой-то определенный параметр. Необходимо учитывать все возможные взаимодействия отдельных видов беспозвоночных с цианобактериями, их устойчивость к влиянию цианотоксинов, а также их возможный вклад в регенерацию питательных веществ, что требует детального изучения (Berezina et al., 2020).

Скорость фильтрации у *U. pictorum* может достигать 10 л/сут (Алимов, 1981; Остроумов, 2008).

Таким образом, объем воды в экспериментальных аквариумах несколько раз в сутки полностью профильтровывался моллюсками. При этом, уже через 7 сут отмечали значительное снижение содержания цианобактерий в воде. Следует отметить, что степень и скорость наблюдаемого снижения количества цианобактерий *Microcystis aeruginosa* в воде при их совместном инкубировании с моллюсками не зависела от токсичности штамма. Полученные результаты согласуются с представленными ранее данными об отсутствии предпочтений в питании токсичными или нетоксичными штаммами *Microcystis* у мезозoopланктона и микрозоопланктона из р. Транскуакинг (Transquaking River, США) (Davis et al., 2010). Также установлено, что моллюски *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771, копеподы *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) и *Pseudodiaptomus forbesi* (Poppe & Richard, 1890) потребляют клетки штаммов рода *Microcystis* с одинаковой скоростью независимо от их токсичности (Dionisio Pires et al., 2005; Ger et al., 2010a).

В присутствии моллюсков *Unio pictorum* нами зарегистрировано значительное (ниже порога обнаружения) снижение содержания микроцистина-LR в пробах воды. Удаление микроцистина из воды может происходить в результате аккумуля-

ции токсина в тканях моллюска. Такое предположение согласуется с литературными данными о накоплении микроцистинов в тканях морских моллюсков, а именно: мидий, устриц и других, причем отмечено более чем стократное превышение содержания токсинов в тканях по сравнению с их концентрацией в окружающей среде (Miller et al., 2010; Paldavičienė et al., 2015; Gible et al., 2016). Кроме того, известно, что в тканях водных животных происходит ферментативная деструкция микроцистинов, что подтверждается образованием конъюгатов с глутатионом, повышением уровней лактатдегидрогеназы, глутатиона и глутатион-S-трансферазы в тканях (Sipiä et al., 2002; Bownik, 2013).

Цианобактерии оказывают негативное влияние на моллюсков, воздействуя на их размножение и развитие, вызывая нарушения иммунной системы (Gagné et al., 2018; Voeghold et al., 2019). В наших экспериментах внесение в аквариумы с моллюсками цианобактерий *M. aeruginosa* в высокой концентрации приводило к 40%-ной смертности моллюсков независимо от токсичности штамма. Ранее были получены аналогичные результаты по отсутствию влияния токсичности цианобактерий на выживаемость копепод *Eurytemora affinis* и *Pseudodiaptomus forbesi* (Ger et al., 2010b). Можно предположить, что гибель моллюсков *Unio pictorum* была вызвана воздействием не столько микроцистинов, сколько влиянием других метаболитов, продуцируемых цианобактериями. Известно, что различные метаболиты цианобактерий обладают специфическими биологически активными свойствами и способны нарушать нормальную физиологическую деятельность живых организмов (Ger et al., 2010b; Sutradhar, 2022).

Клетки *Microcystis aeruginosa* не разрушаются при прохождении через пищеварительную систему двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* (Колмаков, Гладышев, 2003). В ряде исследований отмечен даже усиленный рост цианобактерий *Microcystis aeruginosa* после транзитного прохождения через желудок *Dreissena polymorpha* (Vanderploeg et al., 2009). Стимулирование развития цианобактерий могло быть связано с активным выделением беспозвоночными биогенных веществ (Kurbatova et al., 2022). Однако в наших исследованиях стимуляция роста *Microcystis aeruginosa* после прохождения через пищеварительную систему *Unio pictorum* не зарегистрирована.

Кратковременное повышение солёности воды (увеличение NaCl на 3 г/л на 1 ч) не приводило к заметным изменениям уровня активности ферментов антиоксидантной системы моллюска *Anodonta cygnea* (L., 1758) по сравнению с контрольной группой (Холодкевич и др., 2021). Установлено, что большинство видов моллюсков Рыбинского водо-

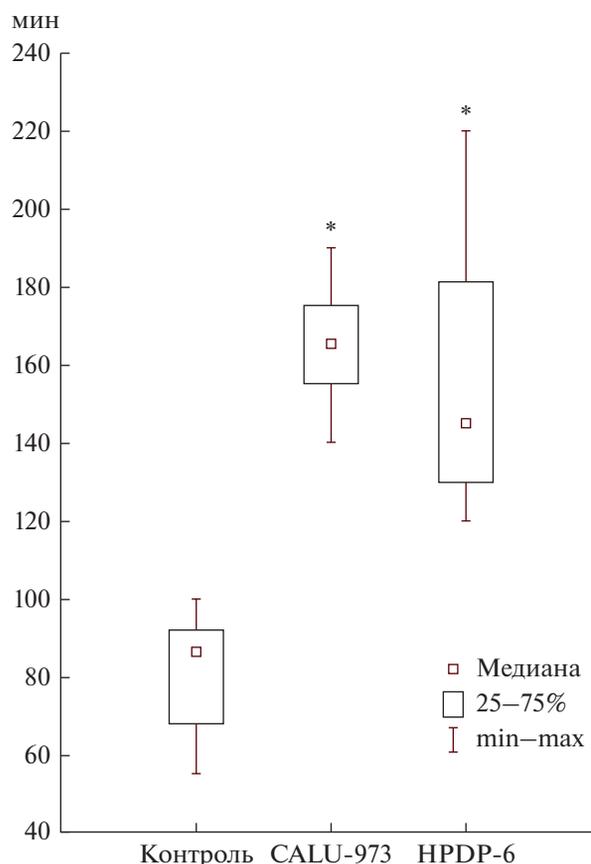


Рис. 2. Время восстановления ЧСС (мин) моллюсков после стресс-воздействия и 21 суток экспонирования с культурами *M. aeruginosa*.

* — статистически значимые различия с контрольным вариантом ($p < 0.05$).

хранилища могут адаптироваться к концентрации солей 3–4 г/л (Berezina, 2003), а представители унионид рода *Anodonta* адаптированы к жизни в воде солёностью до 6‰ (Комендантов и др., 1985). Таким образом, кратковременное изменение солёности воды до верхней границы солеустойчивости пресноводных беспозвоночных (5–8 г/л) не оказывает серьезного влияния на испытываемых моллюсков.

Ранее было показано, что оценка кардиоактивности моллюсков *Unio pictorum* после трехнедельного пребывания в модельных мезокосмах в присутствии цианотоксинов (MC-LR, MC-YR, MC-RR и MC-WR) позволила выявить биологически значимые эффекты на жизнедеятельность моллюсков (Вербицкий и др., 2019; Berezina et al., 2020). Под влиянием цианобактерий (в основном, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Gloeotrichia* sp.) зарегистрировано понижение уровня терморезистентности и увеличение времени восстановления ЧСС после нагрузки (солёностный тест) у моллюсков *Unio pictorum* (Вербиц-

кий и др., 2019). Однако такие изменения могли быть также вызваны снижением концентрации растворенного кислорода. Возможно, условия гипоксии (особенно в ночные часы) усугубляли негативное влияние цианобактерий на моллюсков (Вербицкий и др., 2019).

В наших исследованиях условия гипоксии не возникали благодаря постоянной аэрации воды в экспериментальных аквариумах. Снижение адаптивной способности моллюсков под действием цианобактерий *Microcystis aeruginosa* не связано с концентрацией микроцистина LR. Вероятно, иные метаболиты как токсичных, так и нетоксичных цианобактерий, повлияли на физиологическое состояние моллюсков.

В настоящее время эффекты, вызванные загрязнением водной среды цианотоксинами, мало изучены на водных животных (Berezina et al., 2020). Проведенная работа расширяет познания о влиянии микроцистина LR на гидробионтов.

Выводы. Перловица *Unio pictorum* снижает содержание Хл *a* цианобактерий *Microcystis aeruginosa* и концентрацию микроцистина LR в воде за счет ее фильтрования, различия в вариантах с токсичным и нетоксичным штаммом не выявлены. Цианобактерии *M. aeruginosa* в концентрации $(5.5 \pm 0.1) \times 10^6$ кл./л вызвали гибель 40% моллюсков после 21 сут экспонирования, разница в смертности моллюсков, инкубированных с токсичными и нетоксичными цианобактериями, отсутствовала. Возможно, что иные метаболиты цианобактерий, помимо микроцистинов, оказывают влияние на моллюсков. Ухудшение адаптивной способности моллюсков (увеличение времени восстановления ЧСС после стресс-воздействия) было выявлено при концентрации *M. aeruginosa* $(0.6 \pm 0.1) \times 10^6$ кл./л. После прохождения *M. aeruginosa* через пищеварительную систему моллюсков рост цианобактерий не зарегистрирован.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем свою благодарность С.В. Холодкевичу (Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН) за предоставление оборудования для регистрации сердечного ритма у моллюсков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 122041100085-8, 122041100086-5 и 121051100099-5), а также при финансовой поддержке Правительства Тюменской обл. по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука.
- Березина Н.А., Тиунов А.В., Цуриков С.М. и др. 2021. Цианобактерии как источник питания беспозвоночных: результаты модельного эксперимента // Экология. № 3. С. 234.
<https://doi.org/10.31857/S0367059721030033>
- Вербицкий В.Б., Курбатова С.А., Березина Н.А. и др. 2019. Реакции водных организмов на присутствие цианобактерий и элодеи в микрокосмах // Докл. АН. Т. 488. № 1. С. 595.
- Колмаков В.И., Гладышев М.И. 2003. Концептуальная диверсикоэкология – новый раздел теоретической экологии // Гидробиол. журн. Т. 39. № 4. С.111.
- Колмаков В.И. 2014. Роль прижизненного прохождения *Microcystis aeruginosa* через пищеварительные тракты животных-фильтраторов в эвтрофных водоемах (обзор) // Сиб. экол. журн. № 4. С. 601.
- Комендантов А.Ю., Хлебович В.В., Аладин Н.В. 1985. Особенности осмотической и ионной регуляции двустворчатых моллюсков в зависимости от факторов среды // Экология. № 5. С. 35.
- Остроумов С.А. 2008. Гидробионты в самоочищении вод и биогенной миграции элементов. М. МАКС-Пресс. 200 с.
- Холодкевич С.В., Шаров А.Н., Чуйко Г.М. и др. 2019. Оценка качества пресноводных экосистем по функциональному состоянию двустворчатых моллюсков // Вод. ресурсы. № 2. С. 214.
<https://doi.org/10.31857/S0321-0596462214-224>
- Холодкевич С.В., Чуйко Г.М., Шаров А.Н. и др. 2021. Показатели кардиоактивности и оксидативного стресса моллюска *Anodonta cygnea* при краткосрочной соленосной тест-нагрузке как биомаркеры для оценки состояния организма и качества среды обитания // Биология внутр. вод. № 6. С. 599.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060085>
- Bakhmet I.N. 2017. Cardiac activity and oxygen consumption of blue mussels (*Mytilus edulis*) from the White Sea in relation to body mass, ambient temperature and food availability // Polar Biol. V. 40. P. 1959.
<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2111-6>
- Berezina N.A. 2003. Tolerance of freshwater invertebrates to changes in water salinity // Russ. J. Ecol. V. 34. № 4. P. 261.
<https://doi.org/10.1023/A:1024597832095>
- Berezina N.A., Maximov A.A., Umnova L.P. et al. 2017. Excretion by benthic invertebrates as important source of phosphorus in oligotrophic ecosystem (Lake Krivoe, northern Russia) // J. Sib. Fed. Univ., Biol., V. 10. № 4. P. 485.
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0046>
- Berezina N.A., Verbitsky V.B., Sharov A.N., Chernova E. 2020. Biomarkers in bivalve mollusks and amphipods for assessment of effects linked to cyanobacteria and elodea: Mesocosm study // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 203. P. 110994.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110994>
- Boegehold A.G., Johnson N.S., Kashian D.R. 2019. Dreissenid (quagga and zebra mussel) veligers are adversely affected by bloom forming cyanobacteria // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 182. P. 109426.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109426>

- Bownik A. 2013. Effects of cyanobacterial toxins, microcystins on freshwater invertebrates // Pol. J. Natur. Sci. V. 28. № 2. P. 185.
- Burnett N.P., Seabra R., De Pirro M., Davis S.W. 2013. An improved noninvasive method for measuring heartbeat of intertidal animals // Limnol. Oceanogr. Methods. V. 11. P. 91.
https://doi.org/10.4319/lom.2013.11.91
- Davis T.W., Gobler C.J. 2010. Grazing by mesozooplankton and microzooplankton on toxic and non-toxic strains of *Microcystis* in the Transquaking River, a tributary of Chesapeake Bay // J. Plankton Res. V. 33. № 3. P. 415.
https://doi.org/10.1093/plankt/fbq109
- Depledge M.H., Aagaard A., Gyorkos P. 1995. Assessment of trace metal toxicity using molecular, physiological and behavioral biomarkers // Mar. Pollut. Bull. V. 31. P. 19.
https://doi.org/10.1016/0025-326X(95)00006-9
- Dionisio Pires L.M., Bontes B.M., Van Donk E., Ibelings B.W. 2005. Grazing on colonial and filamentous, toxic and non-toxic cyanobacteria by the zebra mussel *Dreissena polymorpha* // J. Plankton Res. V. 27. № 4. P. 331.
https://doi.org/10.1093/plankt/fbi008
- Gagné F., Gélinas M., Fortier M., Fournier M. 2018. The effects of cyanobacterial blooms on the immune system of *Elliptio complanata* in urban and agricultural areas in the Yamaska River watershed // ISJ. V. 15. P. 39.
- Ger K.A., Arneson P., Goldman C.R., Teh S.J. 2010a. Species specific differences in the ingestion of *Microcystis* cells by the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Pseudodiaptomus forbesi* // J. Plankton Res. V. 32. № 10. P. 1479.
https://doi.org/10.1093/plankt/fbq071
- Ger K.A., Teh S.J., Baxa D.V. et al. 2010b. The effects of dietary *Microcystis aeruginosa* and microcystin on the copepods of the upper San Francisco Estuary // Freshwater Biol. V. 55. № 7. P. 1548.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02367.x
- Gibble C.M., Peacock M.B., Kudela R.M. 2016. Evidence of freshwater algal toxins in marine shellfish: Implications for human and aquatic health // Harmful Algae. V. 59. P. 59.
https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.09.007
- Jeffrey S.W., Humphrÿ G.E. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. // Biochim. and Physiol. Pflanz. Bd 167. № 2. P. 191.
https://doi.org/10.1016/s0015-3796(17)30778-3
- Klishko O., Lopes-Lima M., Froufe E. et al. 2017. Taxonomic reassessment of the freshwater mussel genus *Unio* (Bivalvia: Unionidae) in Russia and Ukraine based on morphological and molecular data // Zootaxa. V. 4286. № 1. P. 93.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.4286.1.4
- Kurbatova S.A., Berezina N.A., Sharov A.N. et al. 2022. Interactions of Cyanobacteria and Aquatic Organisms: Can Crustaceans Facilitate Cyanobacteria Bloom? // Russ. J. Ecol. V. 53. № 6. P. 555.
https://doi.org/10.1134/S1067413622060078
- Medvedeva N., Zaytseva T., Kuzikova I. 2017. Cellular responses and bioremoval of nonylphenol by the bloom-forming cyanobacterium *Planktothrix agardhii* 1113 // J. Mar. Syst. V. 171. P. 120.
https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.01.009
- Merel S.D., Walker R., Chicana Sh. Snyder et al. 2013. State of knowledge and concerns on cyanobacterial blooms and cyanotoxins // Environ. Int. V. 59. P. 303.
https://doi.org/10.1016/j.envint.2013.06.013
- Miller M.A., Kudela R.M., Mekebri A. et al. 2010. Evidence for a Novel Marine Harmful Algal Bloom: Cyanotoxin (Microcystin) Transfer from Land to Sea Otters // PLoS ONE. V. 5. № 9. e12576.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012576
- Mohamed Z.A., Bakr A.A., Ghramh H.A. 2018. Grazing of the copepod *Cyclops vicinus* on toxic *Microcystis aeruginosa*: potential for controlling cyanobacterial blooms and transfer of toxins // Oceanol. Hydrobiol. Stud. V. 47. № 3. P. 296.
https://doi.org/10.1515/ohs-2018-0028
- Paerl H.W. 2017. Controlling cyanobacterial harmful blooms in freshwater ecosystems // Microb. Biotechnol. V. 10. № 5. P. 1106.
https://doi.org/10.1111/1751-7915.12725
- Paldavičienė A., Zaiko A., Mazur-Marzec H., Razinkovas-Bazjukas A. 2015. Bioaccumulation of microcystins in invasive bivalves: A case study from the boreal lagoon ecosystem // Oceanologia. V. 57. № 1. P. 93.
https://doi.org/10.1016/j.oceano.2014.10.001
- Rippka R., Deruelles J., Waterbury J.B. et al. 1979. Genetic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria // Microbiology. V. 111. P. 1.
https://doi.org/10.1099/00221287-111-1-1
- Sipiä V.O., Kankaanpää H.T., Pflugmacher S. et al. 2002. Bioaccumulation and Detoxication of Nodularin in Tissues of Flounder (*Platichthys flesus*), Mussels (*Mytilus edulis*, *Dreissena polymorpha*), and Clams (*Macoma balthica*) from the Northern Baltic Sea // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 53. № 2. P. 305.
https://doi.org/10.1006/eesa.2002.2222
- Sitnikova T., Kiyashko S.I., Maximova N. et al. 2012. Resource partitioning in endemic species of Baikal gastropods indicated by gut contents, stable isotopes and radular morphology // Hydrobiologia. V. 682. P. 75.
https://doi.org/10.1007/s10750-011-0685-5
- Sutradhar M. 2022. The current scenario and future aspects of Cyanotoxins: A Review Study // J. Mater. Environ. Sci. V. 13. № 07. P. 768.
- Vanderploeg H.A., Johengen T.H., Liebig J.R. 2009. "Feedback between zebra mussel selective feeding and algal composition affects mussel condition: did the regime changer pay a price for its success? // Freshwater. Biol. V. 54. № 1. P. 47.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02091.x
- Wood R. 2016. Acute animal and human poisonings from cyanotoxin exposure – A review of the literature // Environ. Int. V. 91. P. 276.
https://doi.org/10.1016/j.envint.2016.02.026
- Xing Q., Zhang L., Li Y. et al. 2019. Development of novel cardiac indices and assessment of factors affecting cardiac activity in a bivalve mollusk *Chlamys farreri* // Front. Physiol. V. 10. P. 293.
https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00293
- Zurawell R.W., Chen H., Burke J.M., Prepas E.E. 2005. Hepatotoxic cyanobacteria: a review of the biological importance of microcystins in freshwater environments // J. Toxicol. Environ. Part B. V. 8. № 1. P. 1.
https://doi.org/10.1080/10937400590889412

Responses of *Unio pictorum* to the Presence of Toxic and Non-Toxic Strains of *Microcystis aeruginosa*

A. N. Sharov^{1, 2, 3, *}, T. B. Zaytseva³, and N. G. Medvedeva³

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

²*AquaBioSafe, Tyumen State University, Tyumen, Russia*

³*St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

*e-mail: sharov@ibiw.ru

In order to assess the impact of cyanobacteria on mollusks under experimental conditions, the interaction of toxic and non-toxic strains of cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing and bivalve mollusks *Unio pictorum* (L., 1758) was studied. Cyanobacteria have a negative effect on bivalve mollusks: 40% death of mollusks and deterioration of their adaptive capacity were recorded when co-cultivated with *M. aeruginosa* at a high cell concentration. At the same time, there was no difference in the mortality of mollusks incubated with toxic and non-toxic cyanobacteria. A decrease in the content of microcystin LR in the presence of bivalves was revealed. No statistically significant increase in the number of cyanobacteria in the water was noted after transit passage through the digestive system of bivalves.

Keywords: bivalves, *Unio pictorum*, heart rate, functional load, blue-green algae, water bloom, chlorophyll *a*, microcystin LR

СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КАРОТИНОИДОВ ГАСТРОПОД *Tritia reticulata* В ЧЕРНОМ МОРЕ

© 2023 г. А. В. Бородина^а, *, П. А. Задорожный^б

^аФедеральный исследовательский центр Институт биологии Южных морей Российской академии наук, Севастополь, Россия

^бИнститут химии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

*e-mail: borodinaav@mail.ru

Поступила в редакцию 07.11.2022 г.

После доработки 16.02.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Представлены результаты по двухлетнему исследованию состава и содержания каротиноидов морских улиток *Tritia reticulata* (L., 1758), обитающих в смешанном донном сообществе двустворчатых моллюсков песчаной зоны верхней сублиторали (глубина 0–1 м) бух. Казачья (г. Севастополь). Наиболее высокое содержание суммарных каротиноидов выявлено в июне (1.8–2.09 мг/100 г сырой массы), среднее для всех проб за оба года – 1.54 мг/100 г сырой массы. В качественном составе пигментов улиток *T. reticulata*, взятых на пастбищах двустворчатых моллюсков на песчано-иловом грунте, идентифицировано 15 свободных каротиноидов: β-каротин, эхиненон, гидроксизехиненон, астаксантин, дидегидроастаксантин, диациноксантин, диатоксантин, фукоксантин, галоцинтиаксантин, фукоксантинол, мактраксантин, гетероксантин, лютеин, зеаксантин, аллоксантин и эфиры последних четырех каротиноидов. Обсуждается возможность метаболических преобразований каротиноидов.

Ключевые слова: морские улитки, *Tritia reticulata*, каротиноиды, пути трансформации каротиноидов, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965223060062, **EDN:** KEEEEAV

ВВЕДЕНИЕ

Гастропода *Tritia reticulata* (L., 1758) относится к эвритермным средиземноморско-барийным видам, широко распространенным в Черном (Еремеев и др., 2011) и Средиземном морях, в Атлантике вплоть до Северного моря (Чухчин, 1984). По спектру питания вид относится к плотоядным. Обычно моллюски зарываются в грунт и выставляют наружу сифон размером до 2 см, при обнаружении пищи моллюски быстро выползают и двигаются по направлению к этому источнику (Киселева, 1981). При кормлении мясом особи тритии поглощают до 25% массы своего тела, включая ракушку (Киселева, 1981). В питании вид отдает предпочтение трупам животных, однако может употреблять водоросли и детрит или вести хищный образ жизни, нападая на двустворчатых моллюсков с тонкостенными створками (Чухчин, 1984; Бондарев, Ревков, 2018). Встречается у уреза воды до глубины 100 м на различных грунтах (Киселева, 1981), но предпочитает песоч-

но-иловые грунты; в поисках пищи может заходить в заморные зоны. Имеются сведения о консортной связи между тритиями и рапаной (Бондарев, Ревков, 2018). Иногда моллюски тритии образуют скопления (Киселева, 1981), однако причины их возникновения в литературе не описаны. В последние годы отмечено широкое распространения *T. reticulata* в вершинных частях севавтопольских бухт с песочно-иловым грунтом (Макаров, 2018).

Несмотря на широкое распространение тритий, их биохимический состав изучен мало. Известно, что тритии – источник стеролов, холестерина, фитостерола и минеральных добавок, что делает их объектом добычи в некоторых европейских странах (Fiordelmondo et al., 2020). Однако сведения о качественном составе каротиноидов *T. reticulata* ограничиваются β-каротином и суммой неизученных ксантофиллов, описанными в прошлом веке (Goodwin, 1984; Shahidi, 1998). Информации о динамике суммарных каротиноидов этого вида позволяет выделить весенний период с марта по июнь как период наибольшего их накопления (Karnaukhov et al., 1977), что, скорее всего, связано с периодом созревания гонад и нерестом

Сокращения: ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография, ССК – суммарное содержание каротиноидов.

в это время (Чухчин, 1984). У представителей порядка Neogastropoda, к которым относится *T. reticulata*, не отмечены метаболические преобразования каротиноидов, значит состав каротиноидов должен во многом зависеть от пищи (Маока, 2011; Maoka et al., 2011). Так, у *Drupella fragum* (Blainville, 1832) (Neogastropoda), обитающей на коралловых рифах, основные каротиноиды — перидинин и диатиноксантин, которые эти улитки могли получить непосредственно из зооксантелл (симбиотических ассоциаций кораллов и микроводорослей) (Maoka et al., 2011). У плотоядной улитки *Buccinum bayani* (Jousseume, 1883) (Neogastropoda) при питании ракообразными основным каротиноидом считается астаксантин, характерный для ракообразных (Маока, 2011). Специфический метаболизм по окислительному типу был отмечен у тихоокеанских хищных гастропод *Fusinus* sp., относящихся к одному надсем. с *Tritia reticulata* (Matsuno et al., 1985; Matsuno et al., 1989). Наиболее подробно состав каротиноидов у хищных видов моллюсков черноморского региона изучен на примере *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Neogastropoda) (Borodina et al., 2013). Большинство каротиноидов этой гастроподы, взятой для исследования непосредственно с мидийных банок, содержали каротиноиды, характерные для черноморских мидий: β -каротин, диатоксантин, аллоксантин, митилоксантин, пектенолон. Исклечением был 4-кетоаллоксантин, продукт окислительного метаболизма аллоксантина (Borodina et al., 2013). Удлинение окислительного пути метаболизма и наличие кето-каротиноидов характерно для хищных гастропод. Так, тихоокеанские гастроподы *Fusinus* sp. (Matsuno et al., 1989) имеют окислительный путь метаболизма β -каротин \rightarrow эхиненон \rightarrow гидроксизехиненон. Роды *Fusinus* и *Tritia* принадлежат одному надсемейству и разделяются на уровне семейств Fasciolaridae и Nassariidae соответственно.¹ Степень близости на филогенетическом древе, родство видов сближают метаболические процессы в организме, в частности, наличие ферментов, обеспечивающих ту или иную трансформацию каротиноидов. Соответственно, можно предположить наличие того же пути окислительного метаболизма у *Tritia*, что и у *Fusinus*. Из-за малой изученности каротиноидов *Tritia reticulata* и близких к ней хищных видов гастропод процессы метаболических преобразований этих соединений в организме и дальнейшая их трансформация по пищевым цепям остается неизвестной и требует исследования. Изучение метаболических преобразований каротиноидов хищных гастропод в период их максимального накопления, и в период нереста даст информацию для дальнейших экологических исследо-

ваний, выявления трофических взаимосвязей и звеньев в цепи “жертва—хищник”.

Цель работы — исследовать количественный и качественный состав каротиноидов гастропод *T. reticulata* в местах их скопления на пастбищах двустворчатых моллюсков, а также рассмотреть возможные пути трансформации каротиноидов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования послужили морские улитки *Tritia reticulata*, обитающие во время сбора в смешанном донном сообществе двустворчатых моллюсков (*Chamelea gallina* (L., 1758), *Polittapes aureus* (Gmelin, 1791), *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789)), состав каротиноидов которых был подробно изучен ранее (Borodina, Zadorozhny, 2020, 2021, 2022). Улиток собирали на глубине 0–1 м в песчано-иловом грунте бух. Казачья (г. Севастополь). Исследования проводили в течение двух лет (2021, 2022 гг.) в период максимального накопления улитками каротиноидов — весенне-летний период (Karnaukhov et al., 1977) с апреля по июнь. Всего за этот период было собрано и проанализировано 86 особей, сумма мягких тканей достигала 53.1 г сырой массы.

ССК определяли спектрофотометрическим методом, описанном ранее (Karnaukhov et al., 1977). Мягкие ткани гомогенизировали в фарфоровой ступке с пестиком, затем экстрагировали 100%-ным ацетоном. После определения ССК суммарный экстракт каротиноидов путем рекстракции переводили в хлороформ, упаривали на ротормном испарителе, герметично упаковывали в атмосфере азота и транспортировали при низкой температуре в Институт химии Дальневосточного отделения РАН для дальнейшей идентификации методами ВЭЖХ и масс-спектрометрии (MS).

ВЭЖХ проводили на хроматографе Shimadzu LC-20 с диодно-матричным детектором SPD-M20A; колонка Zorbax Sil 4.6 \times 250 мм, скорость потока 1 мл/мин, в градиенте гексан-ацетон (0–20 мин — гексан-ацетон 8 : 2 изократические условия; с 20 до 25 мин линейный градиент от 20 до 80% ацетона, 25–35 мин изократический режим гексан-ацетон 2 : 8). Фракции каротиноидов собирали после разделения (~10–15 разделений), объединяли, упаривали досуха на ротормном испарителе при 40°C, перерастворяли в метаноле и хроматографировали на колонке Zorbax ODS 4.6 \times 250 мм, скорость потока 1 мл/мин, элюент метанол, детектор масс-спектрометрический низкого разрешения Shimadzu LCMS-2010EV, источник АРСІ, в режиме положительных ионов. Омыление каротиноидов проводили повторным растворением их в 5%-ном растворе КОН в метаноле.

¹ <https://www.marinespecies.org/index.php>

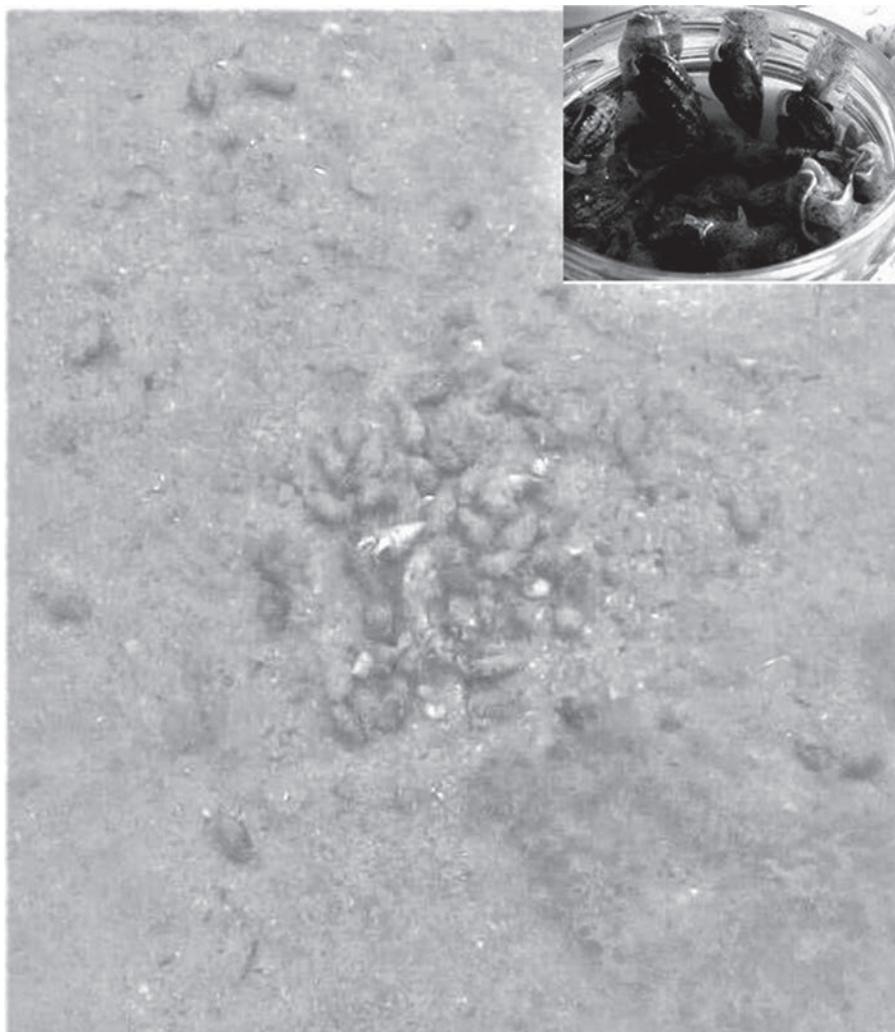


Рис. 1. Фото скопления морских улиток *T. reticulata* над двустворчатыми моллюсками *Chamelea gallina*, *Polittapes aureus* и остатками скелета ракообразных на глубине 0.4–0.5 м. Масштаб 1 : 1.

Количественное содержание каротиноидов оценивали по результатам ВЭЖХ с учетом коэффициента $A_{1\%}^{1\text{см}}$ 2500 при 450 нм, для фукоксантина и его производных – 1600. Отношение максимумов III/II, % в спектрах поглощения рассчитывали по работе (Бриттон, 1986). Количество каротиноидов в этерифицированном виде оценивали после щелочного гидролиза.

Результаты расчета ССК представлены как среднее арифметическое (\bar{x}) и стандартная ошибка средней ($S\bar{x}$). Для сравнения ССК и фракций каротиноидов у *T. reticulata* применяли U-критерий Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Весной на пастбищах смешанного сообщества двустворчатых моллюсков песчано-илового грунта можно увидеть скопления тритий (рис. 1). Эти

скопления *T. reticulata*, покрытые толстым слоем ила, по форме напоминают муравейники, под которыми видны ракушки *Chamelea gallina*, *Polittapes aureus* и даже остатки скелета ракообразных. Показано одно из таких скоплений (рис. 1), которое можно наблюдать в марте–апреле в бух. Казачья. Эти скопления встречаются только весной, образуются они в течение нескольких часов и затем также быстро исчезают, оставляя “островки” пустых ракушек двустворчатых моллюсков.

При вскрытии ракушки *Tritia reticulata* в исследуемый период встречены особи самцов и самок с ярко окрашенными гонадами (на 3–4-й стадиях зрелости), выделяющимися на фоне остальных тканей (рис. 2). У этого вида гонады самок могут быть окрашены в желтый, белый, малиновый или зеленый цвета, у самцов – в белый или розовый (Чухчин, 1984).



Рис. 2. Фото морских улиток *T. reticulata*: а – внешний вид моллюска в ракушке, б – мягкие ткани без ракушки. 1 – нога, 2 – гонады.

Особи с ярко выраженными окрашенными гонадами имели более высокий уровень ССК, чем особи с невыраженными гонадами, что отражалось на величине $S\bar{x}$ в табл. 1. Средние показатели ССК за апрель–июнь в течение двух лет представлены в табл. 1.

Качественный состав каротиноидов определяли методом ВЭЖХ-МС из суммарного экстракта. Идентифицированы каротиноиды и эфиры каротиноидов (табл. 2). Хроматограмма общего экстракта каротиноидов представлена на рис. 3. Наряду с каротиноидами наблюдается ряд пиков порфириновых пигментов, прежде всего, хлорофиллов и продуктов их деградации. Эти соединения мешают оценке содержания фракции эфиров каротиноидов и эхиненона, поэтому данные фракции определяли после сбора элюатов фракций 2 и 3 и последующего щелочного гидролиза. К сожалению, определить содержит ли эта фракция этерифицированный астаксантин или фукоксантин не представляется возможным из-за

их лабильности в щелочной среде (Britton et al., 1995). Данные по масс-спектрометрии каротиноида, соответствующего пику № 4 (рис. 3), указывают на возможное присутствие в молекуле этого каротиноида двух кислородосодержащих функциональных групп, УФ-видимый спектр имеет типичный для кето-каротиноидов слаженный вид, с максимумом поглощения 457 нм и небольшим плечом 470–475 нм. По данным (Matsuno et al., 1989), у ряда хищных гастропод имеется каротиноид с такими характеристиками – гидроксизехиненон, который появляется в качестве промежуточного продукта при окислительном метаболизме β -каротина в астаксантин или кантаксантин. Основываясь на полученных нами результатах, сделано предположение, что это соединение – гидроксизехиненон. Присутствие на хроматограмме (рис. 3) диадинохрома обусловлено, скорее всего, изомеризацией диадиноксантина в процессе выделения и анализа, поэтому в таблице их количественные характеристики объединены.

Содержание фукоксантинола и гетероксантина, выходящих на силикагелевой колонке в одном пике, определяли, рехроматографируя эту фракцию на обращенной фазе (колонка Zorbax ODS).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты по ССК близки к данным работы (Karnaukhov et al., 1977), в которой для моллюсков *T. reticulata* отмечали относительно высокую концентрацию каротиноидов (2.05 мг/100 г сухой массы). Это указывает на высокую устойчивость моллюска при любых неблагоприятных факторах окружающей среды, например, ее загрязнении или недостатке кислорода (Karnaukhov et al., 1977; Карнаухов, 1988). Начало годового цикла моллюска, связанное с началом репродуктивного

Таблица 1. Средние показатели ССК (мг/100 г сухой массы) в мягких тканях *T. reticulata* за апрель–июнь 2021 и 2022 гг.

Апрель (n = 10)	Май (n = 19)	Июнь (n = 14)
2021 г.		
1.13–1.50 1.33 ± 0.04 (8.5)	0.95–3.55 1.77 ± 0.19 (46.7)	1.60–3.00 2.09 ± 0.11 (19.99)
2022 г.		
1.00–1.82 1.43 ± 0.07 (15.1)	0.10–2.00 0.84 ± 0.13 (68.1)	1.16–2.90 1.8 ± 0.11 (23.54)

Примечание. Над чертой – min–max; под чертой – среднее арифметическое и стандартная ошибка среднего, в скобках – коэффициент вариации (%). n – число осредненных проб.

Таблица 2. Идентификация состава каротиноидов и их содержание в тканях *T. reticulata*

Каротиноиды	Доля, % от ССК	R_t , мин	λ_{\max} , нм	Отн. макс. III/II, %	m/z иона [M + H] ⁺
β-каротин	22.2	2.70	425, 451, 477	23	537
Эфиры каротиноидов (лютеин, зеаксантин, аллоксантин, гетероксантин)	6.8	2.9–5.0	—	—	—
Эхиненон	1.2	2.90	453	0	561
Гидроксиэхиненон	1.6	8.36	457	0	567
Астаксантин	6.0	9.94	475	0	597
Дидегидроастаксантин	0.3	10.31	470	0	595
Лютеин	8.5	14.15	444, 471	68	569
Зеаксантин	11.6	15.27	426, 451, 476	34	569
Диадинохром	—	16.46	405, 425, 455	70	583
Диадиноксантин	9.1*	17.06	426, 450, 476	20	583
Диатоксантин	1.6	18.34	428, 453, 480	15	567
Аллоксантин	1.8	19.09	451, 480	54	565
Фукоксантин	16.3	27, 78	449, (469)	0	659
Галоцинтиаксантин	3.1	28.63	451, (471)	0	599
Фукоксантинол	2.9	30.65**	449, (470)	0	617
Гетероксантин	2.3	30.65**	422, 445, 472	53	601
Мактраксантин	0.2	32.99	418, 442, 471	91	—***
Неидентифицированные	4.5	—	—	—	—

Примечание. R_t – время удерживания, мин; λ_{\max} – максимумы поглощения в элюенте, нм; отн. макс. III/II, % – отношение максимумов III/II, % в спектрах поглощения; m/z – отношение массы иона к его заряду; [M + H]⁺ – протонированный молекулярный ион; “—” отсутствие измерений.

* Диадинохром – изомер диадиноксантина, приведена суммарная концентрация обоих каротиноидов.

** Фракция была разделена на обращенной фазе на две (гетероксантин и фукоксантинол).

*** Масс-спектр не был записан из-за малого содержания фракции, хроматографически неразделим со стандартом, выделенным из *Cerastoderma glaucum*.

цикла, приходится на весну (Чухчин, 1984), возникающая корреляция между процессами накопления каротиноидов и созреванием гонад становится очевидной. Скопление моллюсков *T. reticulata* (рис. 1) может быть вызвано не только совместным гастрономическим пиршеством, но и активным процессом размножения в этот период. Особи *T. reticulata* в поиске пищи преодолевают большие расстояния (Чухчин, 1984), на разных субстратах они могут встречать различных ракообразных и личинок моллюсков, обрастающих разнообразными поверхностями (Смирнова и др., 2021). Данные по составу каротиноидов (табл. 2) показали, что *T. reticulata* содержит каротиноиды, типичные для моллюсков-фильтраторов, в частности *Chamelea gallina*, *Polititapes aureus*, *Cerastoderma glaucum*. Это диадиноксантин, гетероксан-

тин, фукоксантин и его производные – фукоксантинол, галоцинтиаксантин (Borodina, Zadorozhny, 2020, 2021, 2022). Ранее в составе 90% каротиноидов у *Chamelea gallina* было обнаружено одиннадцать свободных каротиноидов, среди них только четыре (фукоксантинол, амаруциааксантин А, галоцинтиаксантин, гетероксантин) относятся к продуктам животного метаболизма. Остальные семь могут быть получены в результате их ассимиляции из фито- и зоопланктона или детрита (Borodina, Zadorozhny, 2021). Среди 80% идентифицированных каротиноидов у моллюсков *Polititapes aureus* (сем. Veneridae) было обнаружено девять свободных каротиноидов, из них продуктами животного метаболизма были только амаруциааксантин А и мактраксантин. Остальные каротиноиды моллюс-

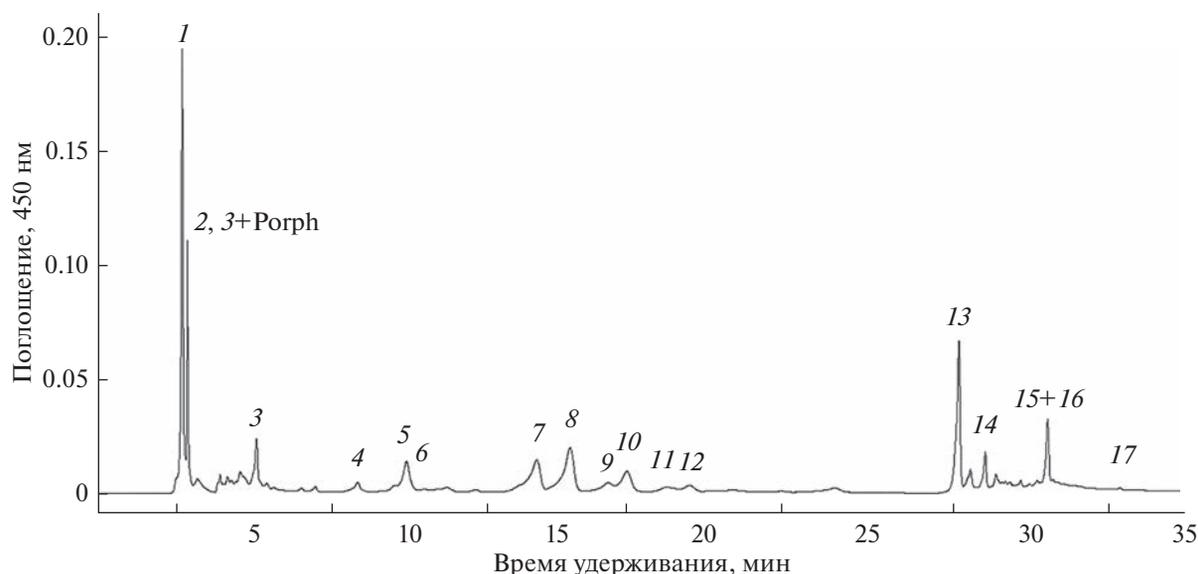


Рис 3. ВЭЖХ неомыленного экстракта каротиноидов проб мягких тканей *T. reticulata*. По оси ординат: интенсивность при 450 нм; по оси абсцисс — время, мин. 1 — β -каротин, 2 — эхиненон, 3 — эфиры ксантофиллов, 4 — гидроксиэхиненон, 5 — атаксантин, 6 — дидегидроастаксантин, 7 — лютеин, 8 — зеаксантин, 9 — диадинохром, 10 — диадиноксантин, 11 — диатоксантин, 12 — аллоксантин, 13 — фукоксантин, 14 — галоцинтиаксантин, 15 — фукоксантинол, 16 — гетероксантин, 17 — мактраксантин, Porph — порфириновые пигменты.

ки-сестенофаги получали с пищей без дальнейшей трансформации.

Изучение состава каротиноидов близкородственных видов из других регионов Мирового океана крайне ограничено. Так, в 2008 г. японскими учеными (Маока et al., 2008) был исследован состав каротиноидов моллюсков *Paphia amabilis* (Philippi, 1847) (сем. Veneridae) из тихоокеанского региона, который существенно отличался от такового *Chamelea gallina* и *Politiitapes aureus* из черноморского региона (Vorodina, 2022). Сходные особенности были отмечены для *Cerastoderma glaucum* из черноморского региона: наличие всего одного животного каротиноида — мактраксантина (из 90% идентифицированных), не считая процесса этерификации и изомеризации ряда каротиноидов и возможного получения гетероксантина не напрямую через желто-зеленых жгутиков микроводорослей (Nitsche, 1973), а через конверсию диадиноксантина \rightarrow гетероксантина (Partali et al., 1989). Следует отметить, что состав каротиноидов черноморских моллюсков существенно отличался от их близкородственных видов из тихоокеанского региона (Vorodina, 2022). По нашим данным, у *T. reticulata* кроме окислительного пути метаболизма (как у *Fusinus*: β -каротин \rightarrow эхиненон \rightarrow гидроксиэхиненон (Matsuno et al., 1985)), присутствует метаболическое превращение пектенолона в 7,8-дидегидроастаксантин, отмеченное и у черноморской *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Vorodina et al., 2013).

Выводы. В тканях морских улиток *Tritia reticulata*, в пищевую рацион которых входили двустворчатые моллюски *Chamelea gallina* и *Politiitapes aureus*, а также остатки ракообразных, обнаружено 15 свободных каротиноидов: β -каротин, эхиненон, гидроксиэхиненон, атаксантин, дигидроастаксантин, диадиноксантин, диатоксантин, фукоксантин, галоцинтиаксантин, фукоксантинол, мактраксантин, гетероксантин, лютеин, зеаксантин, аллоксантин и этерифицированные формы последних четырех каротиноидов. Хищный образ жизни этого вида моллюсков и родство с гастроподами *Fusinus* sp. объясняет наличие собственного окислительного метаболизма β -каротин \rightarrow эхиненон \rightarrow гидроксиэхиненон, а также получение 7,8-дидегидроастаксантина и кето-каротиноидов путем собственных метаболических преобразований. Наличие в тканях *T. reticulata* каротиноидов, характерных для водорослей (β -каротин, диадиноксантин, диатоксантин, фукоксантин, гетероксантин, лютеин, зеаксантин, аллоксантин), по-видимому, связано с употреблением в пищу мяса моллюсков-фильтраторов *Chamelea gallina* и *Politiitapes aureus*, у которых имеются эти каротиноиды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по теме № 121041400077-1 государственного задания Федерального исследовательского центра Института биологии Южных морей РАН «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их попу-

лящий в биотопах с различным физико-химическим режимом”. Использовано оборудование Центра коллективного пользования “Дальневосточный центр структурных исследований” Института химии Дальневосточного отделения РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарев И.П., Ревков Н.К.** 2018. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Черного моря. Ч. III: Mollusca (Gastropoda) // Морской биол. журн. Т. 3. № 1. С. 23. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.03>
- Бриттон Г.** 1986. Биохимия природных пигментов: М.: Мир.
- Еремеев В.Н., Гаевская А.В., Шульман Г.Е., Загородняя Ю.А.** 2011. Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей // НАН Украины, Институт биологии южных морей НАН Украины. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Карнаухов В.Н.** 1988. Биологические функции каротиноидов. М.: Наука.
- Киселева М.И.** 1981. Бентос рыхлых грунтов. Киев: Наукова думка.
- Макаров М.В.** 2018. Таксоцен Mollusca в эпифитоне морской травы *Zostera* sp. в акватории бухты Казачья (Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. Вып. 3. С. 92. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2018-3-92-97>
- Смирнова Л.Л., Кошкарёв А.А., Сизова О.С.** 2021. Развитие сообществ обрастания на антропогенных поверхностях в прибрежных водах Черного моря // Биология внутр. вод. № 5. С. 461. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040136>
- Чухчин В.Д.** 1984. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка.
- Borodina A.V.** 2022. Features of Carotenoid Profile in Black Sea Bivalve Mollusks // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 58. № 4. P. 943. <https://doi.org/10.1134/S0022093022040019>
- Borodina A.V., Zadorozhny P.A.** 2020. The Annual Dynamics of Tissue Carotenoids in a Bivalve Mollusk *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789) // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 56. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1134/S0022093020010019>
- Borodina A.V., Zadorozhny P.A.** 2021. Seasonal Dynamics of Carotenoids in the Black Sea Bivalve Mollusk *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758) // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 57. № 3. P. 503. <https://doi.org/10.1134/S0022093021030054>
- Borodina A.V., Zadorozhny P.A.** 2022. Distinctive Variations in Carotenoid Accumulation in Tissues of the Clam *Polititapes aureus* (Gmelin, 1791) from the Black Sea // Russ. J. Mar. Biol. V. 48. № 5. P. 393. <https://doi.org/10.1134/S1063074022050145>
- Borodina A.V., Maoka T., Soldatov A.A.** 2013. Composition and content of carotenoids in body of the Black Sea gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 49. № 3. P. 283. <https://doi.org/10.1134/S002209301303002X>
- Britton G., Liaaen-Jensen S., Pfander H.** 1995. Carotenoids. V. 1A: Isolation and Analysis. Basel: Birkhauser.
- Fiordelmondo E., Roncarati A., Vincenzetti S. et al.** 2020. Sterol and mineral profiles of the Common Sea Snail *Hinia reticulata* and the Long Sea Snail *Nassarius mutabilis* (Gastropods) Collected from the Middle Adriatic Sea // Current Res. Nutrition Food Sci. V. 8. № 3. P. 757. <https://doi.org/10.12944/CRNFSJ.8.3.08>
- Goodwin T.W.** 1984. The biochemistry of the carotenoids: animals. L.: Chapman and Hall.
- Karnaukhov V.N., Milovidova N.Y., Kargopolova I.N.** 1977. On a role of carotenoids in tolerance of sea molluscs to environment pollution // Comp. Biochem. Physiol. A Comp. Physiol. V. 56. № 2. P. 189. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(77\)90183-9](https://doi.org/10.1016/0300-9629(77)90183-9)
- Maoka T.** 2011. Carotenoids in Marine Animals // Mar. Drugs. V. 9. № 2. P. 278. <https://doi.org/10.3390/md9020278>
- Maoka T., Akimoto N., Yim M.J. et al.** 2008. New C37 skeletal carotenoid from the clam, *Paphia amabilis* // J. Agricult. Food Chem. V. 56. № 24. P. 12069. <https://doi.org/10.1021/jf802717b>
- Maoka T., Akimoto N., Tsushima M. et al.** 2011. Carotenoids in Marine Invertebrates Living along the Kuroshio Current Coast // Mar. Drugs. V. 9. № 8. P. 1419. <https://doi.org/10.3390/md9081419>
- Matsuno T., Katagiria K., Maoka T., Komori T.** 1985. Novel reductive metabolic pathways of 4-oxo-b-end group in carotenoids of the spindle shell *Fusinus perplexus* // Comp. Biochem. Physiol. V. 81B. № 4. P. 905. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(89\)90333-7](https://doi.org/10.1016/0305-0491(89)90333-7)
- Matsuno T., Tsushima M.** 1989. Carotenoids of shellfishes-X. Reductive metabolic pathways of echinenone and fritschiiellaxanthin in the spindle shell *Fusinus perplexus* // Comp. Biochem. Physiol. Part B. V. 92. № 1. P. 189. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(89\)90333-7](https://doi.org/10.1016/0305-0491(89)90333-7)
- Nitsche H.** 1973. Heteroxanthin in *Euglena gracilis* // Archiv. Mikrobiol. V. 90. № 2. P. 151. <https://doi.org/10.1007/BF00414517>
- Shahidi F., Brown J.A.** 1998. Carotenoid pigments in seafoods and aquaculture // Crit. Rev. Food Sci. Nutr. V. 38. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1080/10408699891274165>
- Partali V., Tangen K., Liaaen-Jensen S.** 1989. Carotenoids in food chain studies – III. Resorption and metabolic transformation of carotenoids in *Mytilus edulis* (Edible mussel) // Comp. Biochem. Physiol. V. 92B. № 2. P. 239. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(89\)90272-1](https://doi.org/10.1016/0305-0491(89)90272-1)

Composition and Content of Carotenoids of Gastropod *Tritia reticulata* in Black Sea**A. V. Borodina^{1, *} and P. A. Zadorozhny²**¹*Institute of Biology of Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*²*Institute of Chemistry, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia***e-mail: borodinaav@mail.ru*

The results of a two-year study of the composition and content of carotenoids of sea snails *Tritia reticulata* (L., 1758), living in a mixed bottom community of bivalve mollusks in the sandy zone of the upper sublittoral (depth 0–1 m) of the Cossack Bay of Sevastopol, are presented. The highest content of total carotenoids was detected in June (1.8–2.09 mg/100 g of crude mass), the average Cossack Bay samples for both years was 1.54 mg/100 g of crude mass. In the qualitative composition of *T. reticulata* taken from the pastures of bivalves on sandy-silt soil, 15 free carotenoids were identified: β -carotene, echinenone, hydroxyechinenone, astaxanthin, didehydroastaxanthin, diadinoxanthin, diatoxanthin, fucoxanthin, halocintixanthin, fucoxanthinol, mactraxanthin, heteroxanthin, lutein, zeaxanthin, alloxanthin and esters of the last 4 carotenoids. The possibility of metabolic transformations of carotenoids is discussed.

Keywords: sea snails, *Tritia reticulata*, carotenoids, carotenoid transformation pathways, Black Sea

КЛЕТОЧНЫЙ СОСТАВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ *Phoca sibirica*

© 2023 г. И. И. Гордеев^{a, b}, Е. А. Болтнев^a, Т. А. Суворова^{c, *}, Д. В. Микряков^c, Л. В. Балабанова^c

^aВсероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия

^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^cИнститут биологии внутренних вод Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: tanya@ibiw.ru

Поступила в редакцию 13.12.2022 г.

После доработки 25.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Исследован состав лейкоцитов периферической крови байкальской нерпы *Phoca sibirica* (Gmelin, 1788). В мазках крови обнаружены следующие типы клеток: большие и малые лимфоциты, моноциты, нейтро-, эозино- и базофилы. Сравнительный анализ показал высокий процент палочкоядерных нейтрофилов, эозинофилов и лимфоцитов в лейкограмме молодых особей нерпы по сравнению со взрослыми. Аналогичные формы лейкоцитов зафиксированы при исследовании некоторых морских представителей настоящих тюленей (Phocidae). Однако в лейкограммах взрослых серых и гренландских тюленей и кольчатой нерпы значительно ниже доля палочкоядерных нейтрофилов. Обнаруженные различия могут быть обусловлены физиологическими особенностями и условиями обитания.

Ключевые слова: байкальская нерпа (*Phoca sibirica*), лейкограмма, лейкоциты

DOI: 10.31857/S032096522306013X, **EDN:** KFXJOQ

Байкальская нерпа *Phoca sibirica* (Gmelin, 1788) — эндемичный вид, один из представителей настоящих тюленей сем. Phocidae, полностью приспособившийся к жизни в пресноводном внутреннем водоеме. Тело нерпы веретеновидное, имеет толстый подкожный слой жира до 12–14 см. Длина тела взрослых нерп от кончика носа до кончика хвоста варьирует в диапазоне 110–142 см. Масса тела взрослых животных колеблется от 45 до 55 кг, однако отдельные особи могут достигать ≥ 100 кг (Млекопитающие..., 1976). Сватош (1926) указывал длину взрослой самки до 130 см, взрослого самца — до 180 см, при массе тела 56 — 160 кг. Половой диморфизм прослеживается по большинству измерений черепа: почти все абсолютные признаки по средним значениям черепов выше у самцов, чем у самок (Пастухов, 1969). У взрослых особей он особенно выражен — отличаются самцы и самки по форме морды и форме тела из-за разной упитанности, особенно в некоторые сезоны года, однако эти различия может заметить только опытный наблюдатель (Пастухов, 1993).

Байкальская нерпа — эндемик оз. Байкал, за пределы озера не выходит. В зимние месяцы нерпы держатся в основном на плаву под сплошным ледовым покровом, используя для дыхания про-

душины в торосистых льдах. Образуют ледовые залежки в момент разрушения льдов, летом и осенью — береговые залежки в труднодоступных для человека местах: у северо-восточного побережья выше Святого носа и на Ушканьих островах (Пастухов, 1993; Петров, 2009). По последним оценкам, численность популяции байкальской нерпы насчитывает около 100 тыс. особей (Ильина и др., 2022; Петерфельд и др., 2022), а в структуре популяции, возможно, существует разделение на обособленные пространственные группировки вне сезона спаривания (Мещерский и др., 2022). Половое созревание происходит у самок на четвертом–шестом, у самцов — на пятом–седьмом годах жизни. Питается нерпа различными видами рыб (в пищевом комке находили 17 видов) и беспозвоночными. Более 90% пищи приходится на два вида голомянок, биомасса которых составляет 69% биомассы всех рыб оз. Байкал. В пищевом тракте часто обнаруживают песок, гальку и слюду (Иванов, 1936; Стариков, 1977; Пастухов, 1993; Петров, 2009; Ткачев и др., 2016; Watanabe et al., 2020).

Состав лейкоцитов изучен у обитающих в море представителей настоящих тюленей сем. Phocidae. Доля содержания различных форм клеток белой крови зависит от видовых и экологических особен-

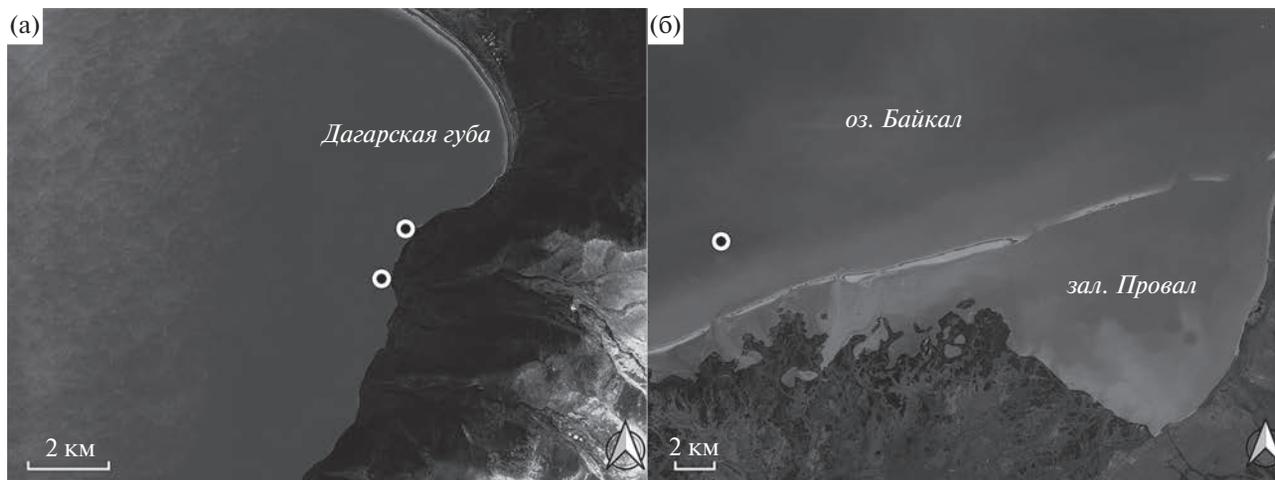


Рис. 1. Схематическое расположение координат постановки сетей на оз. Байкал (отмечены круговыми маркерами): а – северная котловина, район Дагарской губы; б – Южная котловина, район зал. Провал.

ностей, функционального состояния организма, возраста и типа питания (Кавцевич, 2011; Кавцевич, Минзюк, 2017; Gulland et al., 2018; Goertz et al., 2019; Ерохина и др., 2020; Кавцевич и др., 2020а, 2020б). Так, в некоторые периоды раннего постэмбрионального развития у серых, гренландских и тюлений хохлачей отмечено превышение числа лимфоцитов над нейтрофилами. Выявлены существенные различия в лейкоцитарной формуле крови щенков серых тюлений различных возрастных групп. Кровь новорожденных серых тюлений содержит юные нейтрофилы, метамиелоциты. У питающихся молоком и завершивших молочное вскармливание щенков эти клетки более редки, а у кормящихся рыбой не выявлены. Зафиксирована высокая доля эозинофилов у взрослых гренландских тюлений по сравнению с литературными данными для ластоногих (Кавцевич, Минзюк, 2017). В природных условиях и у адаптирующихся к неволе тюлений выявлено уравнивание на определенных этапах индивидуального развития числа лимфоцитов и нейтрофилов – “физиологический перекрест” лейкоцитарной формулы крови, обусловленный формированием системы специфического иммунитета. Однако в доступной литературе отсутствуют данные о составе клеток белой крови пресноводного вида этого семейства.

Поэтому изучить состав лейкоцитов периферической крови байкальской нерпы и описать их морфологию крайне важная задача, которая должна стать темой для полноценной статьи. В ходе настоящего исследования были получены первые данные о составе, размерах, доли содержания различных форм лейкоцитов в периферической крови байкальской нерпы.

Нерпу отлавливали с 29 сентября по 23 октября 2018 г. ставными сетями с ячеей 120–150 мм в со-

ответствии с разрешениями Ангаро-Байкальского территориального управления Федерального Агентства по рыболовству.¹ Биологический материал, оставшийся после вскрытия туш байкальских нерп, утилизировали согласно приказу Росрыболовства.² Территориально отлов нерпы проводили в зал. Дагары Северобайкальского района (рис. 1) и на территории зал. Провал, расположенного в центральной части южной котловины озера. Места для постановки сетевых порядков выбирали с учетом поведенческих особенностей байкальских нерп. В зал. Дагары ($55^{\circ}38'2''$ с.ш., $109^{\circ}54'42''$ в.д. и $55^{\circ}38'39''$ с.ш., $109^{\circ}55'18''$ в.д.) глубины лова варьировали от 1.5 до 4.5 м, около зал. Провал ($52^{\circ}24'28''$ с.ш., $106^{\circ}25'51''$ в.д.) – от 3 до 5 м.

Всего было отловлено 14 особей (семь самцов и семь самок). Из них – девять молодых неполовозрелых животных первого и второго года жизни с длиной тела 87–98 см (среднее 92.11 ± 1.30), массой тела – 20.57–34.16 кг (среднее 27.80 ± 1.36) и пять взрослых половозрелых особей в возрасте 7–23 года, с длиной тела 115–132 см (среднее 122.60 ± 3.50), массой тела – 57–83 кг (среднее 71.40 ± 4.22). Кровь у тюлений отбирали прижизненно, с помощью иглы 10-миллилитрового шприца или катетера маркировки G20/G22 из вены, расположенной в области каудальной трети

¹ Разрешения Ангаро-Байкальского территориального управления Федерального Агентства по рыболовству № 032018030195 и № 032018030101 (срок действия 29.03.2018–01.12.2018 гг. по всей Республике Бурятия).

² Приказ Росрыболовства от 25.01.2010 г. № 34 “Об утверждении форм актов, предусмотренных постановлением Правительства Российской Федерации от 13 ноября 2009 г. № 921 “Об утверждении Положения об осуществлении рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях”.

Таблица 1. Состав и размеры лейкоцитов периферической крови нерпы

Тип клеток	Доля клеток, %	Большой и малый диаметр, мкм
Лимфоциты		
большие	$\frac{0.5 \pm 0.01}{0.5 \pm 0.01}$	$10.46 \pm 0.49 \times 10.06 \pm 0.28$
малые	$\frac{39.46 \pm 5.85}{28.30 \pm 11.57}$	$6.77 \pm 0.17 \times 6.04 \pm 0.18$
Моноциты	$\frac{4.44 \pm 0.79}{5.30 \pm 1.65}$	$14.87 \pm 0.48 \times 11.62 \pm 0.98$
Нейтрофилы		
палочкоядерные	$\frac{22.22 \pm 3.04}{36.30 \pm 6.79^*}$	$12.22 \pm 0.56 \times 10.95 \pm 0.57$
сегментоядерные	$\frac{28.94 \pm 4.10}{27.70 \pm 6.30}$	$13.82 \pm 0.46 \times 11.04 \pm 0.49$
Эозинофилы	$\frac{4.44 \pm 1.02}{1.10 \pm 0.78^*}$	$14.10 \pm 0.32 \times 11.90 \pm 0.37$
Базофилы	$\frac{0.0}{0.80 \pm 0.33}$	$13.74 \pm 0.45 \times 10.77 \pm 0.59$

Примечание. Над чертой – показатели молодых нерп, под чертой – взрослых особей.

* Значимые различия между разными возрастными группами нерпы при $p \leq 0.05$.

заднего лапа. Мазки крови делали на обезжиренное предметное стекло, сушили и фиксировали в 96%-ном этаноле 30 мин. В лабораторных условиях мазки окрашивали по Романовскому–Гимза. Окрашенные препараты изучали, используя масляную иммерсию (объектив $\times 100$, окуляр $\times 10$) с помощью светового микроскопа Биомед-6ПП1-ФК. В каждом препарате анализировали 200 лейкоцитов. При фотографировании и измерении клеток использовали Digital Microscope KEYENCE VHX-1000 (Keyence, Japan). Статистическую обработку результатов исследования проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica v. 12.0. В мазках периферической крови исследуемых особей обнаружены характерные для морских млекопитающих типы лейкоцитов (Кавцевич, 2011) (табл. 1).

В лейкограмме байкальской нерпы преобладают нейтрофилы – ~ 50 у молодых и $>60\%$ у взрослых. Достоверные различия между разновозрастными особями зафиксированы по процентному содержанию палочкоядерных форм, по количеству сегментоядерных – различия незначительны. Следующими по численности были лимфоциты – ~ 40 у молодых и 30% у взрослых. В лейкограмме зафиксировано невысокое содержание других пулов клеток: моноцитов (4.44 у молодых и 5.30% у взрослых), базофилов (0 и 0.8%) и достоверно различающихся эозинофилов (4.44 и 1.10% соответственно). Аналогичные типы клеток обнаружены ранее у обитающих в Белом, Баренцевом и Карском морях кольчатой нерпы *Pusa hispida* (Schreber, 1775), морского зайца (лахтак)

Erignathus barbatus (Erxleben, 1777), гренландского *Phoca (Pagophilus) groenlandica* (Erxleben, 1777) и серого *Halichoerus grypus grypus* (Fabricius, 1791) тюленей, тюленя-хохлача *Cystophora cristata* (Erxleben, 1777) (Кавцевич, Минзюк, 2017; Ерохина и др., 2020; Кавцевич и др., 2020а, 2020б), а также у бородатых *Erignathus barbatus* (Erxleben, 1777), кольчатых (*Pusa hispida*), пятнистых *Phoca largha* (Pallas, 1811) и полосатых тюленей *Histiophoca fasciata* (Zimmermann, 1776), обитающих в сезонных морских льдах в арктических и субарктических регионах (Goertz et al., 2019). В крови нерпы доля агранулоцитов ниже, чем гранулоцитов. Как и у других позвоночных животных, в основном встречаются малые и редко большие лимфоциты. Большую часть занимает ядро, окруженное узким ободком цитоплазмы (рис. 2а, 2б). Они различаются между собой большим и малым диаметром (табл. 1), однако эти клетки по размеру меньше, чем другие типы лейкоцитов. Моноциты довольно крупные клетки, с бобовидным или подковообразным ядром, в цитоплазме встречаются вакуоли (рис. 2в). Гранулоциты – крупные клетки, их большая часть представлена нейтрофилами. У меньших по размеру палочкоядерных нейтрофилов ядро подковообразное, а у сегментоядерных состоит из нескольких лопастей, в цитоплазме присутствуют мелкие гранулы (рис. 2г, 2д). Эозинофилы идентифицировали по оранжево окрашенным гранулам цитоплазмы (рис. 2е), а базофилы – по синим гранулам и подковообразному ядру (рис. 2ж). Проведенное исследование показало сходство по составу клеток белой крови и доле содержания

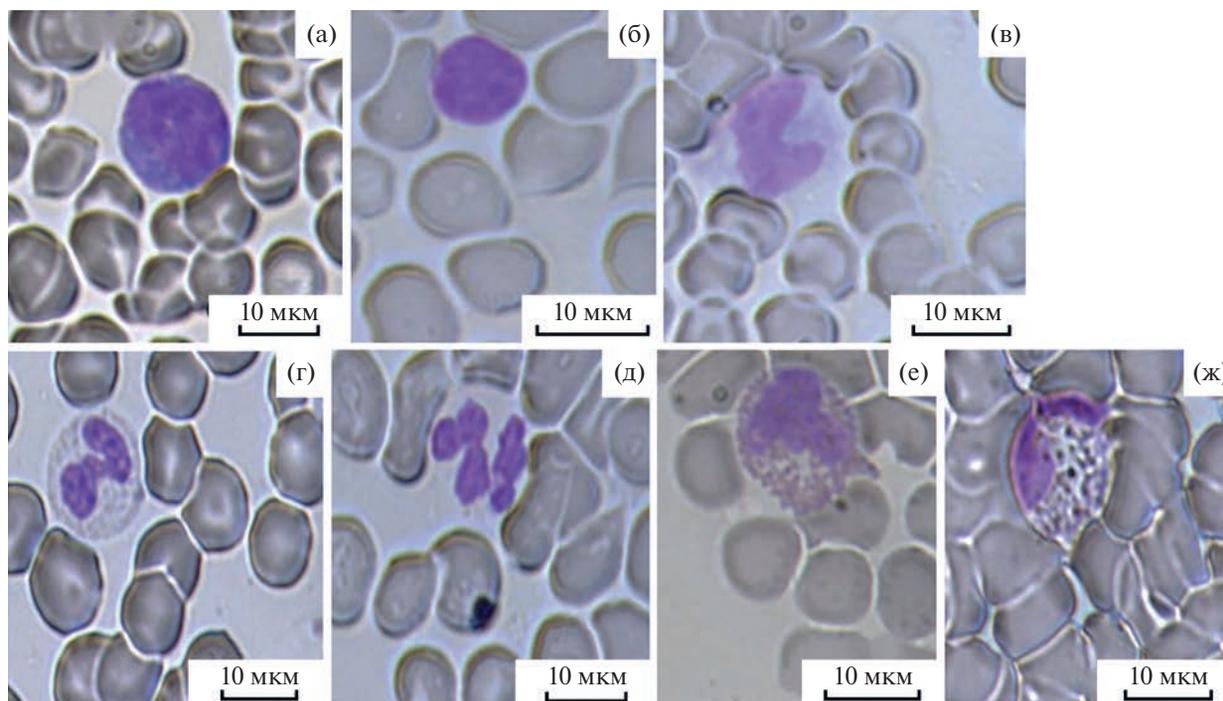


Рис. 2. Клетки крови байкальской нерпы: а – большой лимфоцит, б – малый лимфоцит, в – моноцит, г – палочко-ядерный нейтрофил, д – сегментоядерный нейтрофил, е – эозинофил, ж – базофил. Увеличение ($\times 2000$).

большинства форм лейкоцитов в периферической крови байкальской нерпы и других ластоногих (Кавцевич, 2011; Ерохина и др., 2020; Кавцевич и др., 2020а, 2020б). Следует отметить, что в лейкограммах взрослых серых и гренландских тюленей и кольчатой нерпы ниже доля палочко-ядерных нейтрофилов ($\leq 5\%$). Также у кольчатой нерпы доля лимфоцитов не превышает 15%. Обнаруженные различия, вероятно, связаны с видовыми, возрастными особенностями и условиями среды обитания. Еще одна особенность – высокое содержание эозинофилов у кольчатой нерпы и гренландских тюленей (13 и 19% соответственно). Наиболее вероятные причины эозинофилии – паразитарные инвазии или аллергические реакции различного происхождения. Также у морского зайца, серых, гренландских тюленей и тюленей-хохлачей отмечено явление “физиологического перекреста”, т.е. уравнивания количества нейтрофилов и лимфоцитов (Кавцевич, Минзюк, 2017; Кавцевич и др., 2020а, 2020б) в разные периоды онтогенеза.

Выводы. Впервые получены данные о составе, размерах, доли содержания различных форм лейкоцитов в периферической крови байкальской нерпы. Установлено преобладание нейтрофилов и лимфоцитов и незначительное содержание других форм лейкоцитов. У молодых особей, по сравнению с взрослыми нерпами, отмечено достоверно низкое процентное содержание палочко-ядерных нейтрофилов и высокое – эозинофилов.

Выявлено сходство с морскими ластоногими по составу большинства форм лейкоцитов и различие – по доле палочко-ядерных нейтрофилов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121050500046-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ерохина И.А., Кавцевич Н.Н., Минзюк Т.В. 2020. Гематологические и биохимические параметры серого тюленя *Halichoerus grypus* (Phocidae) Кандалакшского государственного природного заповедника (Россия) // Nature Conservation Res. Заповедная наука. V. 5(1). P. 31. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.003>
- Иванов Т.М. 1936. К вопросу о питании байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin) и методика его изучения // Изв. Биол.-географ. НИИ при ВСГУ. Т. 7. Вып. 1–2. С. 137.
- Ильина П.О., Шибанова П.Ю., Глазов Д.М. и др. 2022. Визуальные учеты численности байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) на летних береговых лежбищах острова Тонкий архипелага Ушканьи острова // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН): Матер. конф. с международным участием. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 130.
- Кавцевич Н.Н. 2011. Морфологические и цитохимические особенности клеток крови морских млекопитающих.

- тающих в связи с адаптацией к среде обитания: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск.
- Кавцевич Н.Н., Минзюк Т.В. 2017. Возрастные особенности клеточного состава крови тюленей // Тр. ВНИРО. Т. 167. С. 78.
- Кавцевич Н.Н., Ерохина И.А., Минзюк Т.В. 2020а. Фагоцитарная активность лейкоцитов гренландских тюленей // Докл. Российской академии наук. Науки о жизни. Т. 495. С. 562.
<https://doi.org/10.31857/S2686738920060116>
- Кавцевич Н.Н., Ерохина И.А., Светочев В.Н. и др. 2020б. Экологические и эколого-физиологические исследования ластоногих Баренцева, Белого и Карского морей в 2015–2019 гг. // Тр. Кольского науч. центра РАН. Т. 11. № 4–7. С. 198.
<https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.11.4.009>
- Мещерский С.И., Мещерский И.Г., Соловьева М.А. и др. 2022. Байкальская нерпа – особенности генетического разнообразия и генетической структуры популяции // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН): Матер. конф. с междунар. участием. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 229.
- Млекопитающие Советского Союза. 1976. Т. 3. Ластоногие и зубатые киты. М.: Высш. шк.
- Пастухов В.Д. 1969. О некоторых показателях состояния стада и о промысле байкальской нерпы // Морск. млекопитающие. М.: Наука. С. 117.
- Пастухов В.Д. 1993. Нерпа Байкала: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: Изд-во “Наука”.
- Петерфельд В.А., Ткачев В.В., Болтнев Е.А. и др. 2022. Учет численности приплода байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) в 2021 г. // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН): Матер. конф. с междунар. участием. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 270.
- Петров Е.А. 2009. Байкальская нерпа. Улан-Удэ: ИД “ЭКОС”.
- Сватощ З.Ф. 1926. Байкальский тюлень // Матер. Баргузинской экспедиции Г.Г. Доппельмайра 1914–1915 гг. Верхнеудинск. Ленинград: Изд-во Госплана БМ АССР. С. 151.
- Старииков Г.В. 1977. Голомянки Байкала. Новосибирск: Изд-во “Наука”.
- Ткачев В.В., Варнавский А.В., Бобков А.И., Тугарин А.И. 2016. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 3. № 1 (9). С. 53.
<https://doi.org/10.31857/S0044513423010087>
- Goertz C.E.C., Reichmuth C., Thometz N.M. et al. 2019. Comparative health assessments of Alaskan ice seals // *Frontiers in Vet. Sci.* V. 6. A. 4. S. 1.
<https://doi.org/10.3389/fvets.2019.00004>
- Gulland F.M.D., Dierauf L.A., Whitman K.L. 2018. Appendix 1: normal hematology and serum chemistry ranges // *CRC Handjournal of Marine Mammal Medicine*. New York: CRC Press. P. 1003.
<https://doi.org/10.1111/mms.12698>
- Watanabe Y.Y., Baranov E.A., Miyazaki N. 2020. Ultrahigh foraging rates of Baikal seals make tiny endemic amphipods profitable in Lake Baikal // *PNAS*. V. 117. № 49. P. 31242.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2014021117>

Peripheral Blood Cells Composition of the Baikal Seal

I. I. Gordeev^{1, 2}, E. A. Boltnev¹, T. A. Suvorova^{3, *}, D. V. Mikryakov³, and L. V. Balabanova³

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

³Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: tanya@ibiw.ru

The cellular composition of the peripheral blood of the Baikal seal *Phoca sibirica* (Gmelin, 1788) has been studied. In blood smears, various cells were found: large and small lymphocytes, monocytes, neutro-, eosino- and basophils. Analysis of the leukogram showed the predominance of neutrophils and lymphocytes among white blood cells. The proportion of the content of various forms of leukocytes corresponded to similar data of marine representatives of true seals (Phocidae).

Keywords: Baikal seal (*Phoca sibirica*), leukogram, leukocytes

Najas marina (Hydrocharitaceae) НА ЮГЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ – НАХОДКИ ПОСЛЕ СТОЛЕТНЕГО ПЕРЕРЫВА¹

© 2023 г. Д. Ю. Ефимов^{a, *}, А. В. Пименов^b, А. А. Бобров^{a, c}

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

^bКрасноярский краевой музей, Красноярск, Россия

^cТюменский государственный университет, AquaBioSafe, Тюмень, Россия

*e-mail: dnsfmv@gmail.com

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

После доработки 06.06.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

На юге Красноярского края (Средняя Сибирь, Россия) присутствие *Najas marina* было подтверждено новыми находками, в дополнение к историческим коллекциям, которые собраны >100 лет назад в Южно-Минусинской котловине. Этот вид дополнительно обнаружен в трех озерах Северо-Минусинской котловины – самые северные местонахождения в Красноярском крае. Согласно нашим находкам, опубликованным данным и гербарным коллекциям из Средней Сибири и прилегающих регионов, все экземпляры крупных наяд относятся к *N. marina* s. str. Этот вид встречается в озерах, расположенных в ландшафтах с морскими и озерными отложениями в межгорных впадинах с континентальным засушливым климатом. Повышение засушливости климата в Южной Сибири будет способствовать конкурентным преимуществам популяций *N. marina*, их появлению и распространению на исследуемой территории в связи со снижением уровня воды и повышением солености, которые происходят время от времени и носят неустойчивый характер.

Ключевые слова: водные сосудистые растения, Красноярский край, морфология, распространение, факторы окружающей среды, экология

DOI: 10.31857/S0320965223060104, EDN: KEYROS

Najas marina (Hydrocharitaceae) in Southern Middle Siberia, Refinds after a Century-Old Recess¹

D. Yu. Efimov^{a, *}, A. V. Pimenov^b, and A. A. Bobrov^{a, c}

^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

^bKrasnoyarsk Regional Museum, Krasnoyarsk, Russia

^cTyumen State University, AquaBioSafe, Tyumen, Russia

*e-mail: dnsfmv@gmail.com

In the south of the Krasnoyarsk Territory (Middle Siberia, Russia), the presence of *N. marina* was confirmed by new findings, in addition to historical collections, which were made more than 100 years ago in the South-Minusinsk basin. We have found this species additionally in three lakes in the North-Minusinsk basin, which are the northernmost localities in the Krasnoyarsk Territory. According to our findings, published data, and herbarium collections from Middle Siberia and adjacent regions, all specimens of large *Najas* belong to *N. marina* s. str. The species occur in lakes situated in landscapes with marine and lacustrine deposits in intermountain depressions with a continental arid climate. The increase of aridity of climate in southern Siberia will contribute to competitive advantages for populations of *N. marina*, their emerging and distribution in the studied area in connection with decreasing water level and increasing salinity which happen time to time and has fluctuating character.

Keywords: aquatic vascular plants, distribution, ecology, environmental factors, Krasnoyarsk Territory, morphology

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 591.69-755.625.3

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПАРАЗИТАХ *Pungitius pungitius*
(Pisces, Gasterosteidae) В БАССЕЙНЕ ВОЛГИ

© 2023 г. О. В. Минеева^а, *, Д. Ю. Семенов^б

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

^бУльяновский государственный университет, Ульяновск, Россия

*e-mail: ksukala@mail.ru

Поступила в редакцию 01.03.2023 г.

После доработки 24.05.2023 г.

Принята к публикации 25.05.2023 г.

При изучении паразитов девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (L., 1758), вселенца в бассейне Волги, обнаружены кишечные нематоды *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843) Lomakin et Trofimenko, 1982 и *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845) Railliet, 1916. Оба вида впервые отмечены в паразитофауне хозяина в европейской части России. Приведены данные о встречаемости и интенсивности инвазии рыб червями.

Ключевые слова: девятииглая колюшка, чужеродный вид, нематоды, Волга, Куйбышевское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965223060359, **EDN:** LXQRBX

Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L., 1758) — циркумполярный вид, широко распространенный в северных морях. В Европе эта мелкая стайная рыба встречается в континентальных и островных пресноводных водоемах и морских прибрежных водах бассейнов Северного, Балтийского, Норвежского, Белого и Баренцева морей (Решетников, 2003). С середины 1980-х гг. отмечено расселение и последующая натурализация *P. pungitius* в реках, впадающих в Черное и Каспийское моря (Klevakin et al., 2011; Ризевский, 2017), однако пути ее проникновения неясны.

В бассейне р. Волги девятииглая колюшка достоверно известна в верхнем и среднем течении. Редка в водохранилищах, но обычна в небольших реках, часто образует локальные популяции с высокой численностью, становясь при этом доминирующим видом в отдельных биотопах (Семенов, 2009; Klevakin et al., 2011). Куйбышевское водохранилище и его притоки (реки Маза, Тайдаков, Елаурка и др.), очевидно, являются южной границей распространения *P. pungitius* в Волжском бассейне. Продвижение этого холодноводного вида дальше на юг может быть лимитировано температурным фактором, напряженным кислородным режимом, особыми требованиями к нерестовому субстрату, а также следует учитывать возможные трудности встраивания северного вселенца в систему пищевых взаимоотношений в многовидо-

вых ихтиоценозах низких широт (Bolotova et al., 2010).

В настоящее время изучен целый ряд особенностей биологии и экологии девятииглой колюшки в приобретенной части ареала (морфологические признаки, численность, рост, плодовитость, внутривидовая изменчивость, питание) (Семенов, 2009; Klevakin et al., 2011). В то же время в паразитологическом отношении *P. pungitius* остается одной из самых малоизученных рыб Волги. В единственном опубликованном исследовании установлена инвазия вселенца метациклической трематоды *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876 в верхнем течении реки (Соколов, 2000).

Ихтиологический материал собирали в августе 2020 г. во II Криушинском заливе Ульяновского плеса Куйбышевского водохранилища (54°11'17" с.ш., 48°52'22" в.д.). Залив непосредственно сообщается с водохранилищем лишь весной, в остальное время изолирован от него (перекрывается галечным валом шириной от 3 до 5 м). В состав ихтиофауны водоема входят серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch), обыкновенная уклейка *Alburnus alburnus* (L.), речной окунь *Perca fluviatilis* (L.), обыкновенная щука *Esox lucius* (L.), обыкновенная шиповка *Cobitis taenia* (L.) каспийский бычок-головач *Neogobius iljini* (Vasiljeva et Vasiljev) и бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* (Pall.). При этом доминантом по встречаемости в

Таблица 1. Зараженность *Pungitius pungitius* нематодами в Куйбышевском водохранилище

Паразит	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843) Lomakin et Trofimenko, 1982	11.11 ± 3.99	1–18	0.49 ± 0.30
<i>Rhabdochona denudata</i> (Dujardin, 1845) Railliet, 1916	42.86 ± 6.28	1–24	2.68 ± 0.70

исследуемом заливе является девятииглая колюшка (82.8%) (Семенов, 2009).

Для изучения макропаразитов *Pungitius pungitius* исследовали 63 экз. рыб, которых на месте лова фиксировали 70%-ным этанолом. Выборка включала животных с длиной тела (SL, стандартная длина) от 17.1 до 34.0 мм (среднее значение 24.5 ± ± 0.5 мм). После предварительного отмачивания в воде проводили наружный осмотр (плавники и жаберные дуги просматривались под биноклем) и компрессорным методом исследовали внутренние органы рыб (сердце, мочевой и желчный пузыри, печень, селезенку, кишечник, брыжейку, гонады, почки, глаза, головной и спинной мозг, мускулатуру). Нематоды изучались по глицериновым препаратам (Быховская-Павловская, 1985). Видовая диагностика червей осуществлялась по соответствующему ключу (Определитель..., 1987). Зараженность *P. pungitius* макропаразитами оценивали по экстенсивности инвазии, индексу обилия и интенсивности инвазии.

В исследованном участке Куйбышевского водохранилища у девятииглой колюшки обнаружены только два вида нематод – *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843) Lomakin et Trofimenko, 1982 и *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845) Railliet, 1916, паразитирующие в кишечнике хозяина (табл. 1).

Pseudocapillaria tomentosa (Dorylaimea, Capillariidae) – паразит широкого круга рыб умеренных и южных широт, однако чаще встречается у карповых. Заражение хозяина осуществляется либо при заглатывании из толщи воды яиц, содержащих инвазионные личинки *P. tomentosa*, либо при потреблении зараженных личинками нематоды олигохет (роль последних в жизненном цикле данного паразита до конца не ясна) (Определитель..., 1987). *P. tomentosa* – патогенный вид, вызывающий у рыб разнообразные патологические поражения кишечника – от незначительных воспалений до злокачественных новообразований (Gaulke et al., 2019; Kent et al., 2021).

Rhabdochona denudata (Chromadorea, Rhabdochonidae) широко распространена в водоемах Палеарктики. Ее развитие протекает с участием личинок поденок родов *Heptagenia*, *Ephemerella*, *Ephemerella*, *Ecdyonurus*, *Caenis* и ручейников рода *Hydropsyche* в качестве промежуточных хозяев. Зрелая нематода – специфичный паразит карпо-

вых рыб (Определитель..., 1987). Однако встречается и у представителей других семейств (Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae, Osmeridae, Esocidae, Percidae и др.), причем часто с высокими показателями инвазии (Румянцев, 2007; Барская и др., 2008).

Видовой состав червей и уровень зараженности ими девятииглой колюшки (табл. 1) подтверждают значительную роль бентосных организмов в питании рыб. В нашем исследовании по частоте встречаемости в желудках хозяина преобладали личинки насекомых (хируномид, ручейников и стрекоз). В меньшей степени колюшкой потреблялись брюхоногие моллюски и ракообразные (Ostracoda, Cladocera).

Общая зараженность *Pungitius pungitius* нематодами составила 49.21 ± 6.35%, при этом три особи хозяина инвазированы одновременно обоими видами круглых червей. *Pseudocapillaria tomentosa* и *Rhabdochona denudata*, неспецифичные для рыб сем. Gasterosteidae, отсутствуют у колюшки в европейской части нативного ареала (Митенев, Шульман, 2005, 2010; Румянцев, 2007). Очевидно, нематоды приобретены рыбами в водоеме-реципиенте.

Обнаружение у *Pungitius pungitius* червей, приуроченных к другим массовым представителям ихтиофауны, характерно для этого хозяина и в других водоемах. Так, в бассейне Енисея на колюшку перешли паразиты лососевых и сиговых рыб цестоды *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 и *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) Kessler, 1868, скребни *Echinorhynchus salmonis* Müller, 1784 и *E. truttae* Schrank, 1788 (Пугачев, 1984). В водоемах Камчатки у *P. pungitius* отмечены приуроченные к лососевидным рыбам трематоды *Phyllodistomum umblae* (Fabricius, 1780) Bakke, 1982, *Crepidostomum farionis* (Müller, 1780) Lühe, 1909 и цестода *Eubothrium salvelini* (Schrank, 1790) Nybelin 1922 (Соколов, 2010).

Полученные нами данные являются первыми сведениями о макропаразитах *Pungitius pungitius* Средней Волги. В Куйбышевском водохранилище колюшка инвазирована лишь двумя видами нематод – широкоспецифичной *Pseudocapillaria tomentosa* и приуроченной к карповым рыбам *Rhabdochona denudata*, которых мы впервые регистрируем в составе гельминтов данного хозяина в европейской части России. В целом следует отметить, что фауна метазойных паразитов *Pungitius*

pungitius, обитающей у южной границы своего распространения в Волге (Куйбышевское водохранилище), весьма обеднена. В европейской части нативного ареала для девятииглой колюшки известно 28 видов многоклеточных паразитов, 8 из которых проявляют специфичность к рыбам сем. Gasterosteidae (Митенев, Шульман, 2005, 2010; Румянцев, 2007).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки “Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барская Ю.Ю., Иешко Е.П., Лебедева Д.И. 2008. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука.
- Митенев В.К., Шульман Б.С. 2005. Паразитофауна колюшковых (Gasterosteidae) водоемов Кольского региона // Паразитология. Т. 39. Вып. 1. С. 16.
- Митенев В.К., Шульман Б.С. 2010. Эколого-фаунистический обзор паразитов рыб Умбозера (Кольский полуостров) // Паразитология. Т. 44. Вып. 5. С. 406.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Л.: Наука.
- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: Наука.
- Решетников Ю.С. 2003. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка // Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука. С. 45–47.
- Ризевский В.К. 2017. Морфометрические параметры девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) из водоемов бассейна Черного моря // Вестник Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. № 4. С. 33.
- Румянцев Е.А. 2007. Паразиты рыб в озерах европейского Севера (фауна, экология, эволюция). Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского гос. ун-та.
- Семенов Д.Ю. 2009. Биоэкологическая характеристика девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Куйбышевского водохранилища // Известия Самарского науч. центра РАН. Т. 11. № 1. С. 181.
- Соколов С.Г. 2000. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономическое и экологическое разнообразие, зоогеография): Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН.
- Соколов С.Г. 2010. Паразиты колюшковых рыб (Gasterosteidae) бассейна р. Утхолок (северо-западная Камчатка) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 3. С. 56.
- Bolotova N.L., Konovalov A.F., Borisov M.Y., Dumnich N.V. 2010. Natural and anthropogenic factors of the establishing of invasive fish populations in the aquatic ecosystems of the Vologda region // Russ. J. Biol. Invasions. V. 1. № 4. P. 251. <https://doi.org/10.1134/S207511710040028>
- Gaulke C.A., Martins M.L., Watral V.G. et al. 2019. A longitudinal assessment of host-microbe-parasite interactions revolves the zebrafish gut microbiome's link to *Pseudocapillaria tomentosa* infection and pathology // Microbiome. V. 7. № 1. P. 10. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0622-9>
- Kent M.L., Wall E., Sichel S. et al. 2021. *Pseudocapillaria tomentosa*, *Mycoplasma* spp., and intestinal lesions in experimentally infected zebrafish *Danio rerio* // Zebrafish. V. 18. № 3. P. 207–220. <https://doi.org/10.1089/zeb.2020.1955>
- Klevakin A.A., Loginov V.V., Moreva O.A., Tarbeev M.L. 2011. Biological features of ninespine stickleback *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) of the local population of the Ushakovka river // Russ. J. Biol. Invasions. V. 2. № 2–3. P. 191. <https://doi.org/10.1134/S207511711030064>

New Data on Parasites of *Pungitius pungitius* (Pisces, Gasterosteidae) in the Volga River Basin

O. V. Mineeva^{1, *} and D. Yu. Semenov²

¹Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Science, Institute of Ecology of Volga River Basin of the Russian Academy of Science, Tolyatti, Russia

²Ulyanovsk State University, Ulyanovsk, Russia

*e-mail: ksukala@mail.ru

During the study of parasites of the ninespine stickleback *Pungitius pungitius*, a resident in the Volga basin, intestinal nematodes *Pseudocapillaria tomentosa* and *Rhabdochona denudata* were found. Both species are recorded for the first time in the parasite fauna of the host of the European part of Russia. Data on the occurrence and intensity of fish invasion by worms are presented.

Keywords: *Pungitius pungitius*, alien species, nematodes, Volga, Kuibyshev reservoir