

ISSN 0320-9652

Том 17, Номер 4

Июль - Август 2024



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



СОДЕРЖАНИЕ

Том 17, номер 4, 2024

Структура и функционирование водных экосистем

Изучение динамики процессов трансформации соединений азота и фосфора в экосистеме Вислинского залива Балтийского моря с помощью методов математического моделирования

К. А. Подгорный, О. А. Дмитриева

505

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Обзор видов рода *Tobrillus* (Nematoda, Triplonchida)

Т. В. Наумова, В. Г. Гагарин

527

Разнообразие стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae) из планктона водоемов и водотоков горно-лесной зоны Южного Урала

Л. В. Снитко, В. П. Снитко

537

Высшая водная растительность

Состав низкомолекулярного метаболома *Potamogeton perfoliatus* (Potamogetonaceae) как индикатор трансформации экологического состояния литоральной зоны

Ю. В. Крылова, Е. А. Курашов, Е. В. Протопопова, В. В. Ходонович, Е. Я. Явид, Г. И. Кухарева

555

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Стратегии акклимации черноморской диатомовой водоросли *Ditylum brightwellii* к высокой интенсивности света

Л. В. Стельмах, О. С. Алатарцева

566

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Макрозообентос сообществ высшей водной растительности береговой зоны Горьковского водохранилища в пределах Государственного природного заказника “Ярославский”

Е. Г. Пряничникова, А. В. Тихонов, Е. А. Флерова, М. И. Андреева, А. С. Ключников

577

Ихтиология

Влияние потепления климата на популяционные показатели рыб водоемов Верхней Волги

Ю. В. Герасимов, Ю. И. Соломатин, М. И. Базаров, О. М. Лапшин, А. И. Цветков

587

Генетические особенности популяции леща *Abramis brama* из озерной системы Национального парка “Себежский”

Ф. С. Лобырев, А. В. Семенова, М. Н. Мельникова, Е. А. Пивоваров, С. Д. Павлов, В. Р. Хохряков, Е. А. Кислица

604

Генетический полиморфизм и дифференциация популяций стерляди <i>Acipenser ruthenus</i> (Acipenseridae) бассейнов Нижнего Иртыша и Средней Оби Г. И. Волосников, О. Н. Жигилева, А. А. Стафеева	614
Состояние тепловодной ихтиофауны в водных объектах Архангельской обл. Сообщение 1. Формирование и распространение А. П. Новоселов, Г. А. Дворянkin	625
Биологические параметры осетровых рыб р. Урала на территории Республики Казахстан по данным незаконного, несообщаемого и нерегулируемого вылова Е. В. Микодина, Г. И. Рубан, Г. М. Шалгимбаева	633

Паразитология гидробионтов

Температурная адаптация в постэмбриональном развитии скребня <i>Acanthocephalus tenuirostris</i> (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae) Е. И. Михайлова	640
---	-----

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Комплекс стероидных гормонов у беспозвоночных гидробионтов С. М. Никитина, Ю. Ю. Полунина	648
--	-----

Водная токсикология

Токсические эффекты в последующих поколениях от полдозависимого воздействия 2,3',4,4',5-пентахлорбифенила (ПХБ 118) на <i>Danio rerio</i> Д. А. Коцур, А. П. Новоселов, Т. Ю. Сорокина, А. С. Аксенов, В. П. Чащин	661
Микропластик в абиотических и биотических компонентах Мешинского залива Куйбышевского водохранилища (Республика Татарстан) Н. Ю. Степанова, К. А. Шевчук, Л. С. Кузьмин, А. Р. Гайсин	670

Краткие сообщения

Первые сведения о низкомолекулярном метаболите <i>Lobelia dortmanna</i> (Campanulaceae, Magnoliophyta), произрастающем на Северо-Западе Российской Федерации А. М. Чернова, Д. А. Филиппов, Е. А. Курашов	677
--	-----

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.5.081.001(261.245)

ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ПРОЦЕССОВ ТРАНСФОРМАЦИИ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И ФОСФОРА В ЭКОСИСТЕМЕ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДОВ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

© 2024 г. К. А. Подгорный^{a, *}, О. А. Дмитриева^{a, b}

^aАтлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“АтлантНИРО”), Калининград, Россия

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

*e-mail: karborok@mail.ru

Поступила в редакцию 03.02.2023 г.

После доработки 10.07.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

Методами математического моделирования проведено системное исследование взаимодействия гидробиологических, гидрохимических, гидрологических и гидрофизических процессов, которые протекают в экосистеме Вислинского залива (ВЗ) Балтийского моря с учетом процессов в деятельном слое донных отложений (ДО). Проанализированы особенности динамики соединений азота и фосфора, времени оборота и составляющих баланса соединений биогенных элементов в экосистеме ВЗ, а также степени их временной изменчивости. Показано, что изменчивость соединений азота и фосфора в водной среде возрастает в весенний и осенний периоды. Это связано с увеличением стока рек в залив и повышением уровня внешней биогенной нагрузки на акваторию ВЗ. Модельные расчеты потоков веществ свидетельствуют, что поступление растворенных органических и взвешенных веществ в залив из внешних источников и вынос в Балтийское море – важные процессы, существенным образом влияющие на их содержание в экосистеме ВЗ. Установлено, что при сильных ветрах процесс осаждения взвесей может в значительной степени блокироваться, а интенсивность ресуспензии ДО – существенно возрастать. Анализ основных качественных и количественных особенностей характера временной динамики значений времени оборота растворенного органического азота и растворенного органического фосфора, а также минеральных соединений азота и фосфора свидетельствуют о тесной сопряженности процессов трансформации растворенных органических и неорганических веществ в воде ВЗ. Выполнена количественная оценка процессов потребления и экскреции соединений биогенных элементов разными группами гидробионтов, показана важная роль гетеротрофного бактериопланктона и простейших организмов в процессах трансформации соединений биогенных элементов в экосистеме ВЗ. Модель может быть использована для выполнения сценарного моделирования и анализа возможных изменений экосистемы ВЗ при изменении климатических и антропогенных условий.

Ключевые слова: Вислинский залив, водные экосистемы, биогенные элементы, гетеротрофный бактериопланктон, простейшие, фитопланктон, зоопланктон, бентос, детрит, трофическая цепь, математическое моделирование, экологическая имитационная модель

DOI: 10.31857/S0320965224040019, **EDN:** YKOLOU

ВВЕДЕНИЕ

ВЗ расположен в юго-восточной части побережья Балтийского моря в глубине Гданьского залива (рис. 1). Залив представляет собой узкую,

вытянутую вдоль берега лагуну. По геоморфологическим и гидрологическим признакам ВЗ можно отнести к лагунным экосистемам “полуоткрытого” типа (Науменко, 2007; Александров, 2010), или, по другой классификации, к эстуариям морского типа (Михайлов, Горин, 2012). Площадь водного зеркала российской части акватории залива ~473 км² (~56%), суммарная площадь 838 км² (Гидрометеорологический..., 1971; Transboundary..., 2008). Объем котловины ВЗ ~2.3 км³,

Сокращения: ВВ – взвешенные вещества, ВЗ – Вислинский залив, ДО – донные отложения, РОВ – растворенные органические вещества, DIP – растворенный неорганический фосфор; DON – растворенный органический азот, DOP – растворенный органический фосфор, N_Detr – азот в составе детрита, P_Detr – фосфор в составе детрита.

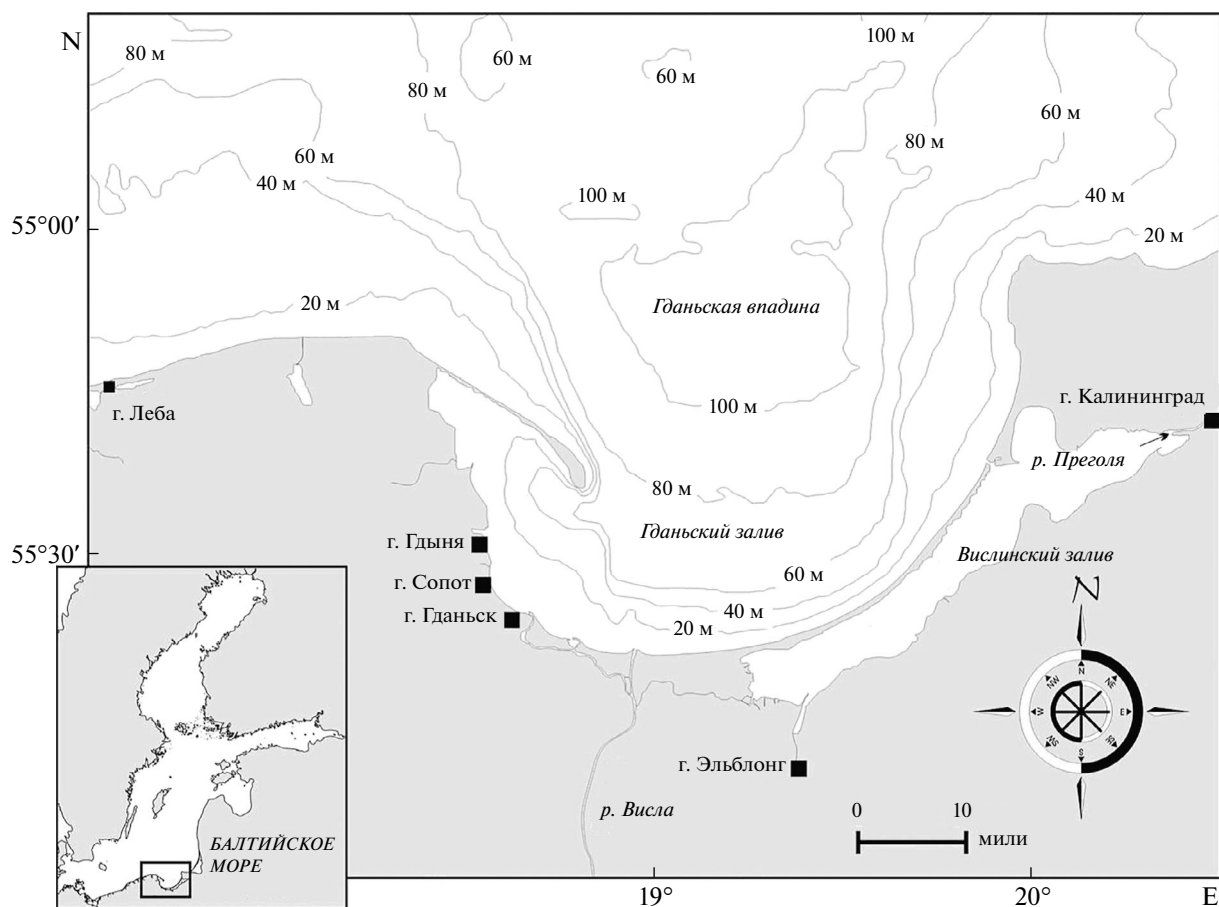


Рис. 1. Географическое положение Вислинского залива Балтийского моря (по: Witek et al., 2003).

максимальная глубина 5.2 м, средняя – 2.7 м. От Гданьского залива Балтийского моря ВЗ отделен песчаной косой и соединяется с ним узким Балтийским проливом шириной 400 м и глубиной 8–12 м. Несмотря на свои небольшие размеры, пролив играет существенную роль в формировании структуры течений, водного и солевого баланса ВЗ, процессах обмена биогенными веществами между Вислинским и Гданьским заливами (Chubarenko, Margoński, 2008; Transboundary..., 2008; Witek et al., 2010).

Гидрологический режим ВЗ формируется под совместным влиянием нескольких факторов. Наиболее важные из них – метеорологические условия, водообмен с Балтийским морем, поступление речных вод и мелководность залива (Гидрометеорологический..., 1971). Отнесение ВЗ к лагунным системам “полуоткрытого” типа (морским эстуариям) обусловлено интенсивным притоком морских вод на фоне относительно слабого речного стока (Михайлов, Горин, 2012). Нагонные явления и активное поступление морских вод в залив связаны с фронтальным положением Балтийского пролива относительно преобладающих ветров западных направлений.

В залив впадает одна из самых крупных рек Калининградской обл. – р. Преголя. Она характеризуется снеговым весенним половодьем и паводочным режимом (Лукашин и др., 2018). Годовой сток р. Преголя достигает 1.53 млн м³, что обеспечивает ~44% всего притока пресной воды в мелководный ВЗ (Krechik et al., 2020). Остальные реки, впадающие в залив, находятся и в российской, и в польской частях. Основные реки, воды которых поступают в залив и за счет которых формируется почти весь материковый сток, – Преголя, Пасленка, Эльблонг, Ногат, Прохладная, Бауда, Мамоновка и Нельма (Domnin et al., 2015). Самые многоводные месяцы – март и апрель, маловодный период длится с июня по октябрь. Количественные оценки внутригодового стока рек и степень их влияния на водный баланс ВЗ даны в работах (Witek et al., 2010; Domnin et al., 2015; Подгорный, 2018).

ВЗ можно рассматривать как опресненный морской водоем. Среднегодовая соленость воды в заливе ~3.7‰. Значения солености могут изменяться в достаточно широких пределах (Александров, 2010). Основные факторы, влияющие на пространственно-временную динамику солено-

сти, — направление и сила ветра. Во время устойчивых ветров западного и северного направлений значительно возрастает заток морских вод, что может приводить к повышению солёности в центральной части залива до 6–8‰ (Гидрометеорологический..., 1971; Transboundary..., 2008). Таким образом, под влиянием речного стока может формироваться “эстуарный барьер” (Михайлов, Горин, 2012) — зона смешения речных и морских водных масс с изменением солёности воды от 1 до 8‰.

Формирование температурного режима вод ВЗ, в основном, обусловлено влиянием климатических условий района (Гидрометеорологический..., 1971; Подгорный, 2018). Ледовые явления начинаются во второй половине декабря, ледостав — в январе. Весенний ледоход наступает в начале февраля, заканчивается в конце марта, иногда — в начале апреля (Гидрометеорологический..., 1971; Лукашин и др., 2018). Средняя продолжительность ледостава составляет 67–75 сут, максимальная — 140 сут. Прогрев воды начинается, как правило, ранней весной. В марте—начале апреля происходит существенное повышение температуры воды. Максимальный прогрев (до 23–25°C) отмечается в июле. В ноябре из-за выхолаживания температура воды понижается до 1–3°C. Для термической структуры ВЗ на протяжении всего года характерна гомотермия (Гидрометеорологический..., 1971). Она обусловлена мелководностью залива, а также достаточно частыми и интенсивными процессами ветрового перемешивания.

Прозрачность воды ВЗ довольно небольшая. Это обусловлено мелководностью залива, частыми волнениями, которые взмучивают донных осадки, и высоким содержанием органической и неорганической взвеси (Гидрометеорологический..., 1971; Чечко, 2002; Александров, 2010; Подгорный, 2018; Подгорный, Дмитриева, 2022). Изменчивость прозрачности зависит от степени волнения, особенностей распределения речной и морской воды, характера течений, степени развития фитопланктона, интенсивности процессов биогидрохимической трансформации органической взвеси и скорости ее осаждения (Чечко, 2002; Chubarenko et al., 2002). Наибольшая прозрачность наблюдается в весенний период до начала активной вегетации фитопланктона (Александров, 2010).

ВЗ имеет большое рыбохозяйственное значение. Он играет важную роль в воспроизводстве запасов целого ряда промысловых видов рыб (Кейда, 2004).

ВЗ — трансграничный водоем. Это определяет необходимость выстраивания паритетных отношений между Россией и Польшей не только в вопросах проведения исследований, но также и в решении задач рационального использования во-

дных биологических ресурсов залива, сохранения и улучшения его экологического состояния (Chubarenko, Margoński, 2008; Transboundary..., 2008; Witek et al., 2010).

Ежегодно в ВЗ поступают большие объемы различных форм соединений азота и фосфора (Александров, 2010; Witek et al., 2010). Поскольку залив аккумулирует значительное количество осадочных, растворенных и взвешенных веществ, в том числе и загрязняющих (Лукашин и др., 2018; Krecchik et al., 2020), его экосистема очень уязвима и чувствительна к процессам эвтрофикации.

Трансформация веществ в водной среде происходит в результате сложного комплекса физико-химических взаимодействий, а также процессов потребления гидробионтами органических и минеральных компонентов, выделения продуктов обмена и отмирания гидробионтов. Изменения биомасс биотических компонентов экосистемы находятся в тесной взаимосвязи с развитием процессов трансформации веществ. При этом осуществляется круговорот соединений биогенных элементов.

Потоки веществ в водной экосистеме ВЗ и трансформация биогенных элементов формируются под совместным влиянием разнообразных внутриводоемных процессов. К ним относятся: взаимодействия и обмен веществ на границах вода — деятельный слой донных отложений и вода — воздух; перераспределение веществ по вертикали и горизонтали в пределах водоема в результате развития термогидродинамических процессов и при взаимодействии с другими водными объектами; поступление веществ из локальных и рассредоточенных источников. Значимость каждого процесса, его пространственно-временную изменчивость необходимо количественно оценить. Использование методов математического моделирования позволяет объединить различную информацию о состоянии водной экосистемы ВЗ и получить комплексную оценку процессов трансформации веществ. При этом становится возможным решение таких важных задач, как воспроизведение внутригодовой, межгодовой динамики концентраций растворенных и взвешенных веществ, а также пространственно-временной изменчивости биотических компонентов экосистемы.

Распространение РОВ и неорганических веществ и ВВ в морских прибрежных мелководных акваториях, морских заливах и устьевых участках рек в естественных условиях — сложный многофакторный, многомерный и многомасштабный динамический процесс (Podgornyj, Leonov, 2017). В зонах смешения речных и морских вод в устьях рек возникают так называемые “маргинальные фильтры” (Лисицын, 1994), в которых происходят важные экосистемные процессы. Скорости

различных химических преобразований, в том числе и скорости важнейших процессов биохимических трансформаций соединений биогенных элементов в таких зонах значительно выше, чем в открытом море. Биологические процессы включают в себя деятельность живых организмов — от бактерий и простейших до зоопланктона. Важную роль в ряде случаев могут играть макрофиты. За счет биологических процессов осуществляется преобразование растворенных и взвешенных форм, в частности, биогенных элементов; перевод растворенных элементов во взвесь; биофильтрация, то есть извлечение взвеси из воды и перевод ее в донные осадки. Таким образом, морские прибрежные мелководные акватории, морские заливы и устьевые участки рек — это уникальные системы “химического и биохимического реактора” (Лисицын, 1994), которые функционируют в условиях сравнительно небольших глубин и невысоких температур. В функционировании эстуариев важное место занимают процессы образования и разложения ОВ. Органическое вещество (РОВ и ВВ) в природных водах играет ключевую роль в различных природных процессах, которые протекают в водной среде. Особенно велика его роль в мелководных акваториях, заливах и шельфовых морях, где концентрации органических (в том числе и взвешенных) веществ могут быть значительными. Например, в Балтийском море концентрации органических компонентов, как правило, в 3–4 раза выше, чем в океанах (Maciejewska, Petrkowiak, 2014, 2015). В водах мелководных лагун содержание органических ВВ обычно еще более значительно и существенным образом влияет на скорости и направленность процессов функционирования этих экосистем.

К сожалению, вопросы изучения процессов распространения и биогидрохимической трансформации ВВ изучаются, в основном, с точки зрения гидрологии, морфологии и гидродинамики (Лисицын, Баренблатт, 1983). Само ВВ при моделировании нередко рассматривают просто как “пассивную примесь” или трассер (Руховец, 1982; Рянжин и др., 1984; Рябченко и др., 2006; Molchanov et al., 2010). Такой подход, безусловно, допустим, но только в случае, когда решается локальная задача изучения пространственно-временной динамики взвесей, попадающих в водную среду в силу разных причин. Однако если ставится более сложная и комплексная задача всестороннего исследования процессов трансформации взвешенных и растворенных неорганических и органических соединений в природных водах, то тогда для ее решения наряду с непосредственными наблюдениями и лабораторными экспериментами необходимо привлекать и разные типы математических моделей водных экосистем, в частности, имитационные модели.

В настоящее время у исследователей имеется опыт применения уже нескольких тысяч экологических моделей водных экосистем разного уровня сложности и назначения. Они используют разнообразный математический аппарат, основаны на самых разных и довольно общих научных концепциях, которые допускают различную математическую формализацию (Айзатуллин, Шамардина, 1980; Ворович и др., 1981; Горстко и др., 1984; Леонов, 1986; Меншуткин, Воробьева, 1987; Воробьева, Меншуткин, 1989; Леонов, 1989; Михайлов и др., 1989; Добрынский, Рогаль, 1993; Цхай, Леонов, 1995; Astrakhantsev et al., 1996; Добрынский, Рогаль, 1997; Савчук, 1997; Цхай, Агейков, 1997; Menshutkin et al., 1998; The coupled..., 1998; Savchuk, Wulff, 1999; Savchuk, 2000; Chen et al., 2002; Астраханцев и др., 2003; Rukhovets et al., 2003; Delft 3D WAQ, 2005; Fulton, 2010; Rukhovets, Filatov, 2010; Fulton et al., 2019; Tskhai, Ageikov, 2020, 2021; Филатов и др., 2022; Isaev et al., 2022; Savchuk et al., 2022). Общепринятой методологии и универсальных методов исследования и моделирования динамики различных элементов природных экосистем в настоящее время не существует. Следует отметить, что применяемые для моделирования экосистем уравнения — не теоретические, а полумпирические.

Имеющийся опыт моделирования показывает, что необходимо учитывать многофакторную зависимость скоростей процессов от условий среды. Важно рассматривать также функциональную зависимость скоростей потребления веществ гидробионтами сразу от всей совокупности имеющихся в водной среде питательных элементов. Примеры построения и практического применения такого рода моделей (в том числе и для морских заливов) содержатся, например, в работах (Леонов, 1986, 1989, 1991; 2008; Леонов и др., 2004, 2005, 1994, 1996; Цхай, Леонов, 1995; Леонов, Сапожников, 1997; Леонов, Стыгар, 2001; Подгорный, Леонов, 2013а, 2013б; Подгорный, 2018; Подгорный, Дмитриева, 2022).

В работе (Подгорный, Дмитриева, 2022) основное внимание уделяли вопросам оценки адекватности имитационной модели экосистемы ВЗ, полное описание которой было дано в работе (Подгорный, 2018). При этом решали несколько важных методических задач, связанных с оценкой эффективности алгоритмов поиска параметров для биогидрохимического блока имитационной модели в условиях недостаточного объема данных наблюдений и сравнительно высокой их дисперсии; оценкой чувствительности модели к изменениям значений модельных параметров; оценкой возможных межгодовых различий значений эмпирических параметров модели. Были представлены некоторые результаты модельных расчетов, подтверждающих способность имита-

ционной модели адекватно воспроизводить имеющиеся данные наблюдений.

Имитационное моделирование позволяет реализовать важное положение о необходимости совместного моделирования динамики наиболее важных компонентов биологической системы и среды ее функционирования (Подгорный, 2003, 2018).

Цель настоящей работы – провести модельное исследование динамики процессов биогидрохимической трансформации органических и неорганических соединений азота и фосфора в воде ВЗ с учетом процессов в деятельном слое ДО, а также системно рассмотреть имеющиеся гидробиологические, гидрохимические и гидрофизические знания о процессах, протекающих в экосистеме ВЗ. Важные задачи моделирования, решаемые в данной работе, связаны с изучением внутрigoдовой динамики соединений азота и фосфора, времени оборота и составляющих баланса соединений биогенных элементов в экосистеме ВЗ, а также степени их временной изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Разработка и формирование структуры экологической имитационной модели проведены с учетом имеющейся гидробиологической и гидрохимической базы данных наблюдений Атлантического океана, которые получают в ходе проведения регулярного многолетнего мониторинга ВЗ. Базы данных содержат сведения о ежемесячных (с марта–апреля по октябрь–ноябрь) измерениях гидрологических, гидрохимических и гидробиологических показателей на 6–9 постоянных станциях в пределах российской части ВЗ. Их расположение соответствует гидрологическому и гидрохимическому делению ВЗ. Гидрохимические исследования проводят стандартными методами химического анализа воды (Методы..., 1978; Руководство..., 2003). При выполнении мониторинга на каждой станции измеряют температуру, соленость, прозрачность воды, эпизодически – содержание ВВ. Гидрохимические измерения включают в себя определения растворенного в воде кислорода, БПК₅, pH, аммонийного азота, азота нитритов и нитратов, фосфора фосфатов, валового азота и валового фосфора. Гидробиологические данные содержат сведения о концентрации хлорофилла *a*, первичной продукции, численностях и биомассах основных систематических групп фито-, зоопланктона и бентосных организмов. Кроме этих данных, нами использованы опубликованные материалы исследований экосистемы залива – российской и польской его частей (Гидрометеорологический..., 1971; Чечко, 2002; Chubarenko et al., 2002; Ежова и др., 2004; Науменко, 2007; Chubarenko, Margoński, 2008; Transboundary..., 2008; Александров, 2010; Witek et

al., 2010; Дмитриева, Семенова, 2012). Методика построения математической модели ВЗ, формирования базы исходных данных гидрохимических и гидробиологических наблюдений, методология подготовки входных данных по гидрологическому и гидрометеорологическому режимам залива рассмотрены в работе (Подгорный, 2018). Модель ВЗ разработана на тех же самых теоретических принципах и методологических предпосылках, которые ранее использовали при создании и всесторонней проверке имитационной математической модели для исследования процессов в экосистеме Невской губы Финского залива (Подгорный, 2003; Подгорный, Леонов, 2013а, 2013б; Podgorny, Leonov, 2015). В отличие от модели, которая разработана для Невской губы, в структуру модели ВЗ внесены существенные дополнения и изменения. В частности, в модели ВЗ рассматриваются циклы соединений четырех биогенных элементов (С, N, P, Si); процессы с участием трех систематических групп фитопланктона (диатомовых и зеленых водорослей, цианобактерий); двух групп зоопланктона (мирной и хищной); макрофитов; пяти систематических групп бентосных организмов (хирономид, олигохет, полихет, моллюсков, мизид); учтены процессы биогидрохимической трансформации в верхнем деятельном слое донных отложений; учтено влияние ветроволновой нагрузки на процессы седиментации ВВ и ресуспензии ДО и ряд других процессов.

Структура экологической части имитационной модели экосистемы ВЗ состоит из нескольких базовых блоков (Подгорный, 2018). Основной компонент всей модели – биогидрохимический блок. Его использование после выполнения необходимых процедур параметрической настройки позволяет количественно исследовать механизмы процессов биогидрохимической трансформации соединений С, N, P, Si и динамики растворенного кислорода в экосистеме ВЗ. При этом одновременно учитывают как взаимодействия компонентов экосистемы, так и совокупное воздействие на них природных и антропогенных факторов. В модели реализована совместная математическая формализация процессов трансформации биогенных веществ для водной среды и верхнего (деятельного) слоя ДО. Биогидрохимический блок имитационной модели состоит из двух взаимосвязанных и взаимозависимых частей: “Планктонного блока” и блока “Бентос” (Подгорный, 2018). В данной работе представлены результаты моделирования процессов трансформации только для соединений азота и фосфора.

Структуры циклов азота и фосфора в планктонном блоке модели показаны на рис. 2. На этих схемах символами C_i обозначены концентрации (мг/л) рассматриваемых в модели соединений биогенных элементов. Символами B_i^j обозначены биомассы (мг/л). В этом представлении

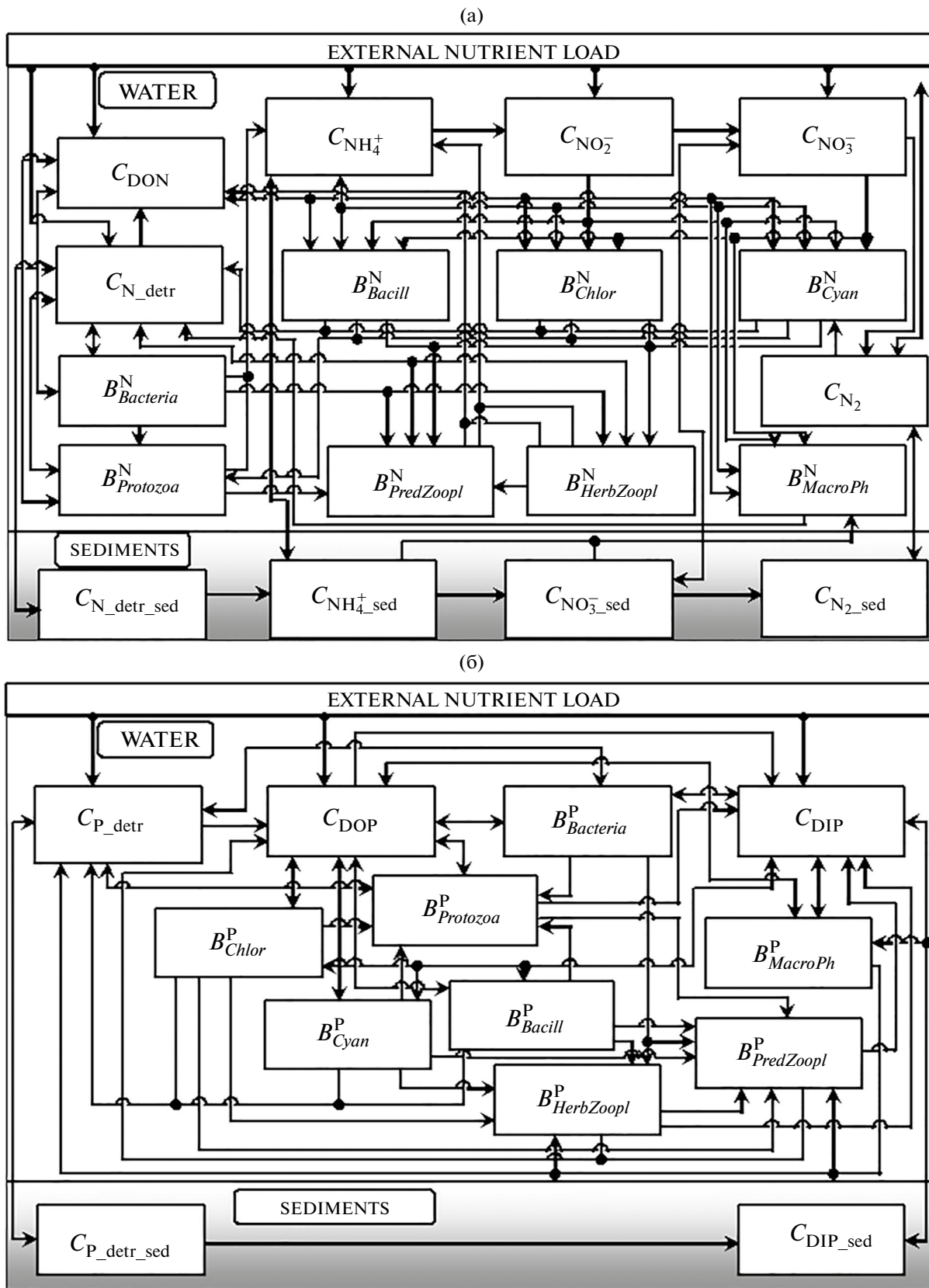


Рис. 2. Структура циклов азота (а) и фосфора (б) в планктонном блоке имитационной модели экосистемы Вислинского залива Балтийского моря. *Bacill* – диатомовые водоросли, *Chlor* – зеленые водоросли, *Cyan* – цианобактерии, *HerbZoopl* – мирный зоопланктон, *MacroPh* – макрофиты, *PredZoopl* – хищный зоопланктон.

индекс i задает сокращенное название биотических компонентов модели, а индекс j определяет, в единицах какого биогенного элемента (N или P) выражена их биомасса.

Построение бентосного и планктонного блоков имитационной модели ВЗ проведено на основе одних и тех же методологических принципов и подходов (Подгорный, 2018). Этим обеспечено внутреннее логическое единство и функциональное единообразие в описании всей совокупности наиболее важных биогидрохимических процессов, которые рассмотрены в модели. Выполнение модельных расчетов требует одновременного использования и планктонного, и бентосного блока модели. Сопряжение этих двух блоков в единый биологический блок происходит через соответствующие потоки вещества. На каждом шаге по времени они определяют скорости изменения всех компонентов модели в результате процессов их биогидрохимической трансформации и внутритроновых биологических циклов.

Вспомогательные блоки имитационной модели позволяют задать значения эмпирических параметров модели; импортировать необходимые для расчетов метеорологические, гидрологические, гидрохимические данные (скорость и направление ветра, температуру и соленость воды, интенсивность солнечной радиации на водной поверхности, внешнюю биогенную нагрузку, интенсивность речного стока, водообмен с Гданьским заливом Балтийского моря), данные натуральных наблюдений и начальные данные; выполнить расчеты времени оборота и потоки растворенных и взвешенных веществ между выделенными компонентами модели; осуществить графическое представление результатов моделирования с сохранением всех графиков; сохранить данные моделирования в виде текстовых файлов, а также выполнить экспорт результатов расчетов в таблицы Excel в определенном формате представления данных для последующего их дополнительного анализа. Имеется также важный вспомогательный блок, который позволяет в автоматическом режиме осуществить процедуры подбора ряда эмпирических параметров имитационной модели по имеющимся рядам данных непосредственных наблюдений (Подгорный, 2003; Podgorny, Leonov, 2015).

Для задания внешней биогенной нагрузки на экосистему ВЗ использовали массивы имеющихся данных наблюдений за речным стоком и концентрациями биогенных соединений в воде каждой из рек, впадающих в ВЗ. Кроме того, учитывали поступление соединений биогенных элементов в результате сбросов коммунально-бытовых и промышленных сточных вод г. Калининград. Чтобы задать внешнюю биогенную нагрузку на залив за счет поступления в него морских вод,

использовали имеющиеся измерения концентраций биогенных веществ в верхнем 20-метровом слое воды в северной части Гданьского залива. Необходимые данные по содержанию в морской воде аммонийного азота, нитритного и нитратного азота, общего азота, растворенного неорганического и общего фосфора, неорганического кремния, растворенного в воде кислорода и концентрации хлорофилла a получены из базы данных о состоянии окружающей среды Балтийского моря. Подробно методика подготовки данных по биогенной нагрузке на акваторию ВЗ описана в работе (Подгорный, 2018).

Поскольку с помощью модели изучается внутритроновая динамика циклов разных биогенных элементов, биомассы планктонных и бентосных организмов должны быть одновременно выражены в нескольких единицах (Подгорный, 2018). С учетом выбранной структуры модели и уровня описания циклов биогенных элементов биомассы гетеротрофного бактериопланктона выражены в единицах C, N, P, Si; биомассы простейших организмов, диатомовых водорослей, хищного зоопланктона, хирономид, олигохет, полихет, моллюсков, мизид – в единицах N, P, Si; цианобактерий и зеленых водорослей, хищного зоопланктона, макрофитов – в единицах N, P. В планктонном блоке имитационной модели рассматриваются 45 переменных состояния, из них 35 переменных относятся к водной среде и 10 – к ДО. В блоке “Бентос” модели экосистемы ВЗ рассматриваются 15 переменных состояния.

В данной работе параметрическая настройка модели и модельные расчеты проведены для периода 1998–2000 гг. с применением только пространственно-однородного варианта модели. Файлы входных данных подготовлены с помощью процедур сплайн-интерполяции (Подгорный, 2018) с дополнительным применением алгоритмов моделирования нормально распределенных случайных величин (Брандт, 2003).

В модели для пересчета значений сырой биомассы в биомассу, выраженную в единицах углерода, азота, фосфора, кремния использовали следующие соотношения (Гутельмахер, 1986; Andersen, Hessen, 1991; Witek et al., 2010; Kiørboe, 2013; Подгорный, 2018): в 1 мг сырой биомассы бактериопланктона, простейших организмов, фитопланктона, зоопланктона, хирономид, олигохет, полихет и мизид в среднем содержится 0.1 мг углерода (10%), в 1 мг сырой биомассы моллюсков – 0.05 мг углерода (5%); для бактериопланктона, простейших организмов, зоопланктона соотношение C : N : P : Si равно 40 : 10 : 1 : 10, для фитопланктона – 40 : 7 : 1 : 17, для моллюсков – 150 : 10 : 1 : 2; для хирономид, олигохет, полихет и мизид – 90 : 20 : 2 : 1.

Для каждого из трех лет (1998, 1999 и 2000 гг.) все модельные расчеты проводили для всего года (с 1 января по 31 декабря). Шаг по времени был 0.1 сут. При вычислениях принимали, что средняя глубина воды 2.7 м, объем воды 2.3×10^9 м³.

Начальные значения переменных имитационной модели при выполнении процедур поиска параметров задавали либо по имеющимся данным наблюдений, либо путем экспертных оценок с последующим их уточнением с помощью автоматически выполняемых процедур оптимизации (Подгорный, 2003; Podgorny, Leonov, 2015). В качестве начальных значений концентрации Chl_a (хлорофилла *a*) и глубины видимости белого диска (Z_{white}) использовали данные непосредственных наблюдений этих переменных для рассматриваемых лет (1998–2000 гг.) (Witek et al., 2010). Начальные значения коэффициента экстинкции для каждого года выполнения калибровочных расчетов вычисляли по формуле $\epsilon = 1,7 / Z_{white}$ (Александров, 2010; Witek et al., 2010).

При проведении численных экспериментов и выполнении процедур подбора эмпирических параметров имитационной модели задавали постоянными значения (в долях единицы) коэффициентов предпочтения потребления гидробионтами тех или иных пищевых субстратов – соединений азота и фосфора. У каждого *i*-го гидробионта, питающегося на *n* субстратах, для коэффициентов предпочтения должно выполняться условие нормировки, т. е. равенство $\sum_{j=1}^n Pref_{i,j} = 1$ (Подгорный, 2018).

В качестве показателя адекватности модели использован критерий Тейла (Theil, 1971). Процедура подбора параметров биогидрохимического блока имитационной модели формализована в виде алгоритма прямого поиска (Подгорный, 2003; Podgorny, Leonov, 2015). При выполнении калибровки модели использовали имеющиеся данные многолетних гидрохимических (разные компоненты соединений углерода, азота, фосфора, кремния) и гидробиологических (хлорофилл *a*, фито-, зоопланктон, бентос) наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты моделирования показали, что по характерным особенностям внутригодовой динамики значений времени оборота модельных переменных, а также потоков растворенных и взвешенных веществ между выделенными компонентами модели, можно выделить три временных промежутка: 1–120, 121–273, 274–365 сут. В соответствии с этим далее будут представлены основные количественные показатели трансформации соединений биогенных элементов в экосистеме ВЗ.

Растворенный органический азот (рис. 3). В течение первых 120 сут концентрация DON в воде

ВЗ менялась в пределах от 0.24 до 0.51 мг/л и в среднем была ~0.35 мг/л. В этот период временная изменчивость содержания DON в воде относительно невелика. Коэффициент вариации не превышал 20%. Во временном промежутке 121–273 сут концентрация DON в воде постепенно снижалась. В этот период существенно возрасла временная изменчивость. Коэффициент вариации был близок к 50%. В промежутке 120–273 сут концентрация DON в воде ВЗ менялась в пределах 0.14–0.55 мг/л, в среднем ~0.26 мг/л. С 274 до 365 сут средняя концентрация DON в воде увеличилась до 0.2 мг/л, диапазон изменения был 0.15–0.3 мг/л. Коэффициент вариации не превышал 19%.

Количественная оценка значений времени оборота DON позволяет оценить интенсивность круговорота DON в экосистеме ВЗ. Данные моделирования показали, что в промежутке 1–120 сут среднее время оборота DON достигает ~14 сут, диапазон изменчивости – от 8 до 19 сут. На втором временном промежутке среднее время оборота снижается до 4.6 сут, минимальное значение – 2.4 сут. Это свидетельствует о существенной интенсификации биогидрохимических процессов трансформации DON. К концу года время оборота DON снова увеличивается (в среднем 9 сут), диапазон изменчивости – от 4 до 14 сут.

Модельный расчет составляющих баланса DON в экосистеме ВЗ показал, что во временных промежутках 1–120 и 274–365 сут наиболее важные факторы, определяющие содержание DON в воде залива, – его поступление из внешних источников и вынос в море. На втором временном промежутке существенно возрастает роль внутриводоемных процессов биогидрохимической трансформации. Наиболее важны процессы потребления DON гетеротрофными бактериями, экскреции DON планктонными и бентосными организмами. Достаточно существенна и роль простейших организмов. В суммарном годовом балансе потребление DON простейшими достигает примерно половины суммарного потребления DON гетеротрофными бактериями.

Аммонийный азот (рис. 4). Результаты модельных расчетов показали, что в течение всего года минимальные концентрации аммонийного азота в воде ВЗ были 0.04–0.05 мг/л, максимальные менялись в пределах 0.07–0.14 мг/л, а средние – 0.05–0.08 мг/л. Временная изменчивость $N - NH_4^+$ достаточно невелика. Для выделенных временных промежутков значения коэффициентов вариации варьировали от 17 до 20%.

Данные моделирования показали, что на промежутке 1–120 сут среднее время оборота $N - NH_4^+$ достигает ~4 сут, а диапазон изменчивости – 1.8–6.7 сут. На втором временном промежутке среднее время оборота снижается до 2.2 сут,

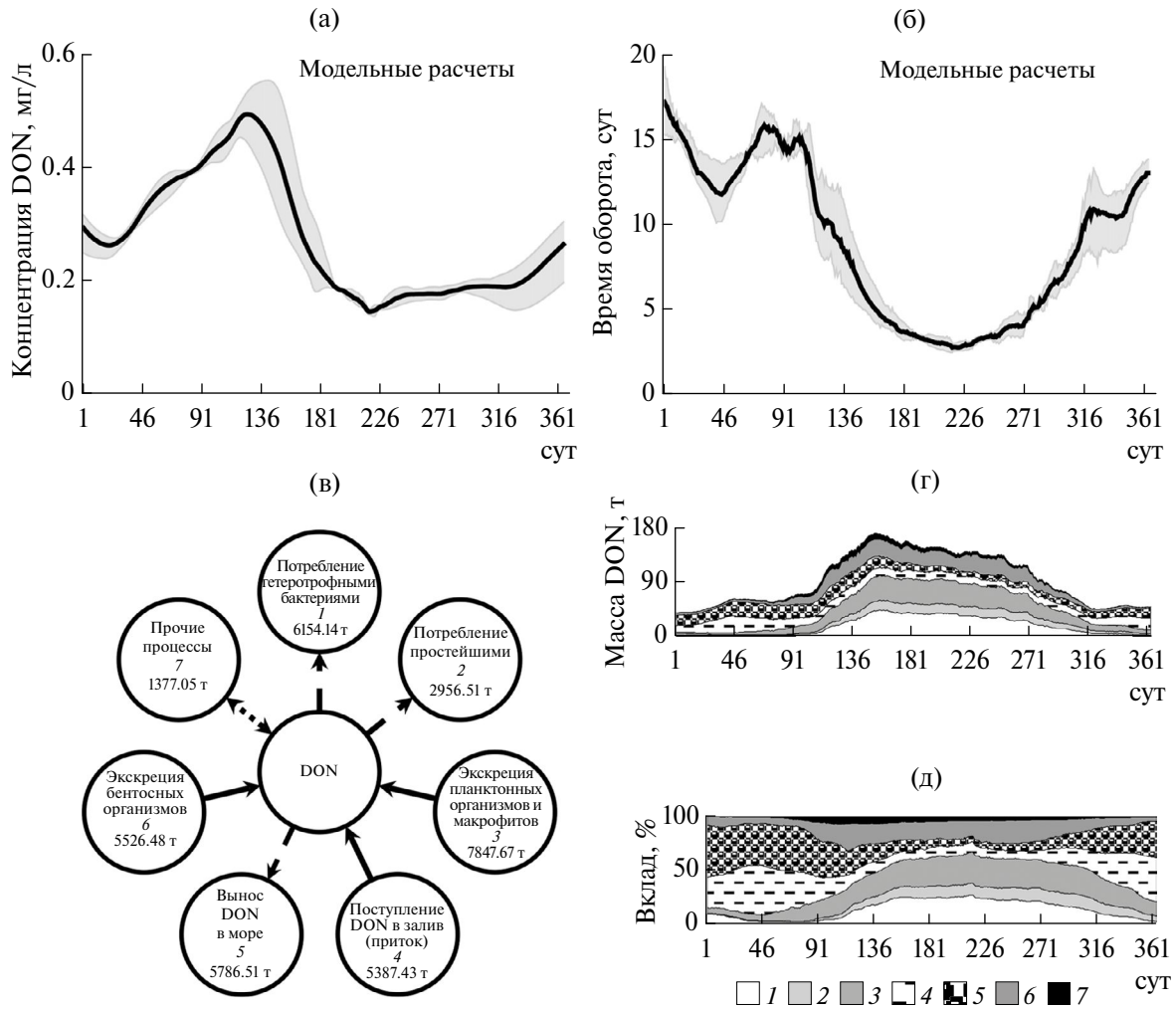


Рис. 3. Результаты моделирования внутригодовой динамики растворенного органического азота: а – концентрации DON, времени оборота (б) и составляющих баланса DON (значения даны в т/год) (в–д) в экосистеме ВЗ. Здесь и на рис. 4–10: а, б – сплошными черными линиями даны средние многолетние значения концентраций на каждые сутки года, серым цветом – пределы изменчивости концентраций; в – черными сплошными стрелками показаны те составляющие баланса, которые увеличивают содержание того или иного соединения азота или фосфора, черными прерывистыми стрелками – те, которые уменьшают, черными прерывистыми двойными стрелками – те, которые могут как уменьшать, так и увеличивать; цифрами в кружках обозначена нумерация составляющих баланса, названия которых даны в каждом кружке. Эта же нумерация использована на (г) и (д).

а минимальное значение – 1.5 сут. К концу года время оборота $N - NH_4^+$ становится в среднем 3.8 сут, а диапазон изменчивости – 2.2–5.2 сут. На указанных временных промежутках значения коэффициентов вариации для времени оборота $N - NH_4^+$ менялись от 17 до 22.5%.

Модельные расчеты показали, что среди компонентов баланса аммонийного азота, которые увеличивают содержание $N - NH_4^+$ в воде ВЗ, наиболее важные – поступление из внешних источников (особенно в весенний и осенний периоды), а также процессы экскреции $N - NH_4^+$ планктонными и бентосными организмами и макрофитами. Наиболее значимый процесс, который уменьшает содержание аммонийного азо-

та в воде, – биогидрохимическая трансформация $N - NH_4^+$ в $N - NO_2^-$. В суммарном годовом балансе на каждый из двух процессов (потребление $N - NH_4^+$ фитопланктоном и вынос $N - NH_4^+$ в море) приходится ~1/5 трансформации $N - NH_4^+$ в $N - NO_2^-$.

Азот нитритов (рис. 5). Модельные расчеты показали, что в течение всего года минимальные концентрации азота нитритов в воде ВЗ были 0.02–0.03 мг/л, максимальные менялись в пределах от 0.05 до 0.07 мг/л, средние – от 0.04 до 0.06 мг/л. Временная изменчивость $N - NO_2^-$ невелика. Для выделенных временных промежутков значения коэффициентов вариации варьировали от 13.8 до 15%.

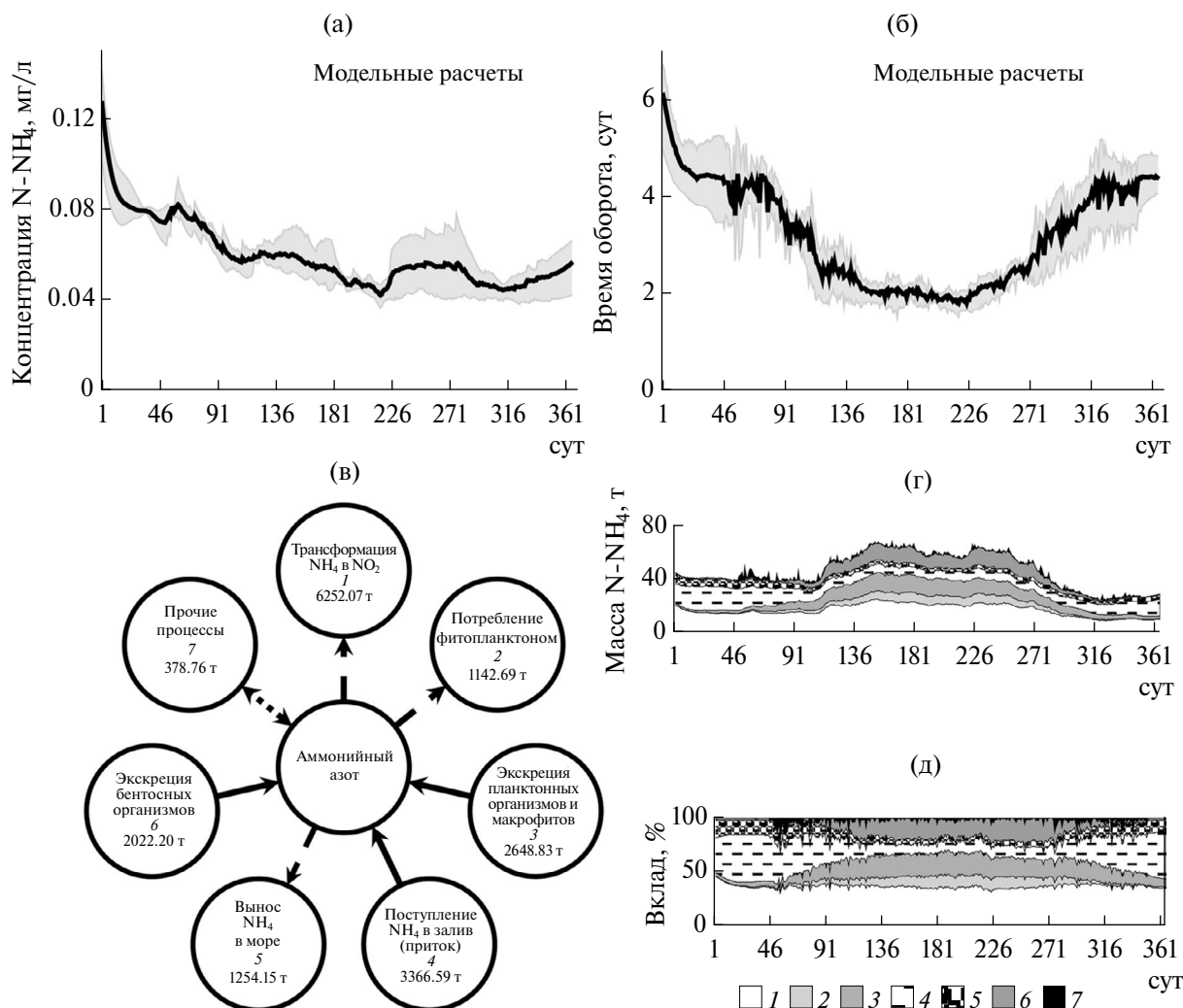


Рис. 4. Результаты моделирования внутригодовой динамики концентрации аммонийного азота (а), времени оборота (б) и составляющих баланса (в-д) N – NH₄⁺ в экосистеме ВЗ.

Данные моделирования показали, что среднее время оборота N – NO₂⁻ на промежутках 1–120 и 274–365 сут достигает ~3.6 сут, в течение 121–273 сут – ~2.1 сут. Полученные значения в высокой степени сопоставимы со средним временем оборота N – NH₄⁺ на указанных промежутках. Это свидетельствует о тесной сопряженности процессов биогидрохимической трансформации. Для выделенных временных промежутков значения коэффициентов вариации времени оборота N – NO₂⁻ менялись от 15 до 18.7%.

Наиболее значимые процессы, определяющие содержание N – NO₂⁻ в воде ВЗ, – процессы биогидрохимической трансформации N – NH₄⁺ в N – NO₂⁻ и N – NO₂⁻ в N – NO₃⁻. Другие процессы оказывают существенно меньшее влияние.

Азот нитратов (рис. 6). Наиболее высокое содержание азота нитратов в воде ВЗ было в течение первых 120 сут. В этот период концентрация N – NO₃⁻ менялась от 0.32 до 0.64 мг/л, а ее сред-

нее значение достигало 0.51 мг/л. Коэффициент вариации приближался к 16%. На временном промежутке 121–273 сут концентрация N – NO₃⁻ в воде постепенно снижалась. Средняя концентрация уменьшалась до 0.17 мг/л (в 3 раза), диапазон изменения был 0.11–0.34 мг/л. В этот период возрастала временная изменчивость. Коэффициент вариации был близок к 30%. Во временном промежутке 274–365 сут средняя концентрация N – NO₃⁻ в воде увеличивалась до 0.23 мг/л, диапазон изменения был 0.13–0.41 мг/л. Коэффициент вариации не превышал 29%.

Данные моделирования показали, что среднее время оборота N – NO₃⁻ на промежутках 1–120 и 274–365 сут достигал ~12.7 сут, в течение 121–273 сут – ~8.8 сут. Диапазоны изменчивости были 9.9–16.7 сут для первого промежутка, 6.5–12.2 сут для второго и 8.6–15.9 сут – для третьего. В течение модельного года значения коэффициентов вариации для времени оборота N – NO₃⁻ варьировали от 9.6 до 13.9%.

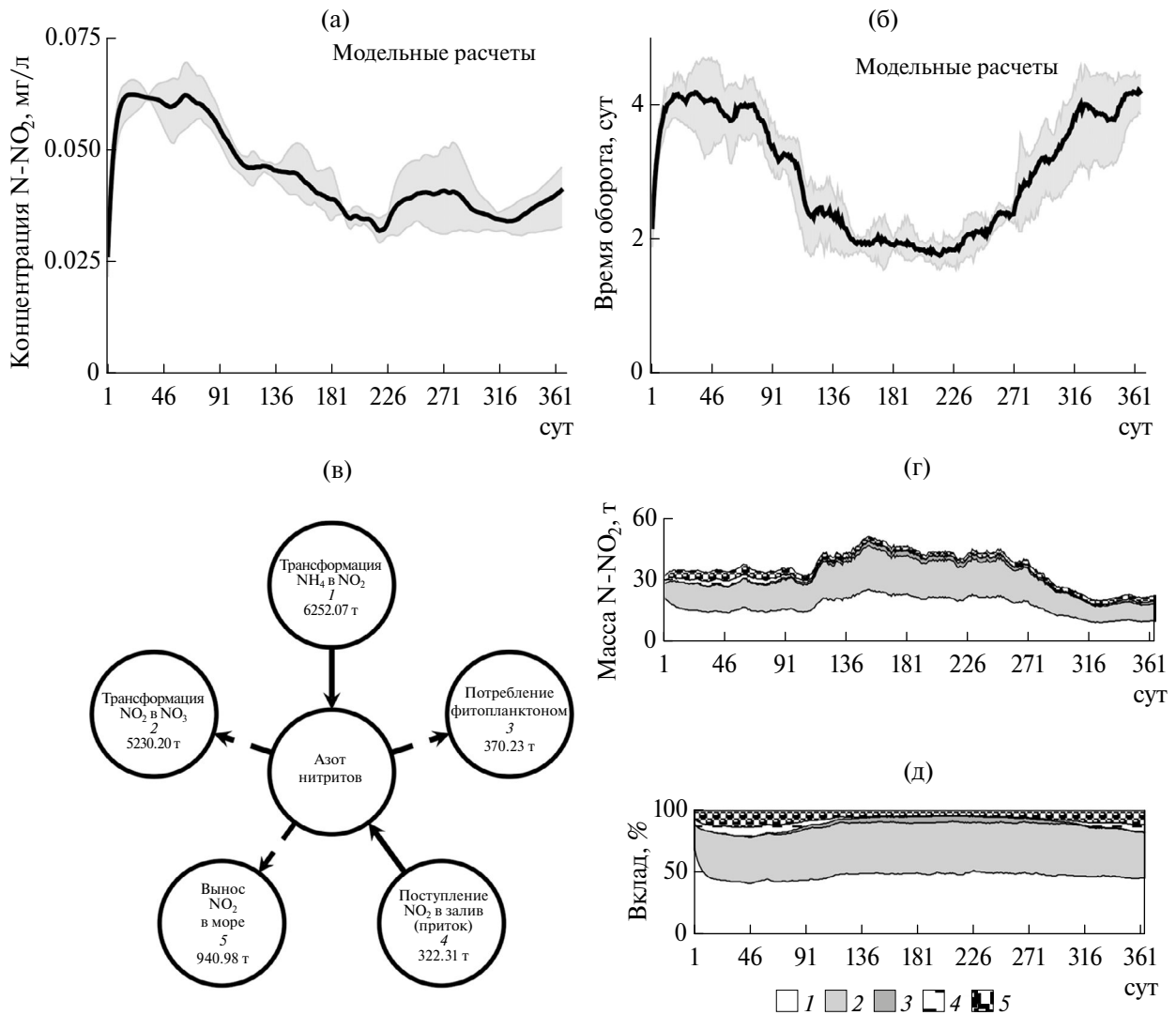


Рис. 5. Результаты моделирования внутригодовой динамики азота нитритов (а), времени оборота (б) и составляющих баланса (в-д) N – NO₂ в экосистеме ВЗ.

Модельные расчеты показали, что среди компонентов баланса азота нитратов, которые увеличивают содержание N – NO₃⁻ в воде ВЗ, наиболее важны процессы, связанные с биогидрохимической трансформацией N – NO₂⁻ в N – NO₃⁻, а также поступлением N – NO₃⁻ из внешних источников. Вклад притока N – NO₃⁻ в залив особенно значим в весенний и осенний периоды. Среди компонентов баланса азота нитратов, которые уменьшают содержание N – NO₃⁻ в воде ВЗ, наиболее значимы процессы потребления N – NO₃⁻ фитопланктоном, вынос в море и трансформация N – NO₃⁻ в свободный азот N₂.

Азот в составе детрита (рис. 7). Содержание азота в составе детрита в воде ВЗ в течение первых 120 сут по мере активизации биотических процессов возрастает. В этот период его средняя концентрация достигает 0.16 мг/л, диапазон изменчивости – 0.01–0.32 мг/л. В остальное время

года средняя концентрация N_Detr в экосистеме ВЗ находится на уровне 0.22 мг/л, а диапазон его изменений – в границах 0.17–0.29 мг/л. Изменчивость N_Detr для временного промежутка 121–365 сут выражена незначительно. Значения коэффициентов вариации не превышают 10–15%.

Данные моделирования показали, что на промежутке 1–120 сут среднее время оборота N_Detr – ~9.7 сут, диапазон изменчивости – от 2.4 до 14.4 сут. На втором временном промежутке (121–273 сут) среднее время оборота снижается до 7.7 сут, а минимальное значение достигает 4.6 сут. К концу года (промежуток 274–365 сут) время оборота N_Detr снова увеличивается (в среднем 11.9 сут), диапазон изменчивости – от 5.6 до 15.4 сут. На указанных временных промежутках значения коэффициентов вариации для времени оборота N_Detr менялись от 20.6 до 26.5%. Следует отметить высокую внутригодовую изменчивость

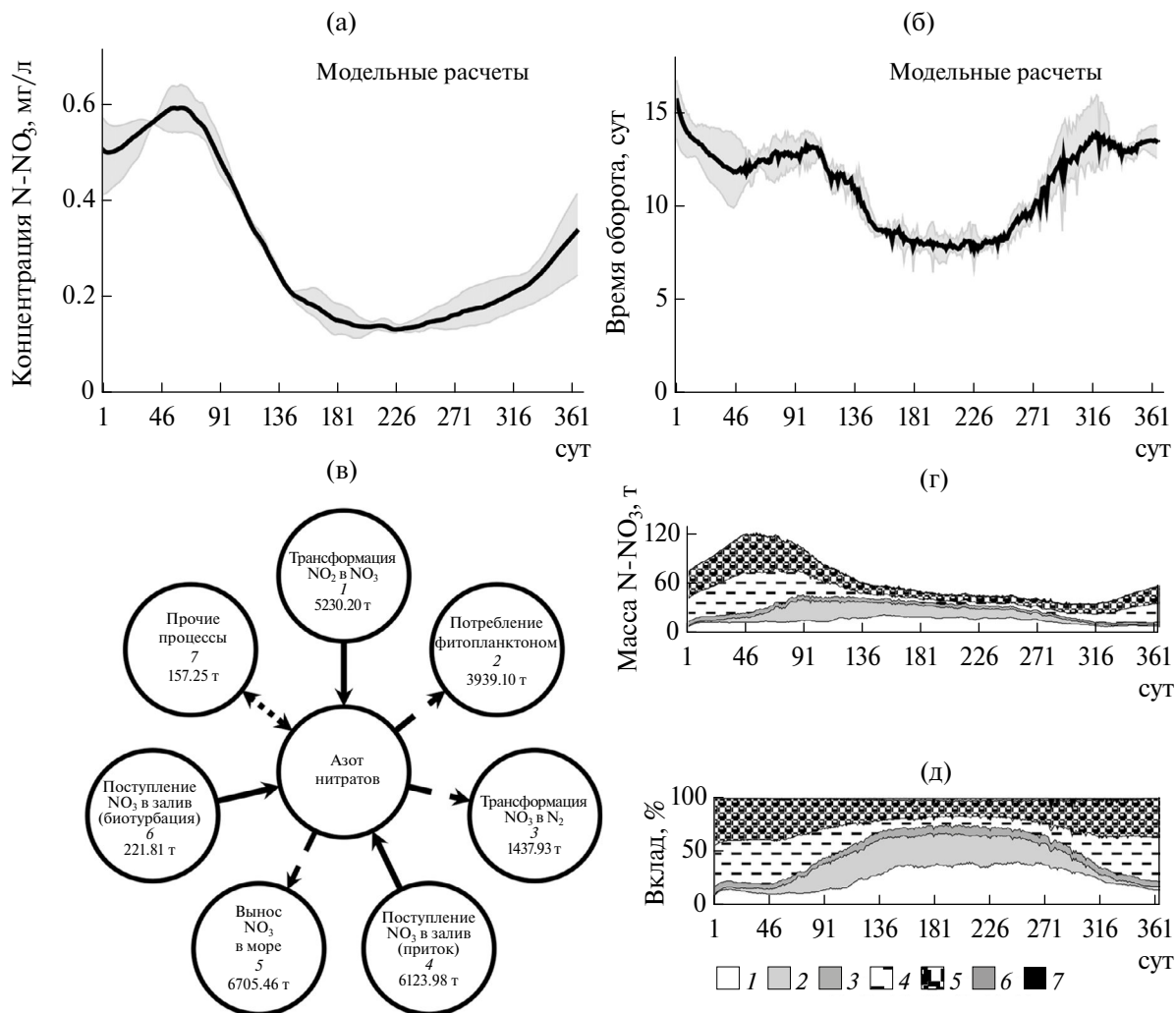


Рис. 6. Результаты моделирования внутригодовой динамики концентрации (а) азота нитратов, времени оборота (б) и составляющих баланса (в-д) $N - NO_3^-$ в экосистеме ВЗ.

времени оборота N_Detr , особенно высокую в осенне-зимний период. Такая изменчивость обусловлена усилением ветровой активности и волнового воздействия в эти месяцы года и, как следствие, их влиянием на процессы оседания детрита в водной толще и ресуспензии верхнего слоя донных отложений. При сильных ветрах процесс осадения взвесей может в значительной степени блокироваться, а интенсивность ресуспензии ДО — существенно возрастет.

Образование пула азота в составе детрита в ВЗ происходит главным образом в результате процесса отмирания планктонных, бентосных организмов и макрофитов. Следует отметить достаточно существенную роль простейших организмов. В периоды усиления ветровой активности возрастает роль ресуспензии верхнего слоя ДО. Важный источник N_Detr — его поступление в залив со стоком рек. Среди компонентов баланса азота в составе детрита, которые уменьшают содержание

N_Detr в воде ВЗ, наиболее значимы процессы потребления N_Detr гетеротрофными бактериями, вынос его в море, процессы седиментации, потребление детрита мирным зоопланктоном.

Растворенный органический фосфор (рис. 8). Результаты моделирования показали, что внутригодовая динамика содержания DOP в водной среде ВЗ не имеет четко выраженных сезонных особенностей. На протяжении всего года средняя концентрация DOP в воде близка к 0.02 мг/л. Диапазон изменений значений DOP невелик: от 0.01 до 0.03 мг/л. Коэффициенты вариации для рассматриваемых временных промежутков меняются от 14.9 до 18.8%.

Данные моделирования показали, что на промежутке 1–120 сут среднее время оборота DOP достигает ~12 сут, диапазон изменчивости — от 4.2 до 16.5 сут. На втором временном промежутке среднее время оборота снижается до 3.5 сут, а минимальное значение — 2.4 сут. Это свидетельствует

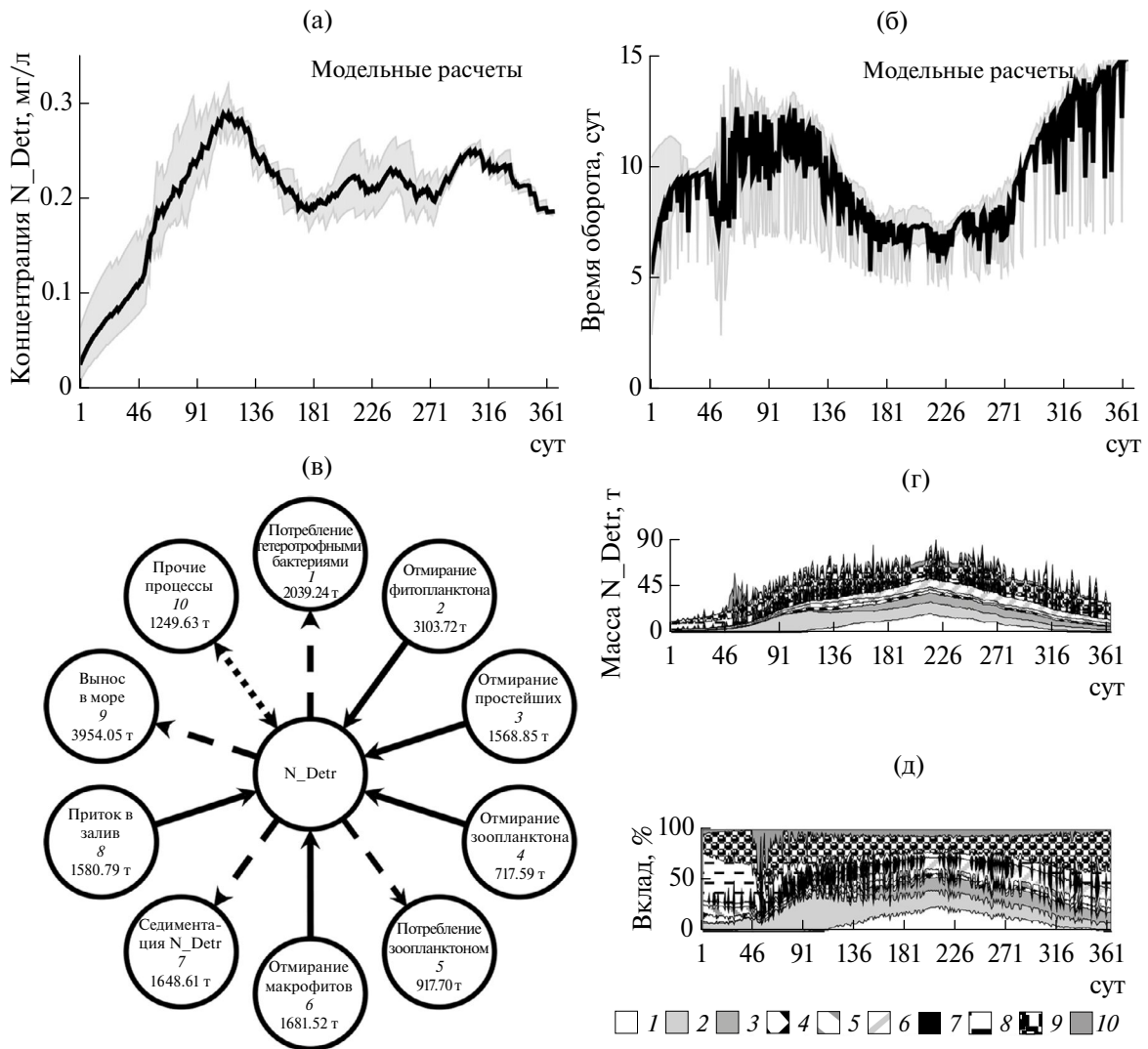


Рис. 7. Результаты моделирования внутригодовой динамики концентрации (а) азота в составе детрита (N_{Detr}), времени оборота (б) и составляющих баланса (в–д) N_{Detr} в экосистеме ВЗ.

ет о существенной интенсификации биогидрохимических процессов трансформации DOP. К концу года на временном промежутке 274–365 сут время оборота DOP снова увеличивается в среднем до 10 сут, а диапазон изменчивости – от 4.4 до 16.7 сут. Коэффициенты вариации для рассматриваемых временных промежутков меняются в пределах 20–31%.

Данные моделирования свидетельствуют, что наиболее важный источник поступления DOP в водную среду ВЗ – процесс экскреции PОВ планктонными организмами и макрофитами. По сравнению с этим экскреция DOP бентосными организмами меньше в 3.6 раза, а поступление DOP с речным стоком – в 5.5 раз. Наиболее важные процессы, которые приводят к уменьшению содержания DOP в водной среде, – потребление DOP гетеротрофными бактериями, фитопланктоном и простейшими, а также вынос DOP из залива в

море. В суммарном годовом балансе потребление DOP простейшими – ~50% суммарного потребления DOP гетеротрофными бактериями.

Растворенный неорганический фосфор (рис. 9). Данные моделирования показали, что на промежутке 1–120 сут наблюдается весенний максимум концентраций DIP в воде ВЗ. Он обусловлен процессами зимней аккумуляцией DIP, а также поступлением паводковых вод в залив. Средняя концентрация DIP в этот период – ~0.023 мг/л, диапазон изменения – 0.004–0.039 мг/л. Для первого временного промежутка свойственна высокая степень изменчивости содержания DIP в воде (коэффициент вариации 42.3%). Активизация и усиление вегетации фитопланктона приводит к снижению DIP до минимальных значений. На втором временном промежутке содержание DIP в воде ВЗ начинает возрастать (средняя концентрация ~0.018 мг/л, диапазон изменения 0.006–

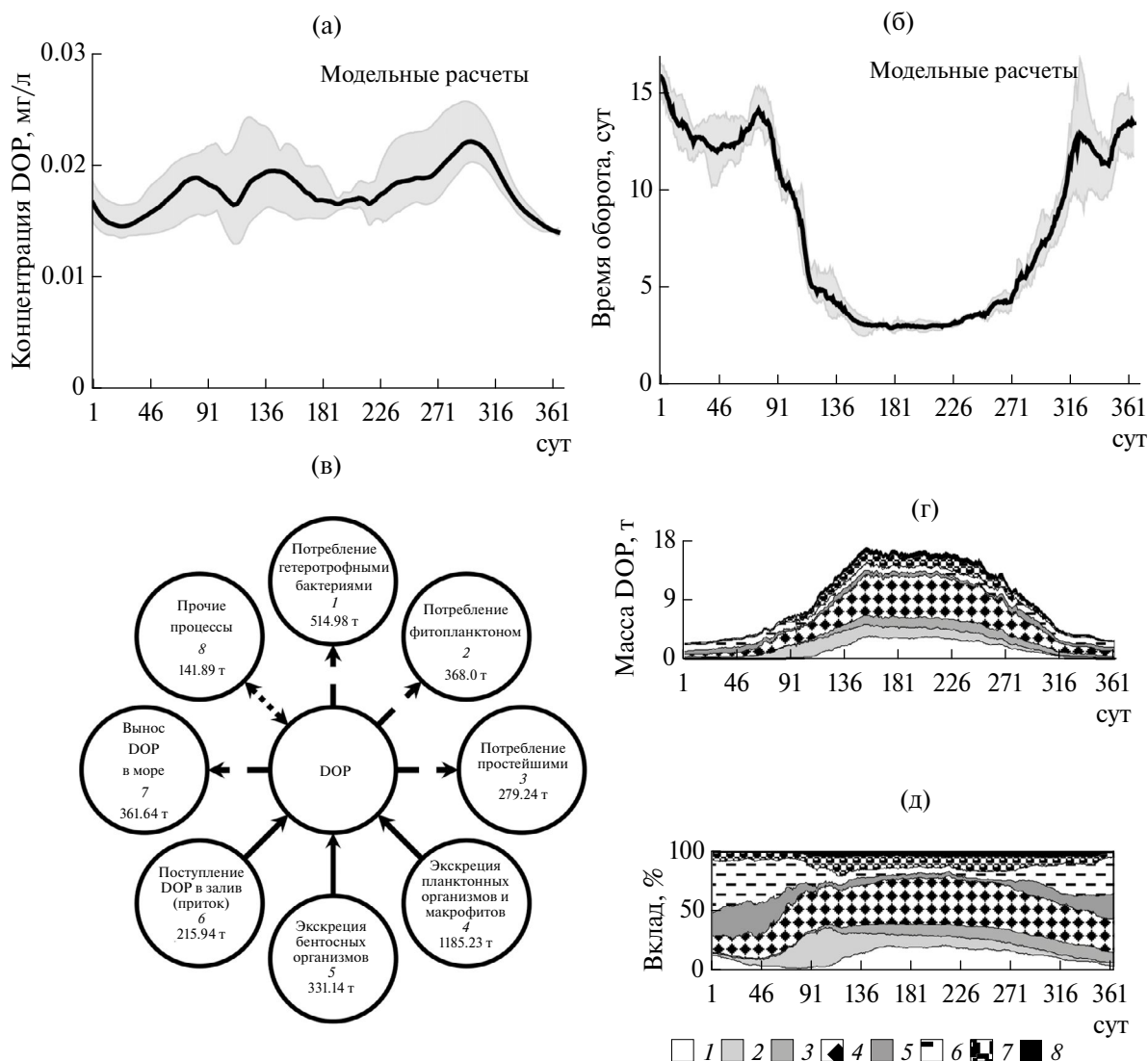


Рис. 8. Результаты моделирования внутrigодовой динамики концентрации (а) растворенного органического фосфора (DOP), времени оборота (б) и составляющих баланса (в–д) DOP в экосистеме ВЗ.

0.030 мг/л). Заметно уменьшается временная изменчивость (коэффициент вариации 30.0%). На третьем временном промежутке содержание DIP в воде ВЗ продолжает увеличиваться, средняя концентрация ~ 0.028 мг/л, диапазон изменения — 0.019–0.036 мг/л, коэффициент вариации — $\sim 16\%$.

Данные моделирования показали, что на промежутке 1–120 сут среднее время оборота DIP достигает ~ 9.4 сут, диапазон изменчивости — от 2.6 до 14.9 сут. На втором временном промежутке среднее время оборота снижается до 4.8 сут, минимальное значение — 2.8 сут. Это свидетельствует о существенной интенсификации биогидрохимических процессов трансформации DIP. К концу года (промежуток 274–365 сут) время оборота DIP снова увеличивается (в среднем

12.3 сут), диапазон изменчивости тоже возрастает (6.7–16.7 сут). Коэффициенты вариации для рассматриваемых временных промежутков меняются в пределах 21.2–33.6%.

Имеет место достаточно высокая степень соответствия основных качественных особенностей и характера временной динамики времени оборота для DOP и DIP. Это свидетельствует о наличии тесной сопряженности процессов трансформации органических и неорганических соединений фосфора в воде ВЗ.

Данные моделирования свидетельствуют, что наиболее важные источники поступления DIP в водную среду ВЗ — процессы экскреции DIP гетеротрофными бактериями, простейшими, планктонными и бентосными организмами, а также поступление DIP в залив со стоком рек. В сум-

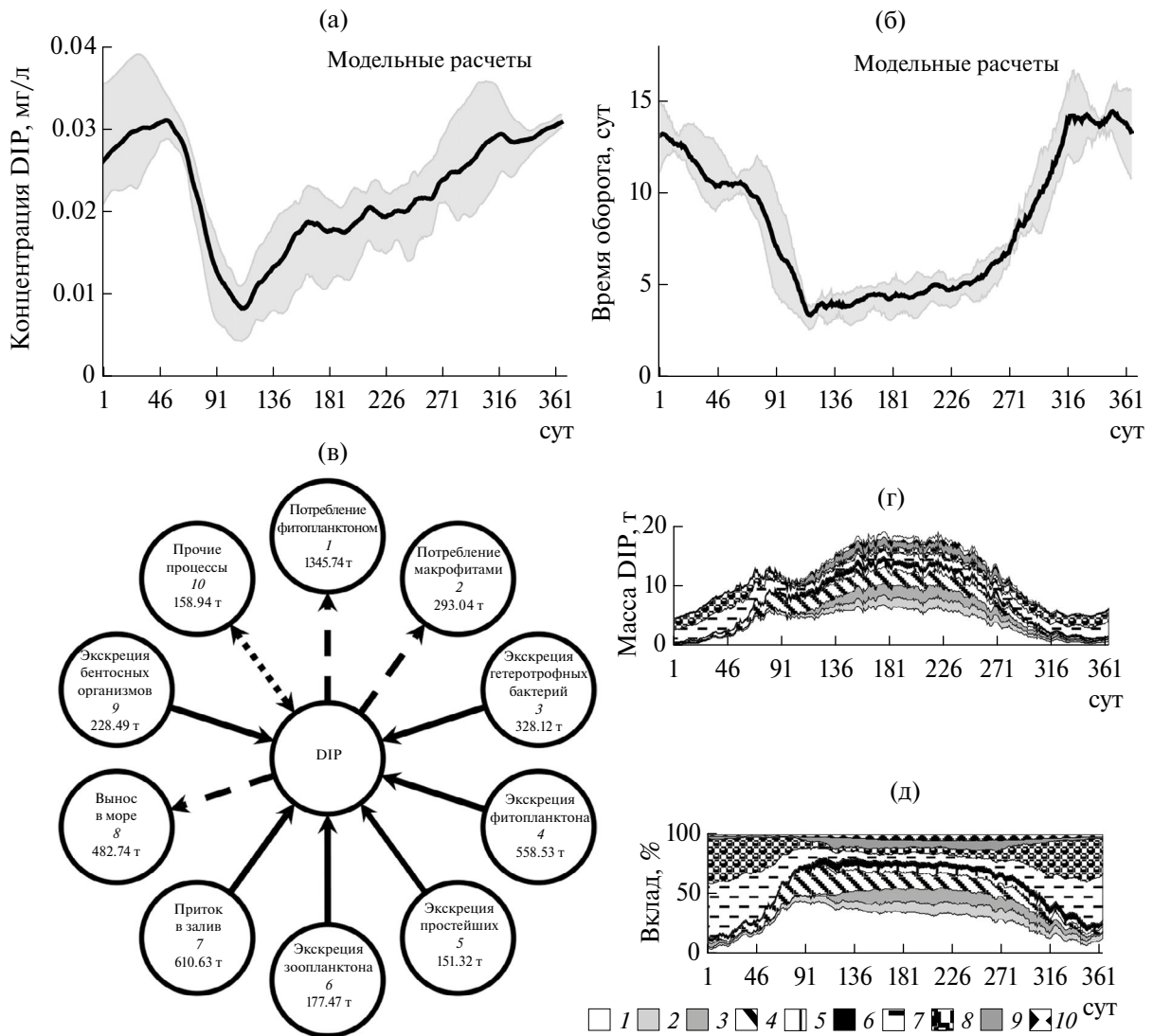


Рис. 9. Результаты моделирования внутригодовой динамики концентрации (а) растворенного неорганического фосфора (DIP), времени оборота (б) и составляющих баланса (в–д) DIP в экосистеме ВЗ.

марном годовом балансе уровень экскреции DIP гетеротрофными бактериями примерно в два раза ниже, чем фитопланктона, а простейшими и зоопланктонными организмами – сопоставим между собой. Наиболее важные процессы, приводящие к уменьшению содержания DIP в водной среде, – потребление DIP фитопланктоном и макрофитами, а также вынос DIP из залива в море.

Фосфор в составе детрита (рис. 10). Содержание фосфора в составе детрита в воде ВЗ в течение первых 120 сут по мере активизации биотических процессов возрастает. В этот период его средняя концентрация – 0.022 мг/л, диапазон изменения – 0.002–0.045 мг/л. В остальное время года средняя концентрация P_Detr в экосистеме ВЗ находится на уровне 0.035–0.039 мг/л, диапазон его изменений – 0.027–0.045 мг/л. Изменчивость P_Detr для временного промежутка 121–365 сут

выражена незначительно. Значения коэффициентов вариации не превышают 9.6–12%.

Данные моделирования показали, что в первые 120 сут среднее время оборота P_Detr достигает ~12.0 сут, диапазон изменчивости – 4.2–16.8 сут. На втором временном промежутке среднее время оборота снижается до 9.5 сут, минимальное значение – 7.4 сут. К концу года время оборота P_Detr снова увеличивается (в среднем 15.3 сут), диапазон изменчивости – 10.7–18.2 сут. Для указанных временных промежутков коэффициенты вариации времени оборота P_Detr менялись от 11.6 до 14.2%. Данные моделирования показали, что в течение всего года время оборота P_Detr на 2–3 сут выше времени оборота N_Detr.

Образование пула фосфора в составе детрита в ВЗ происходит главным образом в результате процесса отмирания планктонных, бентосных

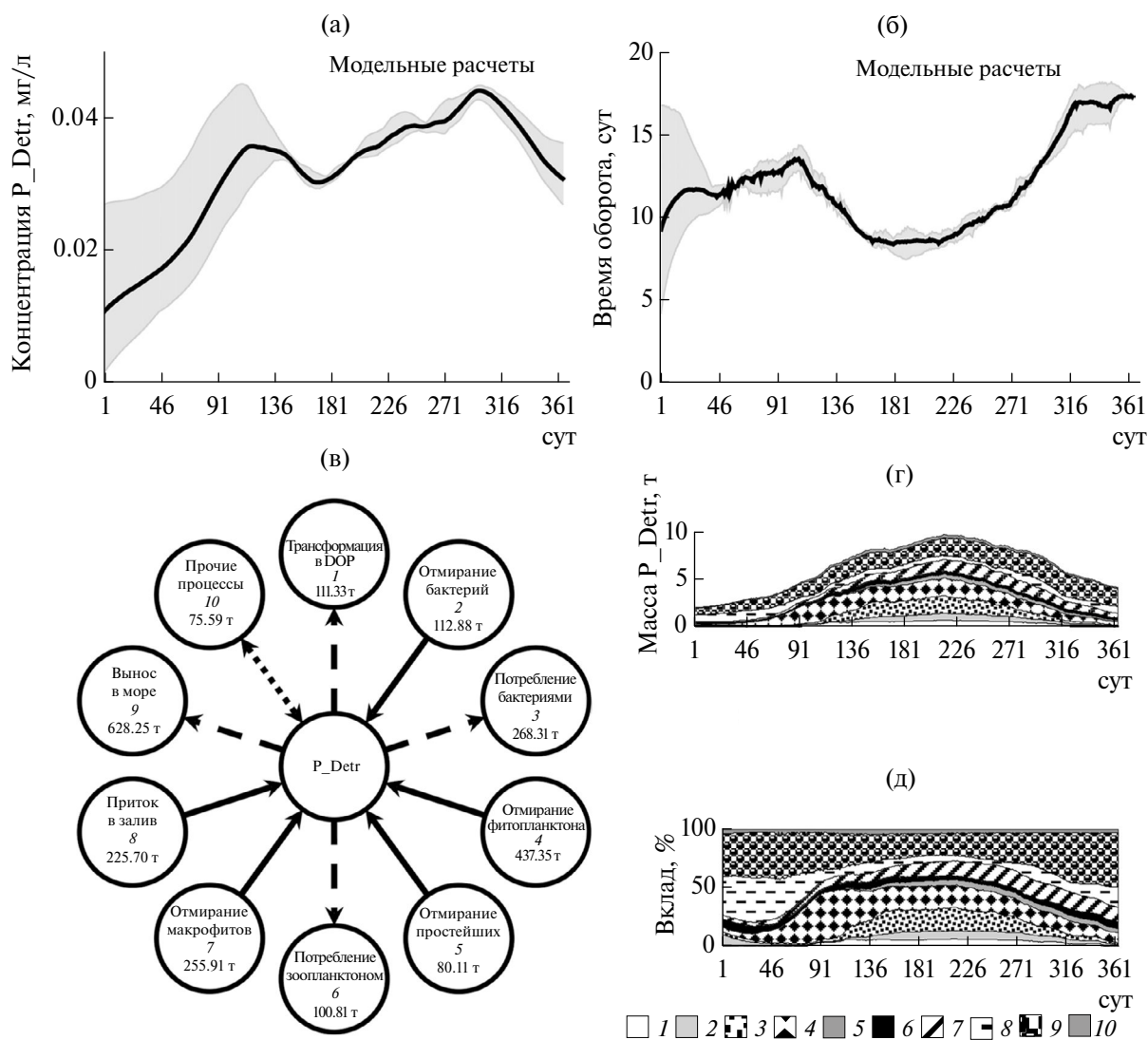


Рис. 10. Результаты моделирования внутригодовой динамики концентрации (а) фосфора в составе детрита (P_{Detr}), времени оборота (б) и составляющих баланса (в-д) P_{Detr} в экосистеме ВЗ.

организмов и макрофитов. Следует отметить достаточно существенную роль простейших организмов. Важный источник P_{Detr} – его поступление в залив со стоком рек. Среди компонентов баланса фосфора в составе детрита, которые уменьшают содержание P_{Detr} в воде ВЗ, наиболее значимы процессы его трансформации в DOP, потребление P_{Detr} гетеротрофными бактериями, вынос P_{Detr} в море, а также потребление детрита мирным зоопланктоном.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Имитационная модель экосистемы ВЗ Балтийского моря показала свою эффективность. Ее применение позволило получить количественные оценки по важнейшим компонентам и особенностям функционирования экосистемы ВЗ, в том

числе и по тем из них, которые не охвачены регулярными мониторинговыми исследованиями. Выполненная ранее параметрическая настройка и модельные расчеты выявили достаточно хорошее качественное и количественное соответствие результатов моделирования данным непосредственных наблюдений (Подгорный, Дмитриева, 2022). В рамках данной работы нами рассмотрены наиболее важные особенности внутри- и межгодовой динамики и изменчивости состояния экосистемы ВЗ, закономерности процессов биогидротрансформации и круговорота важнейших соединений биогенных элементов – азота и фосфора.

Характер временной динамики соединений азота и фосфора в экосистеме ВЗ существенным образом зависит от совокупности гидрохимических и гидробиологических процессов и их взаимодействия, а также от влияния гидрологических

и гидрофизических процессов в тот или иной момент времени. Например, особенности временной динамики DON и DOP существенно различаются (рис. 3а, 8а) из-за различий структуры и интенсивности процессов биогидрохимической трансформации в циклах азота и фосфора, в результате чего с течением времени формируется определенный уровень концентраций растворенных ОБ. В то же время временная динамика $N - NH_4^+$ и $N - NO_2^-$ качественно похожи, поскольку главенствует процесс гидрохимической трансформации $N - NH_4^+$ в $N - NO_2^-$. Заметное влияние на изменчивость временной динамики соединений азота и фосфора оказывают процессы ветрового воздействия (перемешивания) и обмена на границе вода — деятельный слой ДО. В зависимости от скорости ветра могут существенно изменяться условия и интенсивность процессов осаждения взвесей и ресуспензии верхнего слоя ДО. При сильных ветрах процесс осаждения взвесей может в значительной степени блокироваться, а интенсивность ресуспензии ДО — существенно возрастать. Роль ветровой нагрузки наиболее существенна в осенне-зимние месяцы года, когда возрастает частота сильных ветров и штормов. В весенний и осенний периоды увеличивается сток рек, а вместе с ним — и внешняя биогенная нагрузка на акваторию ВЗ. Как правило, в эти периоды возрастает и степень временной изменчивости соединений азота и фосфора в водной среде.

Обращает на себя внимание высокая степень соответствия основных качественных и количественных особенностей характера временной динамики значений времени оборота для DON и DOP. Это свидетельствует о тесной сопряженности процессов трансформации растворенных органических веществ в воде ВЗ. В качественном отношении основные особенности временной динамики времени оборота N_Detr и P_Detr также совпадают. Однако для всех трех рассматриваемых временных промежутков можно отметить более высокие значения времени оборота для P_Detr по сравнению с N_Detr . В среднем различия достигают 2 сут. Модельные вычисления позволили сделать вывод о единообразном характере временной динамики значений времени оборота для минеральных соединений азота и фосфора. Для всех рассматриваемых временных промежутков средние значения времени оборота для $N - NH_4^+$ и $N - NO_2^-$ почти совпадают, для $N - NO_3^-$ они выше на 6.5–9 сут. Время оборота DIP по сравнению с $N - NO_3^-$ ниже на 3–4 сут на первом и втором временном промежутке и почти не отличается — на третьем.

Модельные расчеты потоков веществ позволили рассчитать балансы и оценить вклад тех или иных компонентов модели и процессов с течением времени и суммарно за год. Моделирование показало, что поступление DON, DOP, N_Detr и

P_Detr в залив из внешних источников и вынос в Балтийское море — важные процессы, которые регулируют содержание растворенных органических и взвешенных веществ в экосистеме ВЗ. Расчеты годовых балансов PОВ и ВВ показали, что их вынос из залива превышает поступление. Модельными расчетами балансов для азота нитритов и нитратов, растворенного неорганического фосфора установлено, что и для этих соединений биогенных элементов вынос из залива в море выше поступления в ВЗ, а для аммонийного азота — ниже. Все это свидетельствует о важной роли внутриводоемных процессов биогидрохимической трансформации веществ в заливе. Поскольку в данной работе использован только “точечный”, пространственно однородный вариант имитационной модели, то пока не представляется возможным рассмотреть и всесторонне проанализировать всю совокупность процессов, имеющих отношение к функционированию “маргинального фильтра” ВЗ. Для этого необходимо применить двумерную, пространственно неоднородную модель. Тем не менее, выполненные в данной работе расчеты позволяют говорить об экосистеме ВЗ как о действительно уникальной системе “химического и биохимического реактора” (Лисицын, 1994), которую можно исследовать с помощью математического моделирования.

Расчеты балансов растворенных органических веществ (DON, DOP), а также азота и фосфора в составе детрита позволили сделать важный вывод о существенной роли гетеротрофного бактериопланктона и простейших организмов в процессах трансформации соединений биогенных элементов в экосистеме ВЗ. Имеющиеся мониторинговые наблюдения не охватывают эти важнейшие уровни функционирования экосистемы залива. Поэтому выполненные модельные расчеты можно рассматривать в качестве первых ориентировочных количественных оценок участия гетеротрофного бактериопланктона и простейших в процессах трансформации веществ в ВЗ. Изучение этих звеньев экосистемы ВЗ должно быть продолжено и включено в программы мониторинговых исследований залива.

Модельные расчеты позволили дать количественную оценку процессам потребления и экскреции соединений биогенных элементов разными группами гидробионтов. Вычисления показали, что потребление DON и DOP гетеротрофными бактериями почти в два раза превышает их потребление простейшими организмами. Потребление фитопланктоном $N - NO_3^-$ — основной формы минерального азота — превышает потребление $N - NH_4^+$ в 3.4 раза. Потребление N_Detr и P_Detr гетеротрофным бактериопланктоном выше суммарного потребления мирным и хищным зоопланктоном в 2.2 и 2.7 раз соответственно. Установлено, что экскреция DON и

аммонийного азота планктонными организмами и макрофитами почти в 1.5 выше, чем суммарная экскреция бентосных организмов. Экскреция DON и DIP планктонными организмами и макрофитами превышает суммарную экскрецию бентосных организмов в 3.6 и 5.3 раз соответственно.

Полученные в данной работе результаты модельного исследования позволяют не только количественно описывать внутри- и межгодовую динамику компонентов экосистемы ВЗ, но и ставить вопросы о статистической оценке достоверности различий естественных климатических и антропогенных причин изменений состояния залива. Не теряет своей актуальности и задача прогноза возможных изменений экосистемы ВЗ при различных сценариях изменения климата и социально-экономического развития с оценкой степени неопределенности прогнозов. Однако существование статистически достоверных межгодовых различий значений ряда важных параметров модели, которые выявлены в работе (Подгорный, Дмитриева, 2022), создает непростую проблему на пути разработки прогнозов будущего развития экосистемы ВЗ при изменении внешних условий. В этой связи важно понимать, что значения параметров модели, которые определены на данных предыдущих исследований, не всегда могут быть использованы для экспериментов и/или составления прогноза без какой-либо повторной верификации модели. Важной и назревшей для своего решения остается задача использования модели ВЗ для разработки информационно-аналитических систем принятия решений (Филатов и др. 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено модельное исследование динамики соединений азота и фосфора, дана количественная оценка времени оборота и составляющих баланса соединений биогенных элементов в экосистеме ВЗ, а также степени их временной изменчивости. На основании полученных результатов сделан вывод, что модель можно использовать для выполнения сценарного моделирования и анализа возможных изменений экосистемы ВЗ при изменении внешних условий (климатических и антропогенных). Модельными расчетами показано, что временная динамика соединений азота и фосфора в экосистеме ВЗ формируется в результате сложного взаимодействия гидрохимических и гидробиологических процессов под влиянием гидрологических и гидрофизических процессов в тот или иной момент времени. Важное влияние имеют процессы ветрового воздействия (перемешивания) и обмена на границе вода – деятельный слой ДО. При сильных ветрах процесс осаждения взвесей может в значительной степени блокироваться, а интенсивность ресуспензии ДО – суще-

ственно возрастать. Внешняя биогенная нагрузка на акваторию ВЗ увеличивается в весенний и осенний периоды при увеличении стока рек в залив. Как правило, в эти периоды возрастает и степень временной изменчивости соединений азота и фосфора в водной среде. На основе анализа основных качественных и количественных особенностей характера временной динамики значений времени оборота DON и DOP сделан вывод о тесной сопряженности процессов трансформации растворенных органических веществ в воде ВЗ. Временная динамика времени оборота минеральных соединений азота и фосфора имеет единый характер. Модельные расчеты потоков веществ показали, что поступление DON, DOP, N_Detr и P_Detr в залив из внешних источников и вынос в Балтийское море – важные процессы, которые существенным образом регулирующие содержание растворенных органических и взвешенных веществ в экосистеме ВЗ. Расчеты балансов растворенных органических веществ (DON, DOP), а также N_Detr и P_Detr свидетельствуют о важной роли гетеротрофного бактериопланктона и простейших организмов в процессах трансформации соединений биогенных элементов в экосистеме ВЗ. Исследования этих звеньев экосистемы ВЗ обязательно должны быть включены в программы мониторинговых исследований залива.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Экспедиционные исследования и обработка проб выполнены в рамках Государственного задания Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии № 076-00007-22-00 часть II, раздел 5 “Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях”. Моделирование, анализ и интерпретация результатов расчетов выполнены в рамках Государственного задания Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН № FMWE-2024-0021 “Структурно-функциональная организация, биологическая продуктивность и механизмы современной климатической и антропогенной изменчивости морских и океанических экосистем; экосистемы Арктического бассейна и морей России в современных условиях, биоресурсный потенциал океанических и морских экосистем”. Никаких дополнительных грантов на проведение данного исследования получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айзатуллин Т.А., Шамардина И.П. 1980. Математическое моделирование экосистем континентальных

- водотоков и водоемов // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Моделирование водных экосистем. М.: ВИНТИ. Т. 5. С. 154.
- Александров С.В.* 2010. Первичная продукция планктона в лагунных экосистемах Балтийского моря (Вислинский и Куршский заливы). Калининград: ФГУП "АтлантНИРО".
- Астраханцев Г.П., Менишуткин В.В., Петрова Н.А. и др.* 2003. Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. СПб.: Наука.
- Брандт З.* 2003. Анализ данных. Статистические и вычислительные методы для научных работников и инженеров. М.: Мир.
- Воробьева О.Н., Менишуткин В.В.* 1989. Моделирование сукцессии фитопланктонного сообщества Волховской губы Ладожского озера // Применение методов имитационного моделирования в пресноводной экологии и в рыбохозяйственных исследованиях на внутренних водоемах. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 302. С. 47.
- Ворович И.И., Горелов А.С., Горстко А.Б. и др.* 1981. Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря: математические модели. М.: Наука.
- Гидрометеорологический режим Вислинского залива. 1971. Л.: Гидрометеиздат.
- Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Сурков Ф.А.* 1984. Модели управления эколого-экономическими системами. М.: Наука.
- Гутельмахер Б.Л.* 1986. Метаболизм планктона как единого целого. Л.: Наука.
- Дмитриева О.А., Семенова А.С.* 2012. Сезонная динамика и трофические взаимоотношения фито- и зоопланктона в Вислинском заливе Балтийского моря // Океанология. Т. 52. № 6. С. 851.
- Добрынский В.А., Рогаль И.В.* 1993. Применение методов математического моделирования к изучению круговорота фосфора в пресноводных экосистемах // Гидробиол. журн. Т. 29. № 5. С. 73.
- Добрынский В.А., Рогаль И.В.* 1997. Математическое моделирование круговорота азота в пресноводных экосистемах // Гидробиол. журн. Т. 33. № 6. С. 88.
- Ежова Е.Е., Рудинская Л.В., Павленко-Лятун М.В.* 2004. Вислинский залив. Макрозообентос // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Науч. мир. С. 146.
- Кейда М.Э.* 2004. Вислинский залив. Ихтиоценоз // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Науч. мир. С. 168.
- Леонов А.В.* 1986. Математическое моделирование трансформации соединений фосфора в пресноводных экосистемах (на примере озера Балатон). М.: Наука.
- Леонов А.В.* 1989. Математическая модель совместной трансформации соединений азота, фосфора и кислорода в водной среде: ее применение для анализа динамики компонентов в евтрофном озере // Водн. ресурсы. Т. 16. № 2. С. 105.
- Леонов А.В.* 1991. Кинетика биотрансформации соединений органогенных элементов в природных водах (математическое моделирование и анализ закономерностей круговорота): Автореф. дис. ... докт. хим. наук. Ростов-на-Дону. 65 с.
- Леонов А.В.* 2008. Моделирование природных процессов на основе имитационной гидроэкологической модели трансформации соединений С, N, P, Si. Южно-Сахалинск: Изд-во Сахалин. гос. ун-та.
- Леонов А.В., Абросов Н.С., Николаев В.М.* 1994. Математическая модель совместной трансформации соединений углерода, азота, фосфора и режима кислорода во взаимосвязанных водоемах повышенной трофности // Водн. ресурсы. Т. 21. № 5. С. 513.
- Леонов А.В., Литвинов А.С., Разгулин С.М.* 1996. Анализ особенностей функционирования экосистемы Рыбинского водохранилища с помощью математической модели // Водн. ресурсы. Т. 23. № 6. С. 739.
- Леонов А.В., Сапожников В.В.* 1997. Биогидрохимическая модель трансформации органогенных веществ и ее использование для расчета первичной продукции в экосистеме Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря: Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО. С. 143.
- Леонов А.В., Стыгар О.В.* 2001. Математическое моделирование процессов биотрансформации биогенных веществ для изучения условий евтрофирования вод поверхностного слоя Каспийского моря // Водн. ресурсы. Т. 28. № 5. С. 587.
- Леонов А.В., Филатов Н.Н., Здоровеннов Р.Э. и др.* 2004. Особенности функционирования экосистемы Белого моря: исследование на основе математической модели трансформации органогенных веществ // Водн. ресурсы. Т. 31. № 5. С. 556.
- Леонов А.В., Филатов Н.Н., Чичерина О.В.* 2005. Трансформация органогенных веществ в экосистеме Белого моря: оценка по результатам математического моделирования // Водн. ресурсы. Т. 32. № 4. С. 435.
- Лисицын А.П.* 1994. Маргинальный фильтр океанов // Океанология. Т. 34. № 5. С. 735.
- Лисицын А.П., Баренблатт Г.И.* 1983. Гидродинамика и осадкообразование. М.: Наука.
- Лукашин В.Н., Кречик В.А., Ключиткин А.А. и др.* 2018. Геохимия взвешенного вещества в маргинальном фильтре реки Преголи (Балтийское море) // Океанология. Т. 58. № 6. С. 933. doi: 10.1134/S0030157418060102
- Менишуткин В.В., Воробьева О.Н.* 1987. Модель экологической системы Ладожского озера // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л.: Наука. С. 187.
- Методы гидрохимических исследований океана. 1978. М.: Наука.

- Михайлов В.В., Казанский А.Б., Васильева Е.П. и др. 1989. Прогнозирование состояния экосистемы Онежского озера с помощью агрегированной модели // Применение методов имитационного моделирования в пресноводной экологии и в рыбохозяйственных исследованиях на внутренних водоемах // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 302. С. 153.
- Михайлов В.Н., Горин С.Л. 2012. Новые определения, районирование и типизация устьевых областей рек и их частей – эстуариев // Водн. ресурсы. Т. 39. № 3. С. 243.
- Науменко Е.Н. 2007. Зоопланктон Вислинского залива. Калининград: Калининград. гос.-техн. ун-т.
- Подгорный К.А. 2003. Математическое моделирование пресноводных экосистем нестратифицированных водоемов (алгоритмы и численные методы). Рыбинск: Изд-во ОАО “Рыбинский Дом печати”.
- Подгорный К.А. 2018. Математическая модель для изучения экосистемы Вислинского залива Балтийского моря. Часть 1. Теоретические основы и структура модели, методология подготовки исходных данных для выполнения расчетов. Калининград: АтлантНИРО.
- Подгорный К.А., Дмитриева О.А. 2022. Математическое моделирование процессов трансформации соединений биогенных элементов в экосистеме Вислинского залива Балтийского моря // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 6. С. 142. <https://doi.org/10.17076/lim1605>
- Подгорный К.А., Леонов А.В. 2013а. Использование пространственно-неоднородной имитационной модели для изучения процессов трансформации соединений азота, фосфора и динамики кислорода в экосистеме Невской губы Финского залива: 1. Описание модели // Водн. ресурсы. Т. 40. № 2. С. 179.
- Подгорный К.А., Леонов А.В. 2013б. Использование пространственно-неоднородной имитационной модели для изучения процессов трансформации соединений азота, фосфора и динамики кислорода в экосистеме Невской губы Финского залива: 2. Входные данные для расчетов, результаты моделирования и их анализ // Водн. ресурсы. Т. 40. № 3. С. 240.
- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. 2003. М.: ВНИРО.
- Руховец Л.А. 1982. Математическое моделирование водообмена и распространения примесей в Невской губе // Метеорол. и гидрология. № 7. С. 78.
- Рябенко В.А., Румянцев В.А., Коноплев В.Н. и др. 2006. Оценка изменения качества воды Невской губы после введения в эксплуатацию юго-западных очистных сооружений Санкт-Петербурга (по данным математического моделирования) // Изв. Русского Географического Общества. Т. 138. Вып. 5. С. 48.
- Рянжин С.В., Терзевик А.Ю., Афанасьев С.В. и др. 1984. Гидродинамический режим и условия накопления донных осадков // Сохранение природной экосистемы водоема в урбанизированном ландшафте. Л.: Наука. С. 83.
- Савчук О.П. 1997. Модель химико-биологических взаимодействий // Проблемы исследования и математического моделирования экосистемы Балтийского моря. Вып. 5. Экосистемные модели. Оценка современного состояния Финского залива. Ч. 1. Математические модели. СПб.: Гидрометеоздат.
- Филатов Н.Н., Баклагин В.Н., Исаев А.В. и др. 2022. Разработка информационно-аналитической системы “озеро–водосбор” как метода фундаментальных исследований и инструмента обоснования управленческих решений (на примере Онежского озера) // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 6. С. 161. <https://doi.org/10.17076/lim1683>
- Цхай А.А., Агейков В.Ю. 1997. Математическое моделирование процессов трансформации соединений азота и фосфора и изменчивости кислородного режима в водохранилищах // Водн. ресурсы. Т. 24. № 6. С. 718.
- Цхай А.А., Леонов А.В. 1995. Прогноз качества воды проектируемого водохранилища на основе модели трансформации соединений азота и фосфора // Водн. ресурсы. Т. 22. № 3. С. 261.
- Чечко В.А. 2002. Анализ пространственно-временной изменчивости взвешенного вещества Калининградского залива Балтийского моря // Водн. ресурсы. Т. 29. № 4. С. 425.
- Andersen T., Hessen D.O. 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // Limnol., Oceanogr. V. 36. P. 807.
- Astrakhtantsev G.P., Egorova N.B., Menshutkin V.V. et al. 1996. Mathematical model for the ecosystem response of Lake Ladoga to phosphorus loading // Hydrobiologia. V. 322. P. 153.
- Chen C., Ji R., Schwab D.J. et al. 2002. A model study of the coupled biological and physical dynamics in Lake Michigan // Ecol. Model. V. 152. P. 145.
- Chubarenko B.V., Lund-Hansen L.Ch., Beloshitskii A. 2002. Comparative analysis of potential wind-wave impact on bottom sediments in the Vistula and Curonian lagoon // The Baltica: an international yearbook on geology, geomorphology and palaeogeography of the Baltic Sea. V. 15. P. 30.
- Chubarenko B.V., Margoński P. 2008. The Vistula lagoon // Ecological Studies. V. 197. Ecology of Baltic coastal waters. Berlin: Springer. P. 167.
- Delft 3D WAQ, v. 2.02: detailed description of processes. 2005. Technical reference manual. Delft, the Netherlands: Delft Hydraulics.
- Domnin D., Chubarenko B., Lewandowski A. 2015. Vistula lagoon catchment atlas of water use. Moscow: Exlibris Press.

- Fulton E.A.* 2010. Approaches to end-to-end ecosystem models // *J. Mar. Syst.* V. 81. P. 171.
- Fulton E.A., Blanchard J.L., Melbourne-Thomas J. et al.* 2019. Where the ecological gaps remain, a modelers' perspective // *Front. Ecol. Evol.* V. 7. P. 424. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00424>
- Isaev A.V., Savchuk O.P., Filatov N.N.* 2022. Three-dimensional hindcast of nitrogen and phosphorus biogeochemical dynamics in Lake Onego ecosystem, 1985–2015. Part I: Long-term dynamics and spatial distribution // *Fundamental and Appl. Hydrophysics.* V. 15. № 2. P. 76. <https://doi.org/10.48612/fpg/e1m2-63b5-rhvg>
- Kjørboe T.* 2013. Zooplankton body composition // *Limnol., Oceanogr.* V. 58. P. 1843. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.5.1843>
- Krechik V., Krek A., Bubnova E. et al.* 2020. Mixing zones within the complex transitional waters of the Baltic Sea Vistula Lagoon // *Regional Studies in Mar. Sci.* V. 34. P. 101023. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.101023>
- Maciejewska A., Pempkowiak J.* 2014. DOC and POC in the water column of the southern Baltic. Part I. Evaluation of factors influencing sources, distribution and concentration dynamics of organic matter // *Oceanologia.* V. 56. P. 523.
- Maciejewska A., Pempkowiak J.* 2015. DOC and POC in the water column of the southern Baltic. Part II – Evaluation of factors affecting organic matter concentrations using multivariate statistical methods // *Oceanologia.* V. 57. P. 168.
- Menshutkin V.V., Astrakhantsev G.P., Yegorova N.B. et al.* 1998. Mathematical modeling of the evolution and current conditions of the Ladoga Lake ecosystem // *Ecol. Model.* V. 107. P. 1.
- Molchanov M., Eremina T.R., Neelov I.A.* 2010. Modeling of suspended matter transport in the Neva Bay and the Eastern part of the Gulf of Finland // *Proceedings of the 2nd International Conference (school) on Dynamics of Coastal Zone of Non-Tidal Seas.* Baltiysk (Kaliningrad Oblast), 26–30 June 2010. Kaliningrad: Terra Baltica. P. 207.
- Podgornyi K.A., Leonov A.V.* 2015. Review of the current methods used to assess the values of coefficients, sensitivity, and adequacy of simulation models of Aquatic Ecosystems // *Water Res.* V. 42. № 4. P. 477. <https://doi.org/10.1134/S0097807815040119>
- Podgornyi K.A., Leonov A.V.* 2017. Modeling of suspended matter distribution in marine coastal areas. 1. Description of the SM-model // *J. Oceanol. Res.* V. 45. № 1. P. 109.
- Rukhovets L.A., Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V. et al.* 2003. Development of Lake Ladoga ecosystem models: modeling of the phytoplankton succession in the eutrophication process. I // *Ecological Modelling.* V. 165. P. 49.
- Rukhovets L.A., Filatov N.N.* 2010. Ladoga and Onego – great European lakes: observations and modeling. Berlin: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68145-8>
- Savchuk O.P.* 2000. Studies of the assimilation capacity and effects of nutrient load reduction in the eastern Gulf of Finland with a biogeochemical model // *Boreal Env. Res.* V. 5. P. 147.
- Savchuk O.P., Isaev A.V., Filatov N.N.* 2022. Three-dimensional hindcast of nitrogen and phosphorus biogeochemical dynamics in Lake Onego ecosystem, 1985–2015. Part II: Seasonal dynamics and spatial features; Integral fluxes // *Fund. and Appl. Hydrophysics.* V. 15. № 2. P. 98. <https://doi.org/10.48612/fpg/9mg5-run6-4zr8>
- Savchuk O.P., Wulff F.* 1999. Modelling regional and large-scale response of Baltic Sea ecosystems to nutrient load reductions // *Hydrobiologia.* V. 393. P. 35.
- The coupled 3D hydrodynamic and ecosystem model FINEST. 1998. MERI. № 35.
- Theil H.* 1971. Applied economic forecasting. Amsterdam: North-Holland.
- Transboundary waters and basins in the South-East Baltic 2008. Kaliningrad: Terra Baltica.
- Tskhai A.A., Ageikov V.Y.* 2020. Simulating variations in reservoir eutrophication level by reproducing biogeochemical cycles // *Water Res.* V. 47. № 1. P. 147. <https://doi.org/10.1134/S0097807820010145>
- Tskhai A.A., Ageikov V.Y.* 2021. Disturbance of sustainability of the reservoir ecosystem: a model approach for assessing and forecasting the long-term process of eutrophication // *Journal of Sustainable Development of Energy, Water and Environment Systems.* V. 9(1). P. 1080327. <https://doi.org/10.13044/j.sdewes.d8.0327>
- Witek Z., Humborg C., Savchuk O. et al.* 2003. Nitrogen and phosphorus budgets of the Gulf of Gdańsk (Baltic Sea) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* V. 57. P. 239.
- Witek Z., Zalewski M., Wielgat-Rychert M.* 2010. Nutrient stocks and fluxes in the Vistula lagoon at the end of the twentieth century. Slupsk: Gdynia.

Study the Dynamics of the Transformation Processes for Nitrogen and Phosphorus Compounds in the Ecosystem of the Vistula Lagoon of the Baltic Sea using the Methods of Mathematical Modeling

К.А. Podgorny^{1,*}, О.А. Dmitrieva^{1,2}

*¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography "VNIRO"
Atlantic Branch of VNIRO ("AtlantNIRO"), Kaliningrad, Russia*

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

**e-mail: kapborok@mail.ru*

By using mathematical modeling methods, a systematic study of the interaction of hydrobiological, hydrochemical, hydrological and hydrophysical processes that occur in the ecosystem of the Vistula Lagoon (VL) of the Baltic Sea was carried out, taking into account the processes in the active layer of bottom sediments (BS). The features of the dynamics of nitrogen and phosphorus compounds, the turnover time and the components of the balance of compounds of biogenic elements in the VL ecosystem, as well as the degree of their temporal variability have been analyzed. It is shown that the variability of nitrogen and phosphorus compounds in the aquatic environment increases in spring and autumn periods. This is due to an increase in river flow into the lagoon and an increase in the level of external biogenic load on the water area of the VL. Model calculations of matter fluxes allow us to state that the inputs of dissolved organic and suspended matter into the lagoon from external sources and the removal to the Baltic Sea are important processes that significantly affect their content in the VL ecosystem. It has been established that under strong winds the process of sedimentation of suspensions can be largely blocked, and the intensity of BS resuspension can increase significantly. An analysis of the main qualitative and quantitative features of the nature of the temporal dynamics of the DON and DOP turnover times, as well as the mineral compounds of nitrogen and phosphorus, indicates a close conjugation of the processes of transformation of dissolved organic and inorganic substances in the water of the VL. A quantitative assessment of the processes of consumption and excretion of compounds of biogenic elements by different groups of aquatic organisms has been performed, and the important role of heterotrophic bacterioplankton and protozoa in the processes of transformation of compounds of nutrients in the VL ecosystem has been shown. The model can be used to perform scenario modeling and analysis of possible changes in the VL ecosystem under changing climatic and anthropogenic conditions.

Keywords: Vistula Lagoon, aquatic ecosystems, biogenic elements, heterotrophic bacterioplankton, protozoa, phytoplankton, zooplankton, benthos, detritus, food web, mathematical modeling, ecological simulation model

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *Tobrilus* (Nematoda, Triplonchida)

© 2024 г. Т. В. Наумова^{а,*}, В. Г. Гагарин^{б,**}

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

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

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

**e-mail: gagarin@ibiw.ru

Поступила в редакцию 22.06.2023 г.

После доработки 09.01.2024 г.

Принята к публикации 10.01.2024 г.

На собственном материале и по литературным данным проведено обобщение сведений по роду *Tobrilus* Andrassy, 1959. Частично изменен диагноз рода, проанализированы видовые диагностические признаки, проведена инвентаризация видового состава. В состав рода включены 29 валидных видов. Дан ключ для определения видов рода и сводная таблица морфологических характеристик валидных видов.

Ключевые слова: пресноводные виды, нематоды, род *Tobrilus*, таксономия

DOI: 10.31857/S0320965224040028, **EDN:** YKJLE

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Tobrilus*, как и все представители сем. Tobrilidae, обитают в пресных водоемах и водотоках, входя в состав мейобентоса и перифитонного сообщества (Gerlach, Riemann, 1974; Цалолихин, 1983; Гагарин, 1993; Zullini, 2005). Родовое название *Tobrilus* было введено венгерским нематологом Андраши (Andrassy, 1959) взамен первоначального названия *Trilobus* Bastian, 1865, ставшего омонимом *Trilobus* из группы *Trilobita*. Морфологическая гетерогенность рода потребовала его ревизии с выделением ряда новых родов (Цалолихин, 1981): *Eutobrilus*, *Neotobrilus*, *Brevitobrilus* и т.д. В составе номинального рода *Tobrilus* были оставлены 11 видов с типовым видом *T. gracilis* (Bastian, 1865). Впоследствии было описано значительное число новых для науки видов данного рода и число валидных видов увеличилось до 29 (Tsalolikhin, 2005; Zullini, 2005; Andrassy, 2007; Цалолихин, 2009, 2015; Nemys eds., 2023). Поскольку виды морфологически очень близки и трудно различимы, цель работы – провести обзор рода и дать ключ для определения его видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы описания и иллюстрации видов рода *Tobrilus*, взятые из различных ли-

тературных источников. Из материалов авторов в наличии имелись препараты следующих видов: *T. gracilis* (Bastian, 1865); *T. helveticus* (Hofmänner, 1914); *T. brevisetosus* (Schneider, 1925); *T. wesenbergi* (Micoletzky, 1925); *T. amabilis* Tsalolikhin, 1974; *T. tenuis* (Gagarin, 1989) Andrassy, 2007; *T. unisexus* Gagarin, 1989; *T. tripylis*, Gagarin, 1991; *T. parvus* Gagarin, 1991; *T. modestus* Gagarin, 1996; *T. minor* Gagarin, Gusakov, 1998; *T. minimus* (Gagarin, 2004) Gagarin, 2006; *T. kamtschaticus* Gagarin, 2004; *T. longisetosus* Gagarin, Naumova, 2011; *T. securus* Gagarin, Naumova, 2011; *T. methanus* Gagarin, Naumova, 2016; *T. saprophagus* Naumova, Gagarin, 2017; *T. elginus* Naumova, Gagarin, 2019; *T. juliae* Naumova, Gagarin, 2019; *T. gigas* Naumova, Gagarin, 2021. Перечисленные виды обнаружены в различных водоемах и водотоках Евразии.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рассмотрены морфологические признаки, применяемые при описании видов рода *Tobrilus*. Поскольку виды тобрилид определяют в основном по самцам (Цалолихин, 1983), то, как правило, проанализированы признаки, характеризующие последних (табл. 1, рис. 1). Если у вида самцы не обнаружены, анализ проводят по самкам (табл. 1).

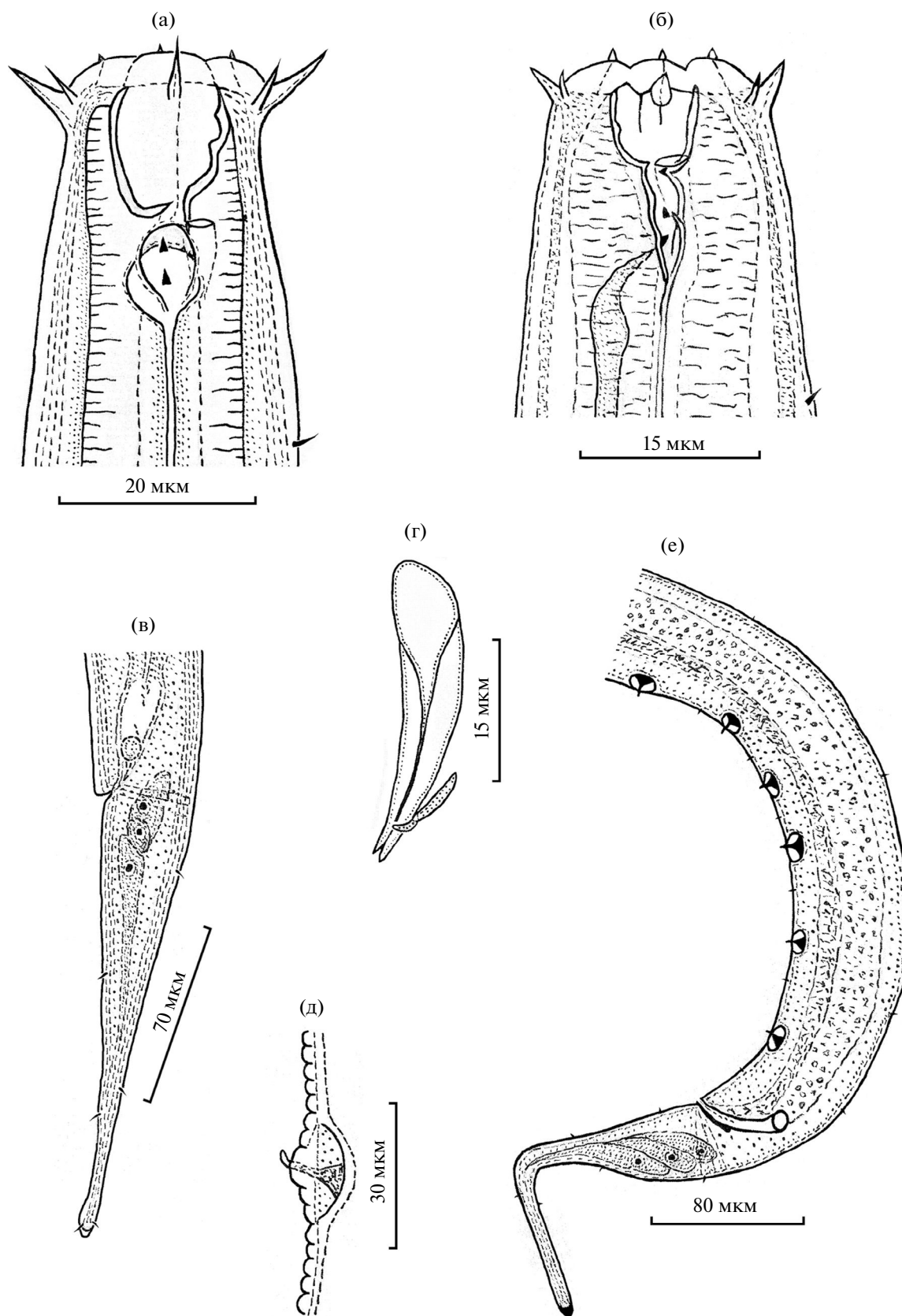


Рис. 1. Некоторые детали строения нематод рода *Tobrilus*: а, б – голова, в – хвост самки, г – спикула и рулек, д – супплемент, е – задний конец самца; а, в – *T. wesenbergi* (по: Andrassy, 1971), б – *T. helveticus* (по: Andrassy, 1967), г, д – *T. tenuis* (по: Гагарин, 1989), е – *T. parvus* (по: Гагарин, 1991).

Таблица 1. Морфологическая характеристика валидных видов рода *Tobrilus*

Видовое название, пол	<i>L</i> , мм	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c'</i>	Ширина внешней области губ, мкм	Длина внешних губных щетинок, мкм	Отношение длины внешних губных щетинок к ширине области губ, %	Длина стомы, мкм	Наличие биокристаллов	Наличие субтерминальных щетинок на хвосте	Длина спикул, мкм	Кол-во суплементов
<i>T. aberrans</i> , ♂	1.52–1.72	28–41	5.2–5.8	12.4–16.6	3–4	19–22	5–8	26–36	23–26	есть	нет	30–39	6
<i>T. anabilis</i> , ♂	3.0–3.1	50–59	5.8–6.5	17.0–17.4	4	35	17–18	50	32–35	нет	есть	55–58	6
<i>T. bekmanae</i> , ♂	2.7–3.1	25–40	5.1–5.6	8.5–13.7	6	35–38	14–18	50	40–56	нет	есть	46–55	6–8
<i>T. brevisetosus</i> , ♂	1.16–1.54	23–34	3.8–4.7	10.1–14.2	3–4	20–22	3	15–17	20–22	есть	нет	28–32	6, 7
<i>T. elginus</i> , ♂	2.24–2.85	39–56	4.8–5.6	14.2–18.7	3.3–4.4	27–30	14–17	45–57	28–33	нет	есть	50–53	6
<i>T. gigas</i> , ♂	3.61–4.27	21–26	5.2–6.5	13.1–16.8	3.7–4.2	41–45	15–17	32–42	35–37	есть	нет	72–88	9–12
<i>T. gracilis</i> , ♂	1.5–2.6	25–40	4.8–6.3	10.9–17.0	3.5	30–33	15	44–45	30–40	есть	нет	37–40	6–8
<i>T. hebricus</i> , ♂	1.7–2.1	30–40	4.0–5.5	9.0–12.3	3.5	25	5–7	25	20–30	нет	нет	36	9
<i>T. incognitus</i> , ♂	1.41	35	5.5	12.0–17.0	3.1–4.0	30	10	30–33	30–40	нет	нет	34	6
<i>T. juliae</i> , ♂	1.89–2.39	43–63	6.4–7.3	17.5–23.4	2.4–3.6	15–19	4–6	24–35	18–20	нет	есть	45–50	6, 7
<i>T. kamschaticus</i> , ♂	2.80–3.03	30–39	5.6–6.8	12.0–17.0	3.1–4.0	28–35	10–12	30–33	9–11	есть	нет	45–50	7–10
<i>T. latens</i> , ♂	2.5	42	7.0	25.4	2	25	5	20	18	нет	нет	53	6
<i>T. longisetosus</i> , ♂	1.51–1.68	36–40	4.0–4.1	8.7–9.6	5.6–6.6	17–19	15–17	84–94	21–22	нет	есть	34–36	6–8
<i>T. macramphus</i> , ♂	2.85–3.47	24–27	5.3–5.4	13.6–16.5	4	?	10–12	40–45	25–30	нет	нет	61–62	6
<i>T. methanus</i> , ♂	1.07–1.43	23–29	3.7–4.4	11.3–12.1	3.4–3.8	13–16	3–4	20–27	22–27	есть	есть	30–37	6
<i>T. minimus</i> , ♀	1.41–1.50	18–21	3.9–4.0	8.3–9.2	4.7–5.1	24–28	12–14	47–55	31–32	нет	нет	—	—
<i>T. minor</i> , ♀	1.29–1.50	18–20	4.2–4.4	8.5–9.8	3.7–4.9	18–20	7	35–39	22–24	есть	нет	—	—
<i>T. modestus</i> , ♂	1.18–1.26	15–19	6.2–6.6	12.6–13.8	2.0–2.2	27–29	4	14–15	18	есть	есть	36–38	7, 8
<i>T. nepalensis</i> , ♂	1.64	29	4.1	14.4	3	24–30	7–8	33	27–33	нет	нет	33	9
<i>T. parvus</i> , ♂	1.09–1.32	22–28	4.3–4.7	10.6–13.1	4.2–4.5	19–22	9–10	40–50	14–15	есть	есть	31–32	6
<i>T. phantasus</i> , ♂	1.32–1.49	38–48	4.5–5.2	13.1–21.5	3	29–30	9–10	30–40	21	нет	нет	25–31	9–10
<i>T. saprophagus</i> , ♂	2.07–2.56	33–43	4.8–5.5	11.5–16.1	2.9–3.9	24–27	10–11	37–46	25–31	нет	есть	45–48	6, 7
<i>T. securus</i> , ♂	2.34–2.60	29–40	5.7–6.3	6.7–8.4	6.3–9.3	18–20	7–9	40–45	20–26	нет	нет	52–58	6, 7
<i>T. tenuis</i> , ♂	1.89–2.00	24–35	5.5–6.0	12.8–14.7	4.0–4.4	24–30	9–11	30–40	15–17	есть	нет	32–34	8–11
<i>T. tripylis</i> , ♂	1.51–1.58	18–22	7.1–7.3	15.2–16.2	2.5–2.7	26–32	8	30–31	35–37	есть	нет	40–41	8–10
<i>T. undophylus</i> , ♂	2.78–3.82	30–56	5.3–6.8	12.8–17.5	2.9–4.5	33–40	10–13	33	33–40	нет	есть	53–75	10–13
<i>T. unisexus</i> , ♀	1.90–2.55	30–33	4.9–5.5	8.5–8.7	8.2–9.3	36–40	15	40–50	18–21	нет	нет	—	—
<i>T. wesenbergi</i> , ♂	1.76	25	4.5–5.1	11.4–13.0	3.7–5.0	16–29	9–14	35–48	26–32	есть	есть	43	7
<i>T. zakorapanensis</i> , ♂	1.63–1.90	27–39	4.3–5.0	9.0–11.0	6	32	11–13	30–35	40	есть	нет	36	3–5

“—” — данные отсутствуют

Индексы формулы Де Мана

Абсолютная длина тела (индекс “*L*”). Длина тела нематод варьирует от 1.07 до 4.27 мм. Большинство имеют размеры 1.5–3.0 мм, что часто затрудняет использование этого признака при определении видов. Наиболее мелкие – *T. parvus*, *T. minor*, *T. minimus*, *T. modestus*, *T. incognitus*, *T. phantasus*, *T. brevisetosus*; наиболее крупные – *T. gigas*, *T. undophylus*, *T. macramphis*, *T. kamtschaticus*, *T. amabilis* и *T. bekmanae*.

Относительная толщина тела (индекс “*a*” – отношение длины тела к его наибольшей ширине). Величина этого индекса колеблется в пределах 15–63. Наиболее стройный вид *T. amabilis*, наиболее толстые – *T. minor*, *T. modestus*, *T. minimus* и *T. tripylis* (табл. 1). Значение величины данного индекса часто зависит от “правильного” приготовления препаратов нематод. Если покровное стекло препарата сильно придавливает червя, его толщина увеличивается и, соответственно, искажается величина индекса. Это в значительной степени снижает ценность индекса “*a*” при определении нематод.

Относительная длина фаринкса (индекс “*b*” – отношение длины тела к длине фаринкса). На уровне рода этот индекс изменяется от 3.7 до 7.3. У большинства видов он находится в пределах 4.5–6.0, что обесценивает данный индекс и делает его малоприменимым при определении. Относительно длинный фаринкс у *T. minimus*, *T. longisetosus* и *T. nepalensis*, относительно короткий – у *T. tripylis* и *T. latens* (табл. 1).

Относительная длина хвоста (индекс “*c*” – отношение длины тела к длине хвоста). Величина индекса у большинства видов перекрывается, в среднем колеблется в пределах 8.5–13.0 (min 6.7 – max 25.4). Из известных видов относительно длинный хвост у *T. securus*, *T. minimus*, *T. unisexus*, самый короткий – у *T. latens* (табл. 1).

Стройность хвоста (индекс “*c'*” – отношение длины хвоста к ширине тела в области ануса или клоаки). Величина этого индекса хорошо коррелирует с таковой предыдущего индекса, поэтому они оба могут служить довольно хорошими признаками дифференциации видов. Так, у длиннохвостого вида *T. unisexus* значение индекса наиболее высокое, у короткохвостого *T. latens* – наиболее низкое (табл. 1).

Таким образом, при определении видов индексы формулы де Мана могут успешно применяться только в случае, если их величины у разных видов значительно различаются. Это наиболее крупные или наиболее мелкие виды, наиболее толстые или тонкие, наиболее длиннохвостые или короткохвостые и т.д.

Абсолютная ширина области губ. Признак малоприменим для дифференциации видов. Шири-

на губ тесно связана с размерами тела. У крупных видов область губ более широкая, у мелких видов – более узкая (табл. 1).

Абсолютная и относительная длина внешних губных щетинок. Оба эти признака связаны между собой и могут служить хорошими критериями при определении видов, особенно второй признак – отношение длины внешних губных сенсилл к ширине области губ. У большинства видов длина внешних губных сенсилл достигает 30–40% ширины области губ (табл. 1). Очень короткие внешние губные сенсиллы у *T. brevisetosus* (3 мкм или 17% ширины области губ) и у *T. latens* (5 мкм или 20% ширины области губ). У некоторых видов (*T. parvus*, *T. unisexus*, *T. amabilis*, *T. bekmanae* и *T. elginus*) длина этих сенсилл может достигать ~50% ширины области губ, у *T. longisetosus* – 84–94% ширины области губ.

Форма и длина стомы. Стома всех видов рода состоит из двух частей: бокаловидной буккальной полости и двух накладывающихся друг на друга карманов, в каждом из которых расположен онх. В большинстве случаев стенки обоих карманов симметрично изогнуты, только у *T. helveticus* дорсальные стенки карманов прямые, а вентральные сильно выпуклые (рис. 1). Это хороший диагностический признак. Однако значение длины стомы малоприменимо для определения видов. Во-первых, длина и ширина ротовой полости зависят от физиологического состояния червя в период его фиксации. Так, если червей фиксировали при заглатывании пищи или ее переработке в ротовой полости, то размеры стомы, как правило, увеличены. Если червей фиксировали в момент проталкивания пищевого комка из стомы в пищевод, то буккальная полость сужена. Во-вторых, форма и величина стомы могут сильно изменяться при фиксации проб и при приготовлении препаратов. При “жесткой” фиксации” все ткани сильно сжимаются. Длина стомы у большинства видов находится в пределах 20–35 мкм (табл. 1), у *T. kamtschaticus* она чрезвычайно короткая (9–11 мкм), у *T. bekmanae* – довольно длинная (40–56 мкм).

Наличие или отсутствие кристаллоидов. Этот признак может быть надежным критерием при дифференциации видов. У большинства видов кристаллоиды в тканях имеются. У *T. helveticus*, *T. minimus* и большинства байкальских видов кристаллоиды отсутствуют (табл. 1).

Наличие или отсутствие субтерминальной щетинки. У 18 видов субтерминальная щетинка отсутствует, у 11 видов она имеется (рис. 1). Возможно, этот признак пригоден для определения видов.

Абсолютная длина спикул и их форма. Форма спикул у всех самцов из данного рода одинакова: спикулы сравнительно толстые, изогнутые,

проксимальный конец их несет хорошо развитую головку, дистальный конец заострен (рис. 1). Длина спикул связана с абсолютной длиной червя, поскольку у крупных видов они более длинные, у мелких — более короткие. У большинства самцов длина спикул колеблется в пределах 35–50 мкм. Сравнительно длинные спикулы у *T. securus* (52–58 мкм), *T. amabilis* (55–58 мкм), *T. macramphis* (61–62 мкм), *T. undophylus* (53–75 мкм), *T. gigas* (72–88 мкм); сравнительно короткие спикулы у *T. phantusus* (25–31 мкм), *T. brevisetosus* (28–32 мкм) и *T. parvus* (31–32 мкм) (табл. 1).

Число супплементов. Супплементы у всех самцов одинакового размера и формы (рис. 1), в среднем число супплементов у большинства видов колеблется от 6 до 8. У *T. zakopanensis* их меньше — от 3 до 5, у ряда видов их >8. Так, у самцов *T. helveticus* и *T. nepalensis* их 9, у *T. tripylis* число супплементов колеблется от 8 до 10, у *T. tenuis* их 8–11, у *T. phantusus* — 9–10, у *T. gigas* — 9–12, у *T. undophylus* — 10–13 (табл. 1).

Род *Tobrilus* Andrassy, 1959

(Syn.: *Trilobus* Bastian, 1865)

Диагноз (по: Цалолихин, 1983 с незначительными изменениями). Длина тела от 1 мм до 4.5 мм. Кутикула визуальна гладкая или, реже, тонкокольчатая. Соматические щетинки короткие и малочисленные. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл. Внешние губные и головные сенсиллы в форме щетинок, причем первые более длинные и обычно равны 1/3 ширины области губ. Стома состоит из бокаловидной буккальной полости и накладывающихся друг на друга карманов, в каждом из которых находится по одному онху. Фовеи амфидов расположены на уровне основания ротовой полости. Вагина короткая, со слабо развитой мускулатурой. Спикулы короткие и широкие. Супплементы погруженные. Амбула супплементов маленькая, приплюснутая; шапочка почти не выражена, с одним очень маленьким шипом. Число супплементов варьирует от 3 до 13, но обычно их 6–8. Расстояние между супплементами примерно одинаковое. Субтерминальная щетинка имеется или отсутствует.

Род *Tobrilus* Andrassy, 1959 морфологически наиболее близок к роду *Eutobrilus* Tsalolikhin, 1981. Отличается от него только формой стомы (карманы стомы полностью перекрывают друг друга, у видов рода *Eutobrilus* карманы стомы только передним или задним краями перекрывают друг друга) и формой супплементов самцов (у самцов рода *Tobrilus* супплементы мелкие, “нежевидные” и почти полностью погружены под кутикулу, у видов рода *Eutobrilus* супплементы более крупные, “ежевидные” и довольно сильно выступают над кутикулой).

Типовой вид: *T. gracilis* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus gracilis* Bastian, 1865). **Другие**

валидные виды: *T. aberrans* (Schneider, 1925) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus gracilis* subsp. *typicus* var. *aberrans* W. Schneider, 1925; *Tobrilus abberans* Filipjev, 1928; *Trilobus gracilis* subsp. *typicus* var. *conjungens* W. Schneider, 1925); *T. amabilis* Tsalolikhin, 1974; *T. bekmanae* Tsalolikhin, 1975; *T. brevisetosus* (Schneider, 1925) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus gracilis* subsp. *typicus* var. *brevisetosus* W. Schneider, 1925; *Trilobus brevisetosus* Filipjev, 1929); *T. elginus* Naumova, Gagarin, 2019; *T. gigas* Naumova, Gagarin, 2021; *T. helveticus* (Hofmänner, 1914) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus helveticus* Hofmänner, 1914; *Trilobus armatus* Allgen, 1925; *Trilobus gracilis* subsp. *allophysis* var. *allophysoides* W. Schneider, 1925; *Trilobus allophysoides* Micoletzky, 1925; *Trilobus gracilis* var. *helveticus* Rahm, 1938); *T. incognitus* Tsalolikhin, 1972; *T. juliae* Naumova, Gagarin, 2019; *T. kamtschaticus* Gagarin, 2004; *T. latens* Tsalolikhin, 1974; *T. longisetosus* Gagarin, Naumova, 2011; *T. macramphis* Tsalolikhin, 1977; *T. methanus* Gagarin, Naumova, 2016; *T. minimus* (Gagarin, 2004) Gagarin, 2006 (syn.: *T. minor* Gagarin, 2004; *T. vladimiri* Andrassy, 2007); *T. minor* Gagarin, Gusakov, 1998 (syn. *T. shoshinorum* Tsalolikhin, 2015); *T. modestus* Gagarin, 1996; *T. nepalensis* Tsalolikhin, 1983; *T. parvus* Gagarin, 1991; *T. phantusus* Tsalolikhin, 1983; *T. saprophagus* Naumova, Gagarin, 2017; *T. securus* Gagarin, Naumova, 2011; *T. tenuis* (Gagarin, 1989) Andrassy, 2007 (syn.: *T. tenuicaudatus* Gagarin, 1989); *T. tripylis* Gagarin, 1991; *T. undophylus* Shoshin, 1988; *T. unisexus* Gagarin, 1989; *T. wesenbergi* (Micoletzky, 1925) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus wesenbergi* Micoletzky, 1925); *T. zakopanensis* (Stefanski, 1924) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus gracilis* subsp. *zakopanensis* Stefanski, 1924; *Trilobus zakopanensis* Stefanski, 1938).

Комментарии к валидным видам

Tobrilus gracilis (Bastian, 1865). Вид очень вариабелен, но довольно хорошо описан и иллюстрирован (Цалолихин, 1983, 2009). Краткая характеристика вида: среднего размера ($L = 1.5–2.6$ мм), не слишком толстый ($a = 25–40$), фаринкс средней длины ($b = 4.8–6.3$), хвост средней длины и толщины ($c = 10.9–17.0$, $c' = 3.5$), внешние губные сенсиллы длиной 15 мкм и достигают 44–45% ширины области губ. В теле многочисленные кристаллоиды, субтерминальная щетинка отсутствует. Спикулы длиной 37–40 мкм, 6–8 супплементов.

Вид описан из солоноватого водоема в Великобритании. Довольно широко распространен в пресных и солоноватых водоемах и водотоках Европы, Азии, обеих Америк и Африки, в России встречается повсеместно (Gerlach, Riemann, 1974; Гагарин, 1993; Цалолихин, 1983, 2009; Zulini, 2005).

T. aberrans (Schneider, 1925). Вид характеризуется узкой областью губ (ее ширина 19–22 мкм) и

сравнительно короткими головными щетинками (их длина 5–8 мкм) (табл. 1).

Вид описан из оз. Кирхензее, Германия (Schneider, 1925). Известен также из других водоемов Германии, водоемов Канады, Израиля и Литвы (Gerlach, Riemann, 1974; Tsalolikhin, 2005; Zullini, 2005). На территории России обнаружен в р. Ока, Финском заливе, эстуарии р. Невы и в р. Волге (Цалолихин, 1983).

T. amabilis Tsalolikhin, 1974. Характерные признаки: крупное и стройное тело ($L = 3.0\text{--}3.1$ мм, $a = 50\text{--}59$), широкая область губ (35 мкм), длинные внешние губные щетинки (17–18 мкм) достигают 50% ширины области губ, субтерминальная щетинка имеется, спикулы крупные (55–58 мкм).

Вид описан из оз. Байкал (Цалолихин, 1974), обнаружен также в среднем течении р. Енисея и Усть-Илимском водохранилище, Россия (Гагарин, 1993).

T. bekmanae Tsalolikhin, 1975. Характерные признаки вида: крупное тело ($L = 2.6\text{--}3.1$ мм), длинный и стройный хвост ($c = 8.5\text{--}13.7$, $c' = 6$), длинные внешние губные сенсиллы (13–18 мкм) достигают 50% ширины области губ, крупные стома и спикулы (40–56 и 46–55 мкм соответственно) и наличие субтерминальной щетинки (табл. 1).

Эндемик оз. Байкал, Россия. Населяет все зоны глубин, от зоны заплеска (выше уреза воды) до абиссали (глубина 1520 м) (Цалолихин, 1983).

T. brevisetosus (Schneider, 1925). Характерные признаки вида: короткое и сравнительно толстое тело ($L = 1.16\text{--}1.54$ мм, $a = 23\text{--}34$), сравнительно длинный фаринкс ($b = 3.8\text{--}4.7$), узкая область губ (20–22 мкм), короткие внешние сенсиллы (3 мкм) достигают 15–17% ширины области губ, короткие спикулы (28–32 мкм).

Описан из оз. Медве в Польше (Schneider, 1925). Обнаружен также в различных водоемах Европы и Африки (Andrássy, 1967, 1971; Gerlach, Riemann, 1974; Цалолихин, 1983; Zullini, 2005). На территории России зарегистрирован в Финском заливе и в устье р. Невы, Лужских озерах, Ладожском озере, Рыбинском водохранилище, а также в разнообразных водоемах и водотоках Западной Сибири (Гагарин, 1993).

T. elginus Naumova, Gagarin, 2019. Тело средней длины, но тонкое ($\text{♂} L = 2.24\text{--}2.85$ мм, $a = 30\text{--}56$), внешние губные щетинки сравнительно длинные (длиной 14–17 мкм или 45–57% ширины области губ), кристаллоиды отсутствуют.

Эндемик оз. Байкал (Россия), обнаружен в прибрежном грунте зал. Малое море.

T. gigas Naumova, Gagarin, 2021. Характеризуется длинным и сравнительно толстым телом ($\text{♂} L = 3.61\text{--}4.28$ мм, $a = 21\text{--}26$), длинными внеш-

ними губными щетинками (длиной 15–17 мкм), наличием кристаллоидов и длинными спикулами (их длина равна 72–88 мкм).

Эндемик оз. Байкал (Россия), найден в литорали южной части озера.

T. helveticus (Hofmänner, 1914). Характерные признаки вида: ассиметричные карманы стома, короткие внешние губные сенсиллы (5–7 мкм) достигающие 25% ширины области губ, отсутствие кристаллоидов (рис. 1).

Описан из Женевского озера в Швейцарии. Распространен в водоемах и водотоках Европы (Gerlach, Riemann, 1974; Zullini, 2005). Найден также в пресных и солоноватых водоемах Монголии и оз. Иссык-Куль в Киргизии (Лемзина, 1989; Гагарин, 1993). На территории России встречается повсеместно.

T. incognitus Tsalolikhin, 1972. Характерные признаки вида: длина тела 1.41 мм, сравнительно короткие спикулы (34 мкм), круги головных щетинок заметно расставлены.

Описан из оз. Байкал (Россия) (Цалолихин, 1972), обнаружен также в минеральном источнике в Иркутской обл. (Наумова и др., 2010).

T. juliae Naumova, Gagarin, 2019. Вид среднего размера, сравнительно тонкий ($\text{♂} L = 1.89\text{--}2.39$ мм, $a = 43\text{--}63$), хвост сравнительно длинный ($c = 17.5\text{--}23.4$), короткие внешние губные щетинки (их длина 4–6 мкм), субтерминальная щетинка присутствует.

Эндемик оз. Байкал (Россия), обитает в грунте прибрежного мелководья озера.

T. kamtschaticus Gagarin, 2004. Вид характеризуется крупным телом ($L = 2.30\text{--}3.03$ мм), короткой стомой (9–11 мкм), длинными спикулами (45–50 мкм) и большим числом супплементов (7–10).

Найден в оз. Курильское на п-ове Камчатка и в минеральных источниках на севере Иркутской обл., Россия (Гагарин, 1993; Наумова и др., 2010).

T. latens Tsalolikhin, 1974. Характерные признаки вида: крупное и тонкое тело ($L = 2.5$, $a = 42$), короткий фаринкс ($b = 2$, $c' = 7.0$), короткий и толстый хвост ($c = 25.4$, $c' = 2$), короткие внешние губные сенсиллы (5 мкм) достигают 20% ширины области губ, короткая стома (18 мкм) и крупные спикулы (53 мкм).

Эндемик оз. Байкал, Россия (Цалолихин, 1983).

T. longisetosus Gagarin, Naumova, 2011. Характерные признаки вида: тело сравнительно короткое ($L = 1.51\text{--}1.68$ мм), внешние губные щетинки длинные (15–17 мкм или 84–94% ширины области губ), биокристаллы отсутствуют, длина спикул 34–36 мкм.

Эндемик оз. Байкал, Россия.

T. macramphis Tsalolikhin, 1977. Вид характеризуется крупным телом ($L = 2.85\text{--}3.47$ мм) и длинными спикулами (53 мкм).

Эндемик оз. Байкал, Россия (Цалолихин, 1977).

T. methanus Gagarin, Naumova, 2016. Вид характеризуется сравнительно коротким телом ($L = 1.07\text{--}1.43$ мм), сравнительно коротким хвостом ($\sigma\sigma$ $c = 11.3\text{--}12.1$ мкм), наличием кристаллоидов; короткими спикулами (30–37 мкм).

Обнаружен в абиссали оз. Байкал, в районе выходов метана (Naumova et al., 2023).

T. minimus (Gagarin, 2004) Gagarin, 2006. Краткая характеристика вида: тело относительно короткое и толстое ($\sigma\sigma$ $L = 1.41\text{--}1.50$ мм, $a = 18\text{--}21$), длина внешних губных щетинок равна 12–14 мкм и достигает 47–55% ширины области губ, кристаллоиды и субтерминальная щетинка отсутствуют.

Описан из оз. Курильское на п-ове Камчатка, Россия.

T. minor Gagarin, Gusakov, 1998. Характерные признаки вида: короткое и толстое тело ($L = 1.29\text{--}1.50$ мм, $a = 18\text{--}20$), длинный фаринкс ($b = 4.2\text{--}4.4$), длинный хвост ($c = 8.5\text{--}9.6$), узкая область губ (18–20 мкм), короткие внешние губные сенсиллы (7 мкм) и наличие субтерминальной щетинки.

Обнаружен в р. Шексна и в Рыбинском водохранилище, Россия.

T. modestus Gagarin, 1996. Для вида характерно короткое и толстое тело ($L = 1.18\text{--}1.2$ мм, $a = 38\text{--}48$), короткие внешние губные сенсиллы (4 мкм), длина которых лишь 14–15% ширины области губ, короткая стома (18 мкм) и сравнительно толстый хвост ($c' = 2.0\text{--}2.2$).

Найден в нижнем течении р. Енисей, Россия.

T. nepalensis Tsalolikhin, 1983. Характерные признаки вида: длинный фаринкс ($b = 4.1$), относительно короткие внешние губные сенсиллы (7–8 мкм) и короткие спикулы (33 мкм).

Описан из оз. Джонгла в Гималаях, Непал (Цалолихин, 1983).

T. parvus Gagarin, 1991. Краткая характеристика вида: короткое и толстое тело ($L = 1.09\text{--}1.32$ мм, $a = 22\text{--}28$), узкая область губ (18–22 мкм), относительно длинные губные сенсиллы (40–50% ширины области губ), короткие спикулы (31–32 мкм) (рис. 1).

Обнаружен в оз. Таймыр и в Рыбинском водохранилище, Россия (Гагарин, 1993).

T. phantanus Tsalolikhin, 1983. Вид характеризуется коротким и тонким телом ($L = 1.32\text{--}1.49$ мм, $a = 38\text{--}48$), короткими спикулами (25–31 мкм) и большим числом супплементов (9–12).

Обнаружен в солоноватых озерах Монголии (Цалолихин, 1983).

T. saprophagus Naumova, Gagarin, 2017. Крупный вид с довольно коротким хвостом ($\sigma\sigma$ $L = 2.07\text{--}2.56$ мм, $c = 11.5\text{--}16.1$). Кристаллоиды отсутствуют, субтерминальная щетинка имеется.

Эндемик оз. Байкал (Россия), обнаружен на больных и мертвых губках *Lubomirskia baikalensis* (Pallas, 1776).

T. securus Gagarin, Naumova, 2011. Краткая характеристика: тело длинное ($\sigma\sigma$ $L = 2.34\text{--}2.61$ мм), с относительно длинным и стройным хвостом ($\sigma\sigma$ $c = 6.7\text{--}8.4$, $c' = 6.3\text{--}9.3$), кристаллоиды и субтерминальная щетинка отсутствуют, спикулы крупные, длиной 52–58 мкм.

Эндемик оз. Байкал (Россия), обнаружен в абиссали озера.

T. tenuis (Gagarin, 1989) Andrassy, 2007. Черви среднего размера ($\sigma\sigma$ $L = 1.89\text{--}2.00$ мм), кристаллоиды имеются, субтерминальная щетинка отсутствует, спикулы длиной 3.2–3.4 мкм, 8–11 пре-клоакальных супплементов.

Описан из мелких озер Вологодской обл., обнаружен также в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища, Россия (Гагарин, 1989).

T. tripylis Gagarin, 1991. Краткая характеристика вида: довольно тонкое тело ($a = 18\text{--}20$), короткий фаринкс ($b = 7.1\text{--}7.3$), относительно толстый хвост ($c' = 2.5\text{--}2.7$), короткие внешние головные сенсиллы (8 мкм) и большое число супплементов (8–10).

Найден в ручье на п-ове Таймыр, Россия (Гагарин, 1991).

T. undophylus Shoshin, 1988. Краткая характеристика вида: крупное и сравнительно тонкое тело ($L = 2.78\text{--}3.82$ мм, $a = 30\text{--}56$), довольно широкая область губ (33–40 мкм), длинная стома (33–40 мкм), крупные спикулы (53–75 мкм) и большое число супплементов (10–13).

Эндемик оз. Байкал, Россия (Шошин, 1988).

T. unisexus Gagarin, 1989. Вид характеризуется длинным и стройным хвостом ($c = 8.5\text{--}8.7$ мм, $c' = 8.2\text{--}9.3$), сравнительно широкой областью губ (36–40 мкм, длинными внешними губными сенсиллами (10–13 мкм) и отсутствием кристаллоидов.

Итальянский нематолог Зуллини (Zullini, 2005) перенес *T. unisexus* в род *Eutobrilus*, не объяснив, на каком основании он это сделал. Авторы считают, что строение стомы данного вида (сильно накладывающиеся друг на друга карманы и близко расположенные друг к другу онхи) предполагает помещение его в род *Tobrilus* Andrassy, 1959.

Обнаружен в двух мелких водоемах в Ярославской обл., Россия (Гагарин, 1989).

T. wesenbergi (Micoletzky, 1925). Характерные признаки: узкая стома (16–29 мкм) и наличие субтерминальной щетинки.

Типовое местонахождение – оз. Фурезее, п-ов Зеландия, Дания. Найден также в водоемах Чехии и Словакии, в Горьковском водохранилище, Россия (Gerlach, Riemann, 1974).

T. zakopanensis (Stefanski, 1924). Характерные признаки: длинный и стройный хвост ($c = 9-11$, $c' = 6$), крупная стома (длиной 40 мкм) и малое число супплементов (3–5). Описан из водоемов в Татрах, Польша. Найден также в озерах Чехии, Словакии и во мхах в Италии (Gerlach, Riemann, 1974).

Вид *T. affinis* Gagarin, 1996 на основании строения преклоакальных супплементов ранее был переведен в род *Asperotobrilus* Shoshin, 1991 под названием *Asperotobrilus affinis* (Gagarin, 1996) Gagarin, Naumova, 2021 comb. nov.

Зуллини (Zullini, 2005) поместил вид *Eutobrilus annetteae* (Joubert, Heyns, 1979) в род *Tobrilus* Andrassy, 1959. Но самцы данного вида имеют супплементы, типичные для рода *Eutobrilus*: ежевидные, шапочка выдается над поверхностью тела, с хорошо развитым центральным шипом и микрошипиками. В связи с этим, данный вид должен находиться в составе рода *Eutobrilus* Tsalolikhin, 1981.

Ключ для определения валидных видов рода *Tobrilus* (в основном, по самцам)

- 1 (2). Карманы стомы асимметричные *T. helveticus* (Hofmänner, 1914)
- 2 (1). Карманы стомы симметричные
- 3 (8). Имеются только самки; самцы отсутствуют
- 4 (5). Длина тела 1.90–2.55 мм; $a = 30-33$ *T. unisexus* Gagarin, 1989
- 5 (4). Длина тела < 1.60 мм; $a < 30$ 6
- 6 (7). Длина внешних губных щетинок 7 мкм; кристаллоиды имеются *T. minor* Gagarin, Gusakov, 1998
- 7 (6). Длина внешних губных щетинок 12–14 мкм; кристаллоиды отсутствуют *T. minimus* (Gagarin, 2004) Gagarin, 2006
- 8 (3). Имеются самцы и самки
- 9 (10). Супплементов 3–5 *T. zakopanensis* (Stefanski, 1924)
- 10 (9). Супплементов > 6
- 11 (46). Длина тела ≤ 2.6 мм
- 12 (29). Кристаллоиды имеются
- 13 (18). Субтерминальная щетинка имеется
- 14 (15). Длина внешних губных щетинок 9–14 мкм; длина спикул 43 мкм *T. wesenbergi* (Micoletzky, 1925)

15 (14). Длина внешних губных щетинок < 5 мкм; длина спикул < 40 мкм

16 (17). ♂♂ $a = 23-29$, $b = 3.7-4.4$ *T. methanus* Gagarin, Naumova, 2016

17 (16). ♂♂ $a = 15-19$, $b = 6.2-6.6$ *T. modestus* Gagarin, 1996

18 (13). Субтерминальная щетинка отсутствует

19 (20). Длина внешних губных щетинок равна 3 мкм *T. brevisetosus* (Schneider, 1925)

20 (19). Длина внешних губных щетинок > 4 мкм

21 (24). Ширина области губ 19–22 мкм 23

22 (23). Длина внешних губных щетинок 5–8 мкм; длина стомы 23–26 мкм *T. aberrans* (Schneider, 1925)

23 (22). Длина внешних губных щетинок 9–10 мкм; длина стомы 14–15 мкм *T. parvus* Gagarin, 1991

24 (21). Ширина области губ > 23 мкм

25 (26). Длина стомы 15–17 мкм; длина спикул 32–34 мкм *T. tenuis* (Gagarin, 1989) Andrassy, 2007

26 (25). Длина стомы ≥ 30 мкм

27 (28). ♂♂ $a = 25-40$, $b = 4.8-6.3$ *T. gracilis* (Bastian, 1865)

28 (27). ♂♂ $a = 18-22$, $b = 7.1-7.3$ *T. tripylis* Gagarin, 1991

29 (12). Кристаллоиды отсутствуют

30 (37). Субтерминальная щетинка на хвосте имеется

31 (32). Длина внешних губных щетинок 4–6 мкм, $c = 17.5-23.4$ *T. juliae* Naumova, Gagarin, 2019

32 (31). Длина внешних губных щетинок > 6 мкм; $c < 17$

33 (34). Ширина области губ 27–30 мкм; длина спикул 50–53 мкм *T. elginus* Naumova, Gagarin, 2019

34 (33). Ширина области губ менее 27 мкм; длина спикул < 50 мкм

35 (36). ♂♂ $L = 1.51-1.68$ мм; длина внешних губных щетинок 15–17 мкм *T. longisetosus* Gagarin, Naumova, 2011

36 (35). ♂♂ $L = 2.07-2.56$ мм; длина внешних губных щетинок 10–11 мкм *T. saphrophagus* Naumova, Gagarin, 2017

37 (30). Субтерминальная щетинка отсутствует

38 (43). Длина тела < 2.0 мм

39 (40). ♂♂ $a = 29$; длина головных щетинок 7–8 мкм *T. nepalensis* Tsalolikhin, 1983

40 (39). ♂♂ $a > 30$; длина внешних губных щетинок ≥ 9

41 (42). ♂♂ $a = 35$; длина стомы 30–40 мкм; длина спикул 34 мкм *T. incognitus* Tsalolikhin, 1972

- 42 (41). ♂♂ $a = 38-48$; длина стомы 21 мкм; длина спикул 25–31 мкм
..... *T. phantassus* Tsalolikhin, 1983
- 43 (38). Длина тела > 2.0 мм
- 44 (45). ♂♂ $c = 25.4$, $c' = 2$; длина головных щетинок 5 мкм
..... *T. latens* Tsalolikhin, 1974
- 45 (44). ♂♂ $c = 6.7-8.4$; $c' = 6.3-9.3$; длина головных щетинок 7–9 мкм
..... *T. securus* Gagarin, Naumova, 2011
- 46 (11). Длина тела > 2.7 мм
- 47 (52). Субтерминальная щетинка имеется
- 48 (49). Длина внешних губных щетинок 10–13 мкм, супплементов 10–13
..... *T. undophylus* Shoshin, 1988
- 49 (48). Длина внешних губных щетинок > 13 мкм, супплементов < 10
- 50 (51). Длина стомы 32–35 мкм; $a = 50-59$
..... *T. amabilis* Tsalolikhin, 1974
- 51 (50). Длина стомы 40–56 мкм; $a = 25-40$
..... *T. bekmanae* Tsalolikhin, 1975
- 52 (47). Субтерминальная щетинка на хвосте отсутствует
- 53 (54). Длина спикул 72–88 мкм; 9–12 супплементов у самцов
..... *T. gigas* Naumova, Gagarin, 2021
- 54 (53). Длина спикул < 70 мкм; число супплементов у самцов < 9
- 55 (56). Длина стомы 9–11 мкм; длина спикул 45–50 мкм
..... *T. kamchaticus* Gagarin, 2004
- 56 (55). Длина стомы 25–30 мкм; длина спикул 61–62 мкм
..... *T. macramphis* Tsalolikhin, 1977

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ФГБУН Лимнологического института СО РАН (в рамках темы государственного задания РАН № 121032300180-7) и ФГБУН Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (в рамках темы государственного задания РАН № 121051100109-1). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гагарин В.Г. 1989. Новые и редкие виды семейства Tobrilidae (Nematoda, Enoplida) // Зоол. журн. Т. 68. № 8. С. 18.
- Гагарин В.Г. 1991. Нематоды семейства Tobrilidae (Eno- plida) // Зоол. журн. Т. 70. № 9. С. 11.
- Гагарин В.Г. 1993. Свободноживущие нематоды прес- ных вод России и сопредельных стран (отряды Monhysterida, Aegaeolimida, Chromadorida, Eno- plida, Mononchida). СПб.: Гидрометеоздат.
- Лемзина Л.В. 1989. Свободноживущие нематоды озер Иссык-Куль и Сок-Куль. Фрунзе: “Илим”.
- Наумова Т.В., Гагарин В.Г., Щербаков Д.Ю., Ситни- кова Т.Я. 2023. Видовой состав и распределение свободноживущих нематод (Nematoda) в районе метанового сипа Посольская банка оз. Байкал // Биология внутр. вод. № 1. С. 72. <https://doi.org/10.31857/S0320965223010126>
- Наумова Т.В., Гагарин В.Г., Тимошкин О.А. 2010. Первые данные о фауне свободноживущих нематод (Nem- atoda) в водоемах Севера Иркутской области // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Кн. 1. Новоси- бирск: Наука. С. 1009.
- Цалолыхин С.Я. 1972. Новые виды свободноживущих нематод из озера Байкал // Зоол. журн. Т. 51. № 10. С. 1559.
- Цалолыхин С.Я. 1974. Новые виды нематод – коммен- салов байкальских губок // Зоол. журн. Т. 53. № 7. С. 1081.
- Цалолыхин С.Я. 1977. Новые виды нематод из озера Байкал // Зоол. журн. Т. 56. № 7. С. 989.
- Цалолыхин С.Я. 1981. Ревизия рода *Tobrilus* // Зоол. журн. Т. 60. № 9. С. 1302.
- Цалолыхин С.Я. 1983. Нематоды семейств Tobrilidae и Triplonchidae мировой фауны. Л.: Наука.
- Цалолыхин С.Я. 2009. Обзор рода *Tobrilus* (Nemato- da, Enoplida, Tobrilidae): “Классические виды” // Зоол. журн. Т. 88. № 7. С. 783.
- Цалолыхин С.Я. 2015. Современное состояние рода *To- brilus* (Nematoda: Enoplida: Tobrilidae) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 319. № 4. С. 545.
- Шошин А.В. 1988. Новые виды байкальских нематод семейства Tobrilidae // Нематологический сбор- ник. Л.: Зоол. ин-т РАН. С. 43.
- American Veterinary Medical Association. [Internet] 2020. AVMA guidelines for the euthanasia of animals: 2020 ed. Available at: <https://www.avma.org/sites/default/files/2020-02/Guidelines-on-Euthanasia-2020.pdf>
- Andrássy I. 1959. Neubenennungen einiger homonymen Nematoden-Gattungen // Nematologica. V. 4. № 1. S. 223.
- Andrássy I. 1967. Nematodes aus euterstillen Biotopen Scandinavies' gesammelt von Enkell // Opusc. Zool. (Budapest). Т. 7. № 2. S. 3.
- Andrássy I. 1971. Überprüfung einiger von Micoletzky beschriebener Nematodenarten an Hand der typen- prenárate // Mit. Zool. Mus. Berlin. Heft 2. S. 241.
- Andrássy I. 2007. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda Errantia). V. 2. Hungarian National History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences. Budapest. P. 1.
- Gerlach S., Riemann P. 1974. The Bremerhaven checklist of Aquatic Nematodes // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerch Suppl. 4. Heft 2. S. 405.

- Nemys* eds. 2023. *Nemys: World Database of Nematodes*. Accessed at <https://nemys.ugent.be> on 2023-06-19. <https://doi.org/10.14284/366>
- Schneider W.* 1925. Freilebende Süßwassernematoden aus ostholsteinischen Seen nebs Bemerkungen über die Nematodenfauna des Madü- und Schaalsees // *Arch. Hydrobiol.* Bd 15. S. 536.
- Tsalolikhin S. Ya.* 2005. Redescription of *Tobrilus aberrans* (Filipjev, 1928) (Nematoda, Enoplida: Tobrilidae) // *Zoosystematica Rossica*. V. 14. № 1. P. 17.
- Zullini A.* 2005. Order Triplonchida // *Freshwater nematodes. Ecology and Taxonomy*. L.: CABI Publ. P. 293.

Review of the Species of the Genus *Tobrilus* (Nematoda, Triplonchida)

T. V. Naumova^{1, *}, V. G. Gagarin^{1, **}

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

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

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

**e-mail: gagarin@ibiw.ru

On own material and on the basis of literary data, a synthesis of information on the genus *Tobrilus* Andrassy, 1959. The diagnosis this genus has been changed; species diagnostic characteristics have been analyzed; the species structure of the genus has been examined. The genus includes 29 valid species. The key to the definition of species of genus and the summary table of morphological characteristics of valid species are given.

Keywords: freshwaters, nematodes, genus *Tobrilus*, taxonomy

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 574.58(1-7512)(571.13)

РАЗНООБРАЗИЕ СТОМАТОЦИСТ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (Chrysophyceae) ИЗ ПЛАНКТОНА ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ ГОРНО- ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2024 г. Л. В. Снитъко^{а, *}, В. П. Снитъко^а

^аЮжно-Уральский Федеральный научный центр минералогии и геоэкологии
Уральского отделения Российской академии наук, г. Миасс, Россия

*e-mail: lvs223@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.04.2023 г.

После доработки 14.02.2024 г.

Принята к публикации 19.02.2024 г.

По данным сканирующей электронной микроскопии, в планктоне водоемов и водотоков горно-лесной зоны Южного Урала выявлено 33 морфотипа стоматоцист Chrysophyceae. Впервые для России отмечено восемь морфотипов, один из них описан как новый для науки. Описание каждого морфотипа сопровождается изображением сканирующего электронного микроскопа, доступной географической локацией и экологической характеристикой местонахождения. По обилию в планктоне преобладают неорнаментированные стоматоцисты сферической формы, по разнообразию — орнаментированные. Повышенная встречаемость и спектр морфотипов стоматоцист наблюдали весной и осенью. Выявленное высокое разнообразие стоматоцист хризифитовых подтверждает разнообразие золотистых водорослей на Южном Урале. Полученные данные могут служить дополнительным критерием оценки таксономического разнообразия золотистых водорослей.

Ключевые слова: стоматоцисты, Chrysophyceae, морфотипы, разнообразие, малые горно-лесные водоемы и водотоки, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0320965224040034, **EDN:** YKBFBC

ВВЕДЕНИЕ

Кремнеземные стоматоцисты являются покоящейся стадией в жизненном цикле золотистых водорослей (Chrysophyceae). Способность к формированию эндогенных стоматоцист обеспечивает выживание хризифитовых водорослей в неблагоприятных условиях. В России исследования стоматоцист с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) были проведены в Сибири (Vogobuova et al., 1996; Фирсова, Лихошвай, 2006; Фирсова, 2008; Фирсова и др., 2008, 2017, 2018; Баженова и др., 2012; Митрофанова, 2012; Firsova et al., 2015, 2019, 2020), на севере и северо-западе России (Волошко, 2016, 2017; Шадрина, 2019; Kapustin et al., 2019, 2022; Шадрина, Сафронова, 2020; Shadrina, 2021), в Центральной России (Kapustin et al., 2016; Kapustin, Kapustina, 2018). На Южном Урале первые исследования стоматоцист начаты недавно (Снитъко и др., 2016, 2018; Снитъко, Волошко, 2017, 2018; Игнатенко, Яценко-Степанова, 2022, 2023; Ignatenko et al., 2022a, 2022b; Kapustin et al., 2023).

Настоящее исследование — часть многолетнего изучения флоры золотистых водорослей водо-

емов и водотоков (Снитъко и др., 2016, 2018, 2019, 2020a, 2020b, 2021, 2022; Снитъко, Волошко, 2017, 2018). Цель работы — дополнить сведения о таксономическом разнообразии золотистых водорослей исследованных водных объектов Южного Урала и расширить спектр известных морфотипов стоматоцист.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2014–2022 гг. проводили периодические круглогодичные отборы планктонных проб в 40 водоемах и водотоках горно-лесной зоны Южного Урала. Кремниевые структуры золотистых водорослей изучали на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Tescan Vega 3SBU при увеличении $2\text{--}20 \times 10^3$. Для этого аликвоту сгущенного планктона наносили на токопроводящий скотч, высушивали и напыляли золотом, используя ионно-плазменный напылитель Quorum Q150R ES. Кремниевый состав оболочки стоматоцист хризифитовых оценивали с помощью рентгеноспектрального микроанализатора Oxford Instruments X-act.

Обследованные водные объекты расположены у главного водораздельного Уральского хребта и принадлежат Волго-Камскому и Тоболо-Исетскому речным бассейнам (рис. 1, табл. 1). Ледостав происходит в конце октября или начале ноября, сход льда – в конце апреля и начале мая. В местах сбора проб измеряли температуру воды, водородный показатель (рН), электропроводность (УЭП), прозрачность по диску Секки, цветность; периодически проводили химический анализ воды. В целом, изученные водоемы и водотоки по минера-

лизации – пресные и ультрапресные, гидрокарбонатно-кальциево-магниевого типа, по цветности – олиго-мезогумозные, вода преимущественно нейтрально-щелочная, в отдельных водоемах с антропогенным техногенным загрязнением – слабокислая (рН 6.5–8.1 (max 9.4)), по уровню трофии водные объекты – от олиготрофных до эвтрофных.

Названия стоматоцист приведены в соответствии с принятой номенклатурой (Cronberg, Sandgren, 1986), кроме стоматоцисты *Uroglena kukkii* Cronberg et Laugaste, которой не присвоен номер.

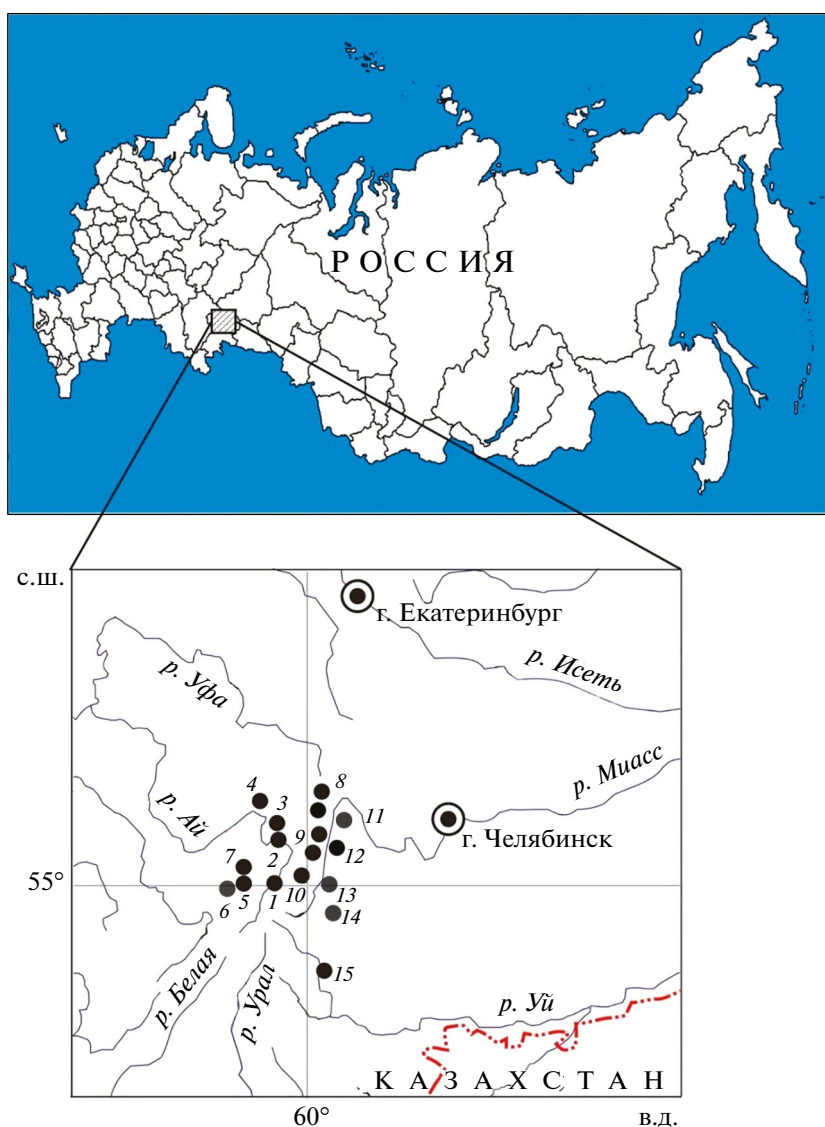


Рис. 1. Карта-схема местонахождений стоматоцист в планктоне водоемов горно-лесной зоны Южного Урала. 1 – вдхр. Верхнейское на р. Ай, 2 – Златоустовский гор. пруд на р. Ай, 3 – Тесьминское вдхр. на р. Тесьма, 4 – Кусинский гор. пруд на р. Куся; 5 – Саткинское вдхр. на р. Большая Сатка; 6 – Бакальское (Малосаткинское) вдхр. на р. Малая Сатка; 7 – Саткинский городской пруд на р. Большая и Малая Сатка (Волго-Камский речной бассейн); 8 – оз. Барахтан, Богородский пруд, вдхр. Киалимское на р. Киалим, пруд Тьелга на р. Тьелга, 9 – оз. Тургойск и дериваты, оз. Кошкуль, 10 – пруд Хребет на р. Сыростан, 11 – оз. Сириккуль, оз. Карматкуль, 12 – оз. Миассово, 13 – оз. Ильменское, р. Черемшанка, 14 – р. Сорокина, 15 – Уйский пруд на р. Уй (Обский (Тоболо-Исетский) речной бассейн).

Таблица 1. Географическое положение и физико-химические показатели горно-лесных водоемов Южного Урала

Водные объекты	Координаты		S	H	УЭП	pH	P
	с.ш.	в.д.					
Горно-лесная зона Волго-Камского бассейна							
Верхнейское вдхр.	55°04'32.5"	59°40'00.0"	1.30	$\frac{3}{10}$	195.6	7.4	30
Златоустовский пруд на р. Ай	55°10'51.0"	59°41'57.5"	4.10	$\frac{2}{9}$	242.4	7.5–7.9	35
Тесьминское вдхр. на р. Тесьма	55°12'56.3"	59°45'53.4"	0.88	$\frac{5}{14}$	21.0–55.0	6.1–7.5	14
Саткинское вдхр. на р. Б. Сатка	55°01'07.2"	59°05'39.0"	0.34	$\frac{4}{13}$	40.0–82.0	7.4	55
Бакальское вдхр. (Малосаткинское) на р. М. Сатка	54°59'04.3"	58°57'11.0"	2.15	$\frac{8}{19}$	35.0–130.0	7.1	25
Саткинский городской пруд на р. Б. Сатка и р. М. Сатка	55°01'59.8"	59°01'32.5"	3.90	$\frac{5}{12}$	88.5	7.4	55
Кусинский городской пруд на р. Куса	55°20'13.2"	59°27'10.3"	1.20	$\frac{3}{9}$	105.0	7.3	–
Восточные предгорья лесной зоны Обского (Тоболо-Исетского) речного бассейна							
Оз. Барахтан	55°28'27.4"	60°09'09.5"	1.85	$\frac{1.1}{4.0}$	69.0–134.0	6.1–7.2	10–98
Киалимское вдхр.	55°24'28.4"	60°08'02.0"	0.80	$\frac{8}{12}$	79.3	7.5–7.6	42
Р. Киалим	55°24'00.0"	60°09'07.2"	–	$\frac{1}{1}$	85.0	7.5	40
Богородский пруд	55°26'52.5"	60°11'39.5"	1.24	$\frac{2.0}{5.5}$	102.0–416.0	5.0–7.0	23–38
Р. Тьелга	55°19'06.9"	60°10'33.1"	–	$\frac{1}{1}$	320.1	7.4	50
Пруд Тьелга на р. Тьелга	55°20'10.8"	60°11'40.3"	0.10	$\frac{3}{10}$	354.3	7.4	75
Оз. Тургояк	55°09'48.5"	60°00'30.0"	26.4	$\frac{19}{34}$	140.0	7.5	10–45
Дериваты оз. Тургояк (оз. Инышко, пруд пляжа)	55°11'21.5"	60°05'30.0"	0.01–0.3	$\frac{1}{1-4}$	121–255	7.2–7.5	80–120
Оз. Кошкуль	55°01'00.0"	60°02'07.0"	0.30	$\frac{2}{4}$	190.0	7.2–7.9	10–45
Пруд Хребет (р. Сыростан) Озера:	55°05'11.1"	59°51'07.1"	0.30	$\frac{3}{10}$	173.3	7.4	71
Миассово	55°09'00.5"	60°18'05.3"	22.5	$\frac{3}{25}$	209.0–220.0	7.2–8.3	10–55
Сириккуль	55°20'01.4"	60°15'16.1"	0.86	$\frac{2}{4}$	142.0–243.0	7.0–9.2	10–93
Карматкуль	55°18'47.2"	60°14'46.7"	0.92	$\frac{2}{5}$	235.6	7.0–9.1	135
Ильменское	55°00'31.6"	60°08'45.5"	4.60	$\frac{3}{6}$	278.0–369.1	7.4–8.5	49–98
Р. Черемшанка	55°00'31.1"	60°08'46.2"	0.10	$\frac{0.5}{1}$	140–230.4	6.7–7.2	–
Р. Сорокина	54°16'43.0"	59°59'20.1"	–	$\frac{0.2}{0.4}$	–	7.3–7.4	–
Уйский пруд на р. Уй	54°22'41.6"	59°59'43.6"	0.20	$\frac{1}{4}$	220.0–520	7.0–7.9	–

Примечание. S – площадь, км²; H – глубина, м (над чертой – средняя, под чертой – максимальная); УЭП – электропроводность, мкСм/см⁻¹; P – фосфор минеральный мкг/дм³; “–” – данные отсутствуют.

Для идентификации стоматоцист использовали работы (Zeeb, Smol, 1993; Duff, Smol, 1994; Duff et al., 1995; Facher, Schmidt, 1996; Gilbert et al., 1997; Hansen, 2001; Wilkinson et al., 2001; Фирсова, Лихошвай, 2006; Baumann et al., 2010; Firsova et al., 2012, 2015, 2019, 2020; Pang, Wang, 2013, 2014, 2016, 2017; Soróczyki-Pintér et al., 2014; Волошко, 2016, 2017; Kapustin et al., 2016, 2019; Piątek, 2017; Фирсова и др., 2017, 2018; Kapustin, Kapustina, 2018; Шадрина, 2019; Шадрина, Сафронова, 2020; Баженова, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В планктоне исследованных водных объектов выявлено 33 морфотипа стоматоцист, описание которых приведено ниже.

Неорнаментированные стоматоцисты

Стоматоциста 1 Duff et Smol, 1988 emend. Zeeb et Smol, 1993 (рис. 2а). Видовая принадлежность. Может быть продуцирована различными хризозитами, например, *Paraphysonomonas vestita* (Stokes) De Saedeleer, *Synura petersenii* Korshikov sensu lato, *Chrysophaerella longispina* Lauterborn, *Ch. brevispina* Korshikov, *Chrysolepidomonas dendrolepidota* Peters et Andersen (Wilkinson et al., 2001; Pang, Wang, 2014; Волошко, 2017; Снитько, Волошко, 2017, 2018; Фирсова и др., 2017, 2018).

Описание. Стоматоциста гладкая, сферическая, диаметром 12.5–16.4 мкм. Пора правильная, диаметром 1.2–1.8 мкм, без аннулуса, отношение диаметра поры к диаметру цисты ~0.1.

Местонахождение. Большинство водных объектов горно-лесной части Южного Урала.

Распространение и экология. Морфотип широко распространен; встречается в широком диапазоне экологических условий.

Стоматоциста 150 Zeeb et Smol, 1993 (рис. 2б). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая гладкая, диаметром 12.5–13.2 мкм, пора глубокая коническая, внутренний диаметр поры 1.1–1.2 мкм, наружный – 1.9–2.0 мкм.

Примечание. Распространенный морфотип, имеет сходство со стоматоцистами 46 Duff et Smol 1991, 189 Zeeb et Smol 1996, отличаюсь размерами, возможно морфотипы идентичны.

Местонахождение. Водохранилища Саткинское, Бакальское, городской пруд на р. Сатка, р. Тьелга и ее пруды.

Распространение и экология. Морфотип широко распространен, известен из Канады, США, Гренландии, где обитает в олиготрофных малых озерах со щелочной реакцией (Duff et al., 1995), из Китая (Pang, Wang, 2014, 2016), Си-

бири (Фирсова, Лихошвай, 2006; Баженова и др., 2012; Баженова, 2021).

Стоматоциста 120 Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend Zeeb et Smol, 1993 (рис. 2в). Видовая принадлежность. Может быть продуцирована несколькими видами хризозит (Duff et al., 1995).

Описание. Стоматоциста сферическая, гладкая, диаметром 7.7 мкм, пора вдавленная, внутренний диаметр поры 0.5 мкм, наружный – 0.8 мкм.

Местонахождение. Река Большая Сатка, р. Куся и Кусинский пруд.

Распространение и экология. Широко распространена, известна из Канады, США, Гренландии (Duff et al., 1995), Китая (Bai et al., 2018), прудов г. Санкт-Петербург (Шадрина, Сафронова, 2020) и Сибири (Баженова, 2021).

Стоматоциста 11 Pang et Wang, 2013 (рис. 2г, рис. 2з). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферической или слегка приплюснутой формы, 7.5–8.5 мкм в диаметре, поверхность гладкая. Пора правильная, диаметром 0.6 мкм, окружена плоским слегка наклонным аннулусом 2.7 мкм в диаметре. Воротничок отсутствует.

Местонахождение. Златоустовский городской пруд, весной при температуре воды 14°C.

Распространение и экология. Китай (Pang, Wang, 2013). В России отмечена в пруду г. Санкт-Петербург (Шадрина, Сафронова, 2020). Зарегистрирована в прудах и осоковых болотах, при pH 6.3–7.4 и температуре воды 0–16°C.

Стоматоциста 42 Pang et Wang, 2017 (рис. 2д). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая, диаметром 14.0 мкм (в первоописании 15.0–16.1 мкм). Воротничок простой, обратноконический, с округлым апексом, диаметром 3.7 мкм, высотой 0.8 мкм. Пора правильная, диаметром 0.8 мкм.

Местонахождение. Уйский пруд, весной при температуре 11°C.

Распространение и экология. Китай (найдена в зарослях камыша при pH 6.1 (Pang, Wang, 2014)), Сибирь (Омское Прииртышье), в эвтрофном водоеме, pH 7.2–8.2 (Баженова, 2021).

Стоматоциста 115 Pang et Wang, 2017 (рис. 2е). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая, с гладкой поверхностью, диаметром 8.8 мкм. Воротничок конический, базальный диаметр 2.9 мкм, апикальный – 1.2 мкм. Края воротничка разрастаются к центру, образуя вокруг поры

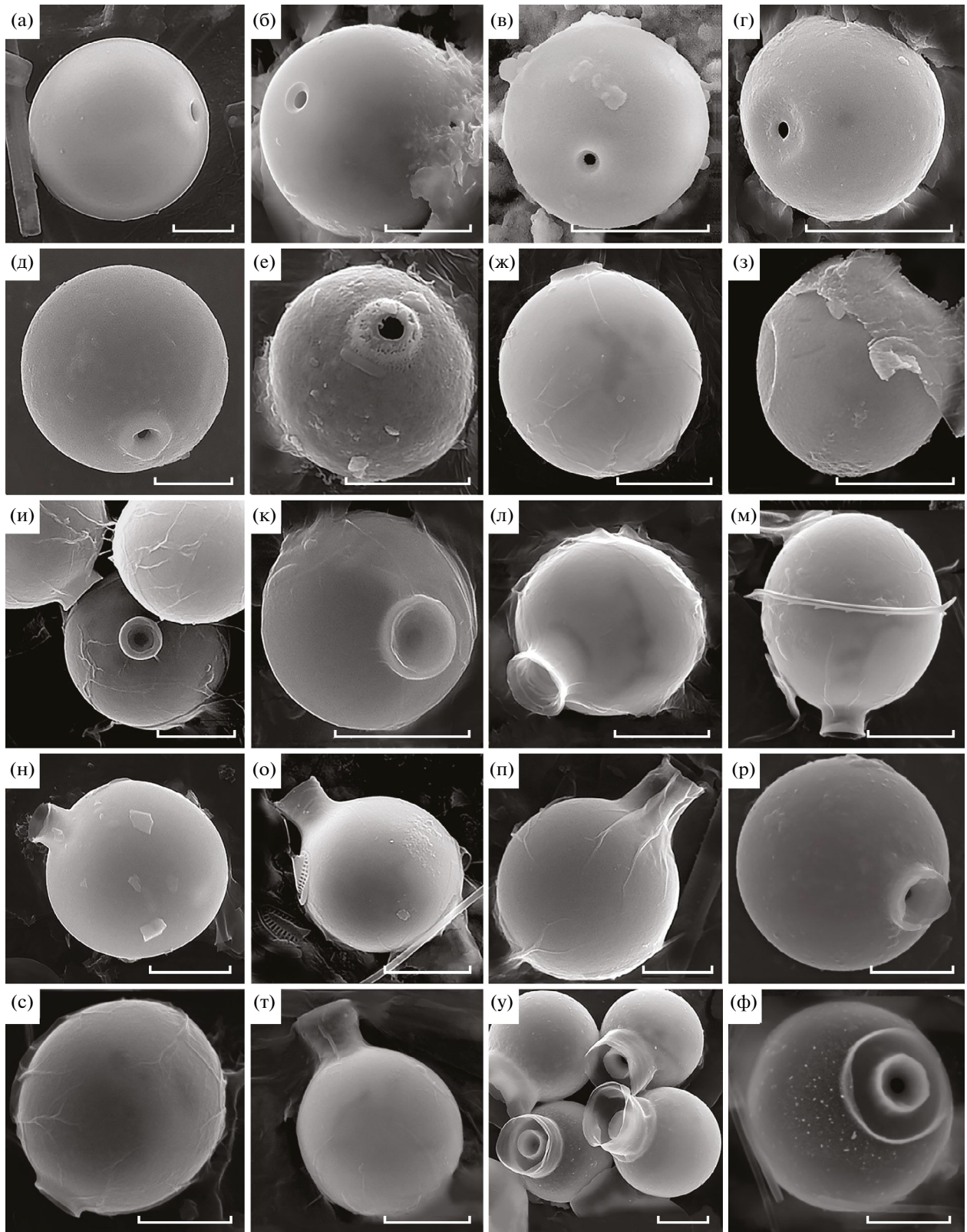


Рис. 2. Неорнаментированные стоматоцисты: а – стоматоциста 1 Duff et Smol emend. Zeeb et Smol; б – стоматоциста 150 Zeeb et Smol; в – стоматоциста 120 Duff et Smol emend Zeeb et Smol; г, з – стоматоциста 11 Pang et Wang; д – стоматоциста 42 Pang et Wang; е – стоматоциста 115 Pang et Wang; ж, и – стоматоциста 127 Duff et Smol; к – стоматоциста 152 Zeeb et Smol; л – стоматоциста 79 Duff et Smol; н, п – стоматоциста 161 Zeeb et Smol; м, с – стоматоциста 116 Zeeb et Smol emend. Brown et Smol формы “А” (с), “В” (м); р – стоматоциста cf. 308 Brown et Smolin; о, т – стоматоциста 120 Pang et Wang; у, ф – стоматоциста 204 Duff et Smol. Масштабная линейка – 5 мкм.

капсулу с отверстием. Пора правильная, диаметром 1.0 мкм, окружена плоским аннулюсом.

Примечание. Образец отличается от описания (Pang, Wang, 2017) меньшими размерами.

Местонахождение. Пруды Карабашский и Богородский, в техногенной зоне осенью при температуре воды 9°C.

Распространение и экология. Китай (Pang, Wang, 2017), Сибирь (в Омском Прииртышье в эвтрофных условиях (Баженова, 2021)). Отмечена в регионе в эвтрофных техногенных условиях.

Стоматоциста 127 Duff et Smol in Duff et al., 1992 (рис. 2ж, рис. 2и). Видовая принадлежность. Может продуцироваться различными видами рода *Synura* (например, *S. curtispina* (Petersen et Hansen) Asmund), *Paraphysomonas* spp., *Dinobryon cylindricum* Imhof.

Описание. Стоматоциста гладкая, сферическая, диаметром от 9.6–12.2 мкм до 12.6 мкм (входит в диапазон описания 10.2–15.0 мкм). Воротничок цилиндрический, с утолщенным апексом, диаметром 2.1–2.4 мкм, с прямым острым наружным краем диаметром 2.6 (в описании 2.2–3.2 мкм); высотой 0.5–1.0 мкм; соотношение диаметра воротничка и диаметра цисты 0.22–0.27 (в описании 0.19–0.25). Пора правильная, диаметром 0.6–0.8 мкм, вокруг поры плоский аннулюс.

Местонахождение. Тесьминское водохранилище, Златоустовский городской пруд, оз. Сириккуль, оз. Ильменское.

Распространение и экология. Канада, США, Гренландия, Польша, встречается в широком диапазоне экологических условий (Duff et al., 1995); обнаружена в Сибири, Богучанском водохранилище (Firsova et al., 2019), Омском Прииртышье (Баженова, 2021).

Стоматоциста 152 Zeeb et Smol, 1993 (рис. 2к). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая, гладкая, диаметром 7.9 мкм. Воротничок цилиндрический, диаметр воротничка 3.1 мкм (в описании 2.0–3.3 мкм), высота <1.0 мкм, ширина воротничка всегда больше высоты. Имеется плоский аннулюс диаметром 2.1 мкм, окружающий простую пору диаметром ~0.7–0.9 мкм. Соотношение диаметра воротничка и диаметра цисты ~0.4 (в описании 0.30–0.48).

Местонахождение. Дериваты оз. Тургояк (оз. Инышко), Тесьминское водохранилище, р. Тесьма, весной при температуре воды 9–14°C.

Распространение и экология. Канада, США (Duff et al., 1995).

Стоматоциста 161 Zeeb et Smol, 1993 (рис. 2н, рис. 2п). Видовая принадлежность. Продуцируется космополитичным видом *Dinobryon divergens* Imhof (Sheath et al., 1975; Sandgren, 1980;

Nicholls, 1995), известным как рН-индифферент или алкалофил, встречается в широком трофическом диапазоне (Kristiansen, 1986). Стоматоцисты классифицируются как алкалофилы (Rybak et al., 1991; Zeeb, Smol, 1993; Duff, Smol, 1994), распространенные в глубоких озерах с хорошей прозрачностью воды.

Описание. Стоматоциста сферической формы, диаметром 11.3 мкм (в первоописании 9.6–12.7 мкм), с гладкой поверхностью. Встречались образцы широкоовальной формы размерами 9.6–10.0 мкм × 11.8–12.2 мкм. Воротничок цилиндрический, с прямым внешним краем и острым апексом, диаметром 2.5–2.7 мкм (в первоописании 2.1–3.1 мкм), высотой 1.5–1.7 мкм (в первоописании 1.0–2.8 мкм). Края воротничка украшены спиральными бороздками, придающими “морщинистый” вид.

Примечание. Зарегистрирован образец с диаметром 14.5 мкм и высотой воротничка 4.8 мкм, базальный диаметр воротничка 4.1 мкм, соотношение диаметров цисты и воротничка остается соответствующим описанию; обнаружен в подледный период (рис. 2п).

Местонахождение. В большинстве обследованных водных объектов, чаще в подледный период при температуре воды 4–10°C.

Распространение и экология. Распространена в Северной Америке (Duff et al., 1995), в России указана в Сибири (в Омском Прииртышье) (Баженова, 2021)).

Стоматоциста 116 Zeeb et Smolin Zeeb et al., 1990 emend. Brown et Smol in Brown et al., 1997 (рис. 2м, рис. 2с). Видовая принадлежность. Продуцируются алкалофильными видами, с устойчивостью к высоким значениям электропроводности (Duff et al., 1995).

Описание. Стоматоциста сферическая до широкоовальной формы, 10.1–11.0 мкм в диаметре. Воротничок цилиндрический, 2.5–2.8 мкм в диаметре, с четким внутренним и внешним краями, при основании с постепенным закруглением. Высота воротничка всегда меньше или равна его диаметру. Воротничок гладкий, никогда не бывает бороздчатым. Поверхность стоматоцисты гладкая или микротекстурированная. Различают две формы: форма “А” с высотой воротничка <1.0 мкм (рис. 2с); форма “В” с высотой воротничка 1.0–2.6 мкм (на рис. 2м высота воротничка 2.3 мкм). Встречались широкоовальные формы А, В.

Местонахождение. Озера Миассово, Сириккуль, Карматкуль, Златоустовский пруд, где встречается в различные сезоны, обильно – поздней осенью и весной в подледном планктоне.

Распространение и экология. Канада, США, ассоциирована с олиготрофными озе-

рами (Duff et al., 1995); распространена в отложенных озерах Центральной Европы (Facher, Schmidt, 1996); индикатор мезоэвтрофных вод (Rybak et al., 1987; Zeeb et al., 1990; Zeeb, Smol, 1993). В России обнаружена в прудах г. Санкт-Петербург (Шадрина, Сафронова, 2020).

Стоматоциста cf. 308 Brown et Smolin Brown et al., 1997 (рис. 2р). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая, диаметром 13.1 мкм, поверхность микроструктурированная. Воротничок низкий, конусовидный, диаметром 3.1 мкм; внутренний край воротничка продолжается наклонной порой, пора глубокая, вогнутая, диаметром 0.8 мкм.

Примечание. Найденный экземпляр более крупный, чем в первоописании (до 10.5 мкм), максимальный размер воротничка 3.1 мкм (в первоописании 1.3–3.1 мкм).

Местонахождение. Верховье р. Сорокина.

Распространение и экология. Канада, Сибирь (Gilbert et al., 1997; Wilkinson et al., 2001).

Стоматоциста 120 Pang et Wang, 2017 (рис. 2о, рис. 2т). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая, гладкая, диаметром 9.7 мкм, встречались образцы обратнойцевидной формы, размеров, входящих в диапазоны первоописания (7.0–12.7 × 6.5–9.3 мкм), с высоким обратноконическим воротничком (базальный диаметр 2.7 мкм, высота 3.3 мкм). Конический воротничок с базальным диаметром 2.6 мкм (2.2–3.2 мкм), с резким внутренним и наружным апексом постепенно выходит из тела цисты и заканчивается острым, расширяющимся апексом диаметром 2.9 мкм. Высота воротничка равна его диаметру.

Местонахождение. Тесьминское водохранилище (в холодноводный период), озера Миассово, Сириккуль, Карматкуль, Златоустовский пруд, Верхнеайское водохранилище.

Распространение и экология. Китай (Pang, Wang, 2017), в сфагновых и осоковых болотах, pH 5.6–6.0, температура воды 10°C. В России обнаружена в прудах г. Санкт-Петербург (Шадрина, Сафронова, 2020).

Стоматоциста 204 Duff et Smol, 1994 (рис. 2у, рис. 2ф). Видовая принадлежность. *Uroglena volvox* Ehrenb.

Описание. Стоматоциста крупная, сферическая, диаметром 12.6–13.0 мкм (в первоописании 9.1–12.7 мкм), с настоящим сложным воротничком. Первичный воротничок цилиндрический, диаметром 2.1–2.3 мкм, и высотой 1.5–1.6 мкм (в первоописании 2.1–3.2 мкм и 0.6–1.6 мкм соответственно), окружает правиль-

ную пору диаметром 0.9 мкм. Имеется вторичный цилиндрический воротничок диаметром 7.2–8.0 мкм (в первоописании 4.6–9.2 мкм) и высотой 4.0–4.2 мкм, отделен от основного кольца плоским межканальным промежутком. Вторичный наружный воротничок частично сломан у части образцов (рис. 2ф). Поверхность гладкая или микроструктурированная беспорядочно расположенными бугорками диаметром 0.2–0.5 мкм. У образцов со сломанным вторичным воротничком бугорки более выражены (рис. 2ф).

Местонахождение. Оз. Барахтан, скопление стоматоцист, летом 2021 г. при температуре воды 17°C.

Распространение. Канада, США. Продуцируется *Uroglena volvox*, широко распространенным пресноводным видом, приуроченным к слабокислым и околонеутральным эвтрофным озерам. Отмечена в эвтрофных загрязненных озерах Швеции в холодной и прогретой воде (Duff et al., 1995). В России указана впервые.

Орнаментированные стоматоцисты

Стоматоциста cf. 208 Duff et Smol, 1994 (рис. 3а). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Сферическая стоматоциста, диаметром 12.0 мкм (в первоописании 11.9–12.9 мкм). Воротничок конический, апикальный диаметр 3.4 мкм (в первоописании 3.4–3.9 мкм) и высотой 1.9 мкм, без резкого разграничения между базальным краем воротничка и телом цисты; апекс острый, внутренний край наклонный, пору не наблюдали. Небольшие конические выросты редко и неравномерно расположены по поверхности.

Местонахождение. Озеро Кошкуль, весной сразу после схода льда при температуре воды 7°C.

Распространение и экология. В Канаде наиболее распространена в олиготрофных, щелочных, горных озерах (Rybak et al., 1991), алкалофил. В России обнаружена впервые.

Стоматоциста 79 Duff et Smol, 1991 (рис. 2л, рис. 3б, рис. 3в). Видовая принадлежность. Продуцируется видом *Dinobryon sociale* var. *americanum* (Brunthaler) Bachmann (Duff et al., 1995).

Описание. Стоматоциста сферической формы, диаметром 12.0–13.1 мкм (в первоописании 7.7–13.1 мкм). Воротничок длинный, обратноконический, у некоторых образцов расклеванный, диаметром 2.6–2.7 мкм, высотой 2.0–2.4 мкм (в первоописании 1.9–3.8 мкм и 1.5–4.4 мкм соответственно). Пора правильная, диаметром 1.2 мкм. По внешнему краю воротничка имеются радиальные полосы. Орнаментация из беспорядочно разбросанных конических высту-

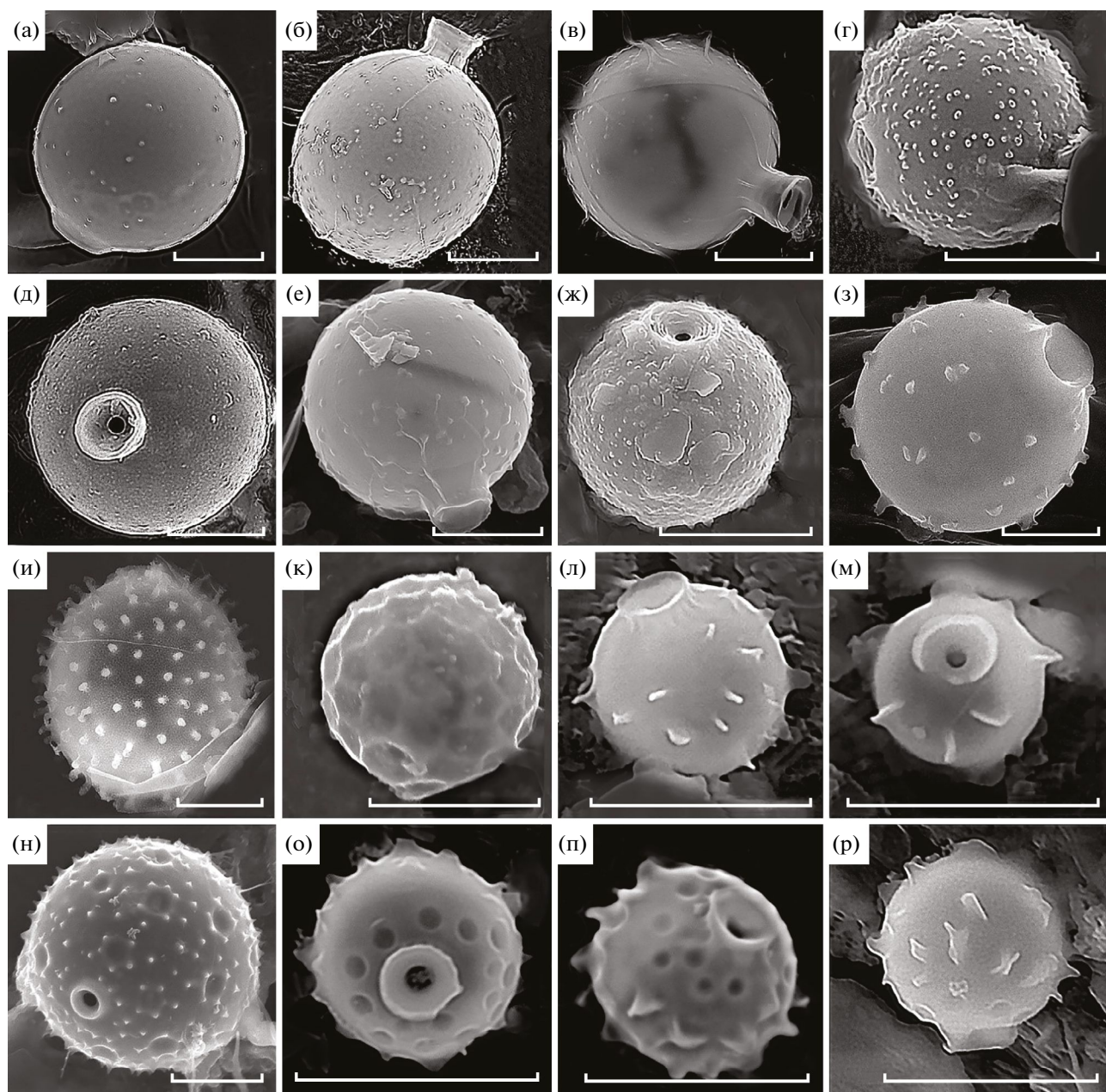


Рис. 3. Орнаментированные стоматоцисты: а – стоматоциста cf. 208 Duff et Smol; б, в – стоматоциста 79 Duff et Smol; г, ж – стоматоциста 75 Duff et Smol; з – стоматоциста *Uroglena kukkii*; д – стоматоциста 259 Zeeb et Smol; е – стоматоциста cf. 279 Gilbert et Smol; и – стоматоциста 166 Zeeb et Smol; к – стоматоциста 6 Duff et Smol; л – стоматоциста 33 Duff et Smol; м – стоматоциста 224 Duff et Smol; н – стоматоциста 171 Zeeb et Smol; о, п – стоматоциста 232 Duff et Smol; р – стоматоциста 307 Firsova. Масштабная линейка – 5 мкм.

пов или бородавок разнообразной формы диаметром 0.1–0.4 мкм, высотой <0.1–0.6 мкм.

Примечание. На рис. 2л незрелая стоматоциста с гладкой поверхностью и меньшими размерами, диаметр 10.0 мкм. Воротничок конической формы, базальный диаметр 1.5–2.9 мкм; апикальный диаметр 2.7–3.6, высота 1.1 мкм, пора простая, коническая, 0.8 мкм. Края воротничка радиально исчерчены, орнаментация не просматривается.

Местонахождение. Во всех обследованных водных объектах, обильно поздней осенью перед ледоставом, весной и в раннелетний период.

Распространение и экология. Северная Америка (Duff et al., 1995), Китай (Pang, Wang, 2014). В России отмечена в р. Лена (Gilbert et al., 1997); прудах Петергофа (Шадрина, Сафронова, 2020); в озерах, ручьях, прудах при pH 8.0–8.6 и температуре воды 0–8°C (Pang, Wang, 2017). На

Южном Урале вид *D. sociale* var. *americanum* распространен в озерах олиго-мезотрофного типа.

Стоматоциста 75 Duff et Smol, 1991 (рис. 3г, рис. 3ж). Видовая принадлежность. Продуцируется видами рода *Dinobryon* (цит. по: Duff et al., 1995).

Описание. Сферическая стоматоциста диаметром 7.2–7.6 мкм (в первоописании 5.8–8.3 мкм). Воротничок цилиндрический; внутренний край воротничка имеет ряд низких, сильно неправильной формы концентрических или спиралевидных кремнистых колец, диаметр воротничка 2.20–2.37 и высота 0.3–0.4 мкм (в первоописании 1.7–2.8 мкм и 0.1–0.7 мкм соответственно). Поры правильные, диаметром 0.5 мкм. Поверхность орнаментирована многочисленными неравномерно расположенными бородавками, различающимися по размеру (0.2–0.5 мкм).

Местонахождение. Тесьминское водохранилище, в подледном планктоне.

Распространение и экология. Канада, США; космополитные виды рода *Dinobryon* распространены в околонеутральных олиготрофных пресных озерах (Duff et al., 1995).

Стоматоциста 259 Zeeb et Smol in Zeeb et al., 1996 (рис. 3д). Видовая принадлежность. *Dinobryon bavaricum* Imhof (Wilkinson et al., 2001).

Описание. Сферическая стоматоциста диаметром 12.8 мкм (в первоописании 13.7–15.5 мкм). Воротничок цилиндрический, невысокий, может иметь неровные острые внутренние и наружные края, диаметр воротничка 3.6 мкм, высота 0.8–1.3 мкм. Пора правильная, диаметром 0.8 мкм, аннулюс покатый, диаметром 2.8 мкм (в первоописании 2.3–3.2 мкм). Поверхность неравномерно орнаментирована разбросанными бородавками.

Местонахождение. Река Сорокина, рН 7.3, весной при температуре воды 15°C.

Распространение и экология. Обнаружена в Америке при рН 5.61. Найдена в России в Омском Прииртышье (Баженова, 2021).

Стоматоциста cf. 279 Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997 (рис. 3е). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая, диаметром 10.8 мкм (в первоописании 8.4–11.1 мкм). Воротничок цилиндрический, с немного неправильным апексом, диаметром 2.6 мкм (в первоописании 2.4–3.1 мкм) и высотой 1.2 мкм (1.7–2.2 мкм). Поверхность стоматоцисты покрыта округлыми бородавками диаметром ~0.2 мкм. Пора не отмечена.

Примечание. Отличается от первоописания несколько меньшей длиной воротничка.

Местонахождение. Озеро Тургояк, в подледном планктоне.

Распространение и экология. Россия, Сибирь, торфяной керн в окрестностях р. Лена (Wilkinson et al., 2001).

Стоматоциста *Uroglena kukkii* Cronberg et Laugaste, 2005 (рис. 3з). Описание. стоматоциста сферическая, диаметром 12.4 мкм (в первоописании 12.0–14.5 мкм). Воротничок цилиндрический снаружи и конический внутри, высотой 1.6 мкм (в первоописании 1.6–4.2 мкм) и диаметром 3.7 мкм (в первоописании 2.7–5.0 мкм), пора правильная, диаметром 1.6 мкм. Поверхность беспорядочно орнаментирована редко расположенными выростами неправильной палочковидной формы, с уплощенными и раздвоенными верхушками, встречаются и конические бугорки. Палочковидные выросты высотой 0.3–1.0 мкм, у основания 0.5–1.0 мкм.

Примечание. Морфотип похож на стоматоцисту 169 Zeeb et Smol 1993, чуть превышая размеры описания (9.8–10.9 мкм), известную из Канады, США (Duff et al., 1995).

Местонахождение. Озеро Кошкуль в 2021 г.; дериваты оз. Тургояк (пруд городского пляжа) в 2022 г.; р. Сорокина в 2020 г., весной при температуре воды 9–12°C.

Распространение и экология. Эстония, Украина, в России найдена в пруду г. Санкт-Петербург (Karustin et al., 2022).

Стоматоциста 166 Zeeb et Smol, 1993 (рис. 3и). Видовая принадлежность. *Mallomonas crassisquama* (Asmund) Fott (Duff et al., 1995).

Описание. стоматоциста сферической или широкоовальной формы, на снимке широкоовальная 12.2 × 14.4 мкм, отношение ширины к длине (0.85), соответствует первоописанию. Воротничок конический, пору не наблюдали. Поверхность орнаментирована регулярно расположенными короткими толстыми цилиндрическими шипами, 0.3–0.6 мкм в диаметре у основания и 0.9–1.1 мкм высотой, с загнутыми в виде короны шипиками на вершине.

Местонахождение. Тесьминское водохранилище, весной при температуре 14°C.

Распространение и экология. Канада, США (Zeeb et Smol, 1993; Duff, Smol, 1994). Вид *M. crassisquama* широко распространен в водоемах умеренных широт, имеет широкую экологическую валентность к условиям среды (рН, температура, электропроводность, трофность), отмечено массовое развитие в водоемах до “цветения воды” (Волошко, 2017). Вид зарегистрирован в водоемах Урала (Снитыко, 2020). Стоматоциста обнаружена в Ленинградской обл., Сибири (Омское Прииртышье (Баженова, 2021)).

Стоматоциста 33 Duff et Smol, 1989 (рис. 3л). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста мелкая, сферическая, диаметром 4.5 мкм. Воротничок низкий, широкий, обратноконический, диаметром 1.7 мкм, с острым апексом, орнаментирован бороздками. Пора правильная, диаметром 0.4 мкм. Поверхность орнаментирована короткими, низкими, беспорядочно ориентированными полулунными гребнями, высота гребня 0.2–0.5 мкм, максимальная длина гребня 0.9 мкм.

Примечание. Морфотип похож на стоматоцисту 222 Duff et Smol, 1994 и 301 Firsova et Likhoshway, 2006 из оз. Байкал. От морфотипа 222 найденный образец отличается большим размером и большей высотой гребней.

Местонахождение. Озеро Тургояк в 2020 г., перед ледоставом при температуре воды 7°C.

Распространение и экология. Канада, США (Duff et al., 1995). В России отмечена в Сибири, в оз. Байкал (Фирсова, Лихошвай, 2006; Фирсова и др., 2017; Firsova et al., 2019), стоматоциста продуцируется холодноводным олиготрофным видом, индифферентным к рН (цит. по: Duff et al., 1995).

Стоматоциста 224 Duff et Smol, 1994 (рис. 3м). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста маленькая, сферическая, диаметром 3.0 мкм (диапазон в первоописании 2.6–4.0 мкм). Воротничок низкий, широкий, цилиндрический, диаметром 1.6 мкм, по соотношению диаметров (~0.4) отличается от сходных морфотипов 33, 91, 92, 113, 222, 223 (Duff et al., 1995). Внутренний край воротничка постепенно становится почти плоским, пора слегка коническая. Поверхность снабжена короткими полулунными и более длинными гребнями, беспорядочно ориентированными; высота гребня 0.4–0.5 мкм, длина – 0.9–1.3 мкм.

Местонахождение. Озеро Тургояк в 2020 г., перед ледоставом при температуре воды 7°C.

Распространение и экология. Канада, в небольших глубоких олиготрофных озерах (Duff et al., 1995). В России обнаружена впервые.

Стоматоциста 307 Firsova, 2006 (рис. 3р). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Мелкая сферическая стоматоциста диаметром 4.0 мкм. Воротничок конический, диаметр 1.2 мкм, высота 0.5 мкм. Пору не наблюдали. Поверхность цисты сложно орнаментирована. В передней полусфере стоматоцисты (вокруг воротничка) в один ряд расположены округлые углубления диаметром 0.4–0.5 мкм; экваториальная и задняя полусферы стоматоцисты орнаментированы короткими, высокими, закругленными гребнями высотой 0.7–1.3 мкм.

Примечание. Схожа с морфотипами 232 Duff et Smol, 1994, 352 Firsova, 2006.

Местонахождение. Озеро Тургояк в 2020 г., осенью при температуре воды 11°C.

Распространение и экология: встречается обильно в южной части оз. Байкал (Фирсова и др., 2017).

Стоматоциста 232 Duff et Smol, 1994 (рис. 3о, рис. 3п). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Мелкая сферическая стоматоциста диаметром 4.3–4.7 мкм. Воротничок обратноконический, диаметром 1.6–1.7 мкм, высотой 0.4 мкм, с неровным апексом, имеет базальные распорки (форма “В” морфотипа). Пора коническая, внутренний диаметр 0.4 мкм. Поверхность стоматоцисты сложно орнаментирована. На верхней полусфере расположены в два ряда округлые углубления диаметром 0.3–0.5 мкм (в субэкваториальной части отсутствуют углубления), ободок по краю углубления просматривается (форма “В”). В задней полусфере и субэкваториально расположены короткие извилистые гребни, которые различаются по длине и высоте, ориентированы беспорядочно, длина гребня 0.7–0.9 мкм, высота 0.4–0.9 мкм.

Местонахождение. Озеро Тургояк в 2020 г., перед ледоставом при температуре воды 7°C.

Распространение и экология. Канада, США (Duff et al., 1995), Испания (Pla, 2001), Польша (Cabała, 2004 г.). Ацидофил или индифферент рН (Rybak et al., 1991), отрицательно коррелирует с содержанием фосфора (цит. по: Duff et al., 1995). В России известна из Сибири – Богучанского водохранилища (Firsova et al., 2019) и Омского Прииртышья (Баженова, 2021).

Стоматоциста 6 Duff et Smol, 1988 (рис. 3к). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. стоматоциста сферической формы, диаметром 6.3 мкм (в первоописании 5.0–6.9 мкм). Воротничок конический, сложный. Пора правильная, диаметром 0.6 мкм, окружена воротничком диаметром 1.6 мкм, высотой 0.3 мкм, который соединен или образуется из одной из ретикулярных лакун. Поверхность орнаментирована ретикулумом, вариабельным, состоящим из довольно больших пятиугольных лакун размером 0.8–1.2 мкм.

Местонахождение. Река Черемшанка, заболоченная бобровая запруда, весной при температуре воды 12°C; родниковое озеро в национальном парке “Таганай”, летом.

Распространение и экология. Канада, США, продуцируется ацидофильным видом (Rybak et al., 1991), но обнаружена и в нейтраль-

но-щелочных арктических водоемах (цит. по: Duff et al., 1995). В России отмечена впервые.

Стоматоциста 171 Zeeb et Smol, 1993 (рис. 3н). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая, крупная, диаметром 12.2–13.0 мкм. Пора правильная, диаметром 0.7 мкм, окружена плоским аннулюсом. Воротничок цилиндрический, низкий, высотой 1.7–1.8 мкм. Поверхность орнаментирована острыми конусообразными шипами, собирающимися в кольцо вокруг округлых углублений 1.1–1.9 мкм в диаметре, также имеются одиночные случайные шипы (диаметр у основания шипа 0.4–0.6, высота 0.3–0.4 мкм). Шипы, расположенные вокруг углублений, иногда соединяются низкими гребнями.

Местонахождение. Озеро Ильменское в подледном планктоне, оз. Кошкуль, оз. Большое Миассово, при температуре воды 4–12°C.

Распространение и экология: Канада, США, Европа (Duff et al., 1995), Испания (Pla, 2001), Китай (Pang, Wang, 2017), Африка (Piatek, 2017); рН-индифферент (Rybak et al., 1991). В России отмечена в Сибири: р. Лена (цит. по: Duff et al., 1995), р. Верхняя Ангара (Фирсова и др., 2018), в Якутии (Firsova et al., 2020), прудах г. Санкт-Петербург (Шадрина, Сафронова, 2020).

Стоматоцисты со сложной орнаментацией

Стоматоциста 179 Zeeb et Smol, 1993 (рис. 4а). (=Стоматоциста 98 Facher et Schmidt 1997). Видовая принадлежность. Возможно, продуцируется *Chrysidiastrum catenatum* Lauterborn (цит. по: Duff et al., 1995).

Описание. Стоматоциста сферическая, диаметр 15.0 мкм. Воротничок длинный, цилиндрический, слегка изогнут, диаметром 2.9 мкм, высотой 4.9 мкм (в первоописании 1.7–4.2 мкм). Поверхность орнаментирована: покрыта широким ретикулумом с приблизительно полигональными лакунами диаметром 1.6–5.0 мкм. У найденного образца – более зрелая стоматоциста, гребни ретикулума толще и выше (~1.3 мкм) и могут в заднем полушарии срастаться, образуя почти закрытые камеры с отверстием (диаметр 1 мкм), гребни ретикулума частично поднимаются по воротничку.

Примечание. Морфотип представлен под разными названиями (стоматоциста 24, 31, 32, Rybak 1987 (Smol, 1988); 131 (Rybak et al., 1991); 41 (Carney et al., 1992). Морфотип, аналогичный найденному образцу, с закрытыми камерами лакун в заднем полушарии цисты указан, как стоматоциста 98 Facher et Schmidt, 1997.

Местонахождение. Тесьминское водохранилище, весной при температуре воды 14°C.

Распространение и экология. Канада, США (Duff et al., 1995). Алкалофил или околонейтральный с низкой устойчивостью к эвтрофной воде (Rybak et al., 1991; Carney et al., 1992; Duff, Smol, 1994). В России отмечена впервые.

Стоматоциста 240 Duff et al., 1995 emend. Wilkinson et Smol, 1998, forma C (рис. 4б). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста крупная, сферическая, диаметром 24.7 мкм (в первоописании 21.4–25.8 мкм), с длинным цилиндрическим воротничком высотой 11.1 мкм и диаметром 4.0 мкм (в первоописании 5.4–8.1 мкм и 3.3–4.0 мкм). На заднем полюсе цисты имеется тангенциальное кольцо диаметром 15.5 мкм, высотой 6.1 мкм (в первоописании диаметр 13.6–20.5 мкм; высота 6.1–7.5 мкм). Стоматоциста 240 разделена на три формы в зависимости от орнаментации: форма “А” – сферическая часть гладкая; “В” – орнамент из длинных волнистых гребней; “С” – палочковидные шипы.

Местонахождение. Река Черемшанка, заболоченная бобровая запруда, весной при температуре воды 12°C, рН 7.2.

Распространение и экология. Канада (Duff et al., 1995; Wilkinson, Smol, 1998; Wilkinson et al., 2001); форма “С” – Дания, Канада (Wilkinson et al., 2001). Стоматоциста формы “А” – ацидофил (рН5.89), предпочитает воды с низкой щелочностью. В России указывается впервые, обнаружена только форма “С”.

Стоматоцисты с длинными игольчатыми шипами

Стоматоциста 115 Zeeb et al., 1990 (рис. 4г). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста гладкая, сферической формы, диаметром 6.5 мкм. Воротничок низкий, цилиндрический, с закругленным краем, диаметром 2.0 мкм. Пора коническая, с внутренним диаметром 0.8 мкм. В задней полусфере стоматоцисты находится четыре игольчатых шипа, шипы сломаны, длиной до 1.5 мкм, диаметр шипов у основания 0.6–0.9 мкм.

Примечание. Похожа на стоматоцисту 340 Firsova (Фирсова, Лихошвай, 2006), стоматоцисту *Chrysastrella paradoxa* Chodat (Kapustin et al., 2019), но отличается вдвое меньшими размерами.

Местонахождение. Киалимское водохранилище, в ноябре, в подледный период, при температуре воды 3.4°C.

Распространение и экология. Канада, США, Италия (Duff et al., 1995). В России обнаружена в Сибири – Омском Прииртышье (Баженова, 2021).

Стоматоциста 219 Duff et Smol, 1994 (рис. 4д). Видовая принадлежность. Неизвестна.

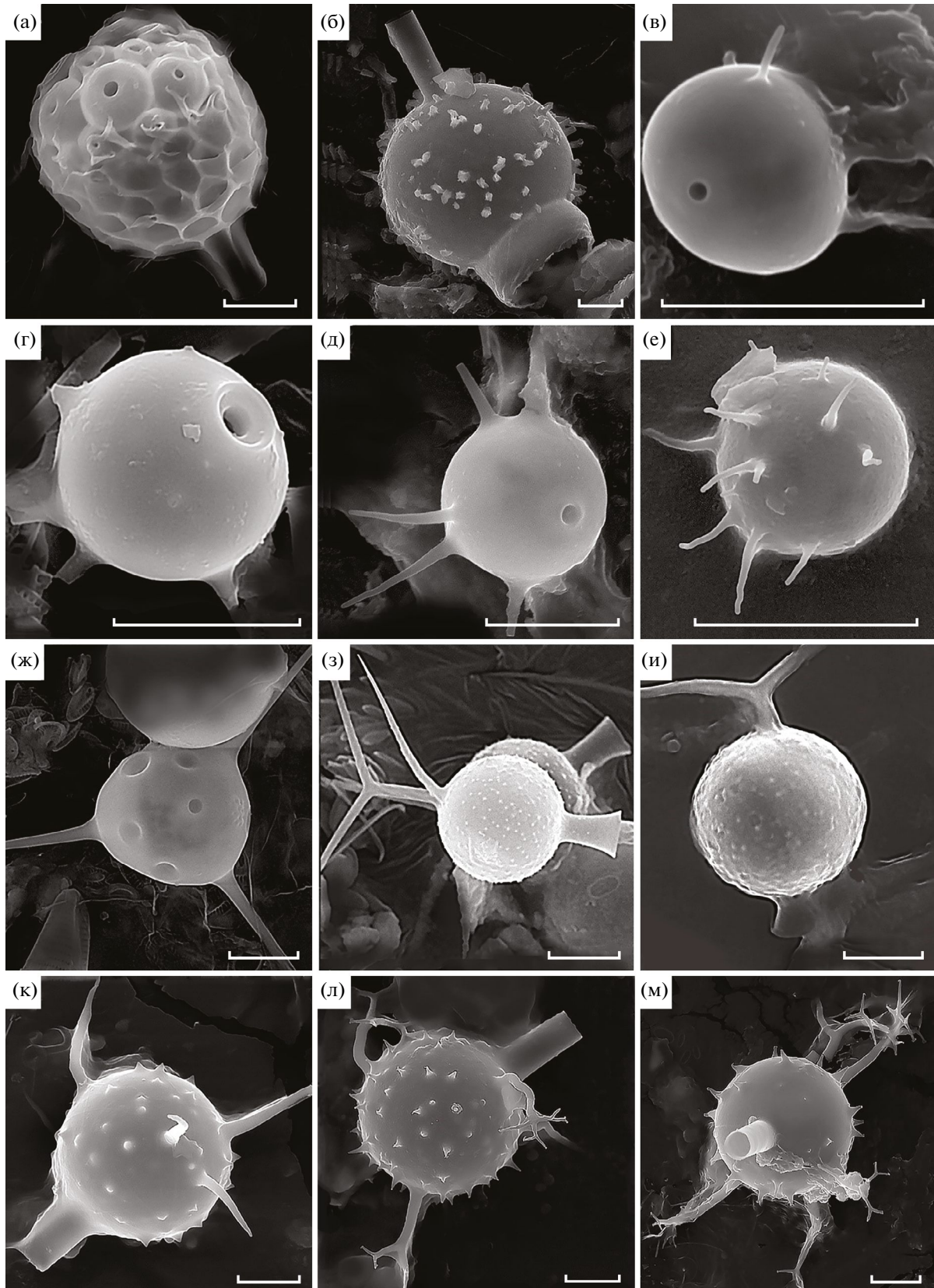


Рис. 4. Стоматоцисты со сложной орнаментацией и/или с игольчатыми шипами (spines): а – стоматоциста 179, Zeeb et Smol; б – стоматоциста 240 Duff et al. emend. Wilkinson et Smol forma C; в, е – стоматоциста 74, Hansen; г – стоматоциста 115 Zeeb et al.; д – стоматоциста 219 Duff et Smol; ж – вегетативная клетка *Chrysococcus furcatus*; з, и – стоматоциста *C. furcatus*; к, л, м – стоматоциста I Snitko. Масштабная линейка – 5 мкм.

Описание. Стоматоциста сферическая, гладкая, диаметром 6.5 мкм. Воротничок низкий, конический (диаметр 0.8 мкм, высота 0.2 мкм), с очень плавным базальным краем и слегка закругленной вершиной. Пора простая, диаметром 0.7 мкм. Поверхность орнаментирована игольчатыми шипами: наблюдали пять субэкваториальных шипов (в описании четыре шипа (Duff et al., 1995: 96)). Шипы прямые, игольчатые (базальный диаметр 0.6–1.0 мкм, максимальная длина несложного шипа 4.5 мкм).

Примечание. Стоматоциста похожа на морфологически изменчивую стоматоцисту *Chrysastrela paradoxa* Chodat (Kapustin et al., 2019), но отличается вдвое меньшими размерами и формой поры.

Местонахождение. Озеро Кошкуль, весной 2016 г., сразу после схода льда, при температуре воды 4°C.

Распространение и экология. Канада, США (Duff, Smol, 1994; Duff et al., 1995). В России отмечена впервые.

Стоматоциста 74 Hansen, 2001 (рис. 4в, рис. 4е). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста мелкая, сферическая, со сплюснутым передним полушарием, диаметром 3.7–3.9 × 4.0–4.2 мкм. Пора правильная, диаметром 0.4 мкм. Большая часть поверхности гладкая, на заднем полушарии стоматоцисты имеются тонкие шипы с коническим основанием в количестве 13 (в описании 10–35), часть шипов с изогнутым или скрюченным концом. Диаметр шипа у основания 0.2–0.6 мкм, длина 0.2–1.8 мкм, что соответствует описанию (Hansen, 2001: 58).

Местонахождение. Тесьминское водохранилище в 2017 г., оз. Кошкуль в 2023 г., весной.

Распространение и экология. Найдена на Азорских островах в прудах с рН 6.8–8.3 (Hansen, 2001). В России отмечена впервые.

Стоматоциста *Chrysococcus furcatus* (Dolgoff) Nicholls, 1981 (рис. 4з, рис. 4и). (=Стоматоциста 130 Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Duff et Smol, 1994).

Описание. Стоматоциста сферическая, диаметром 9.7–10.5 мкм, с высоким (высота 2.0–5.0 мкм) цилиндрическим обратноконическим воротничком, в основании диаметр 2.0–2.5 мкм, расширение диаметром 3.9–4.1 мкм. Пора правильная, диаметром 1 мкм. Поверхность орнаментирована неравномерно распространенными тупыми коническими выростами. На заднем полюсе стоматоцисты имеется длинный шип, который при созревании скручивается (рис. 4и) и раздваивается: длина до бифуркации 2.2–5.2 мкм, после 18.0–21.5 мкм; у основания диаметр 1.1–1.2 мкм.

Вегетативная клетка *Chrysococcus furcatus* (рис. 4ж) окремнелая, пирамидальной формы, в основании округло-треугольная с размерами сторон 11.2–11.4 мкм. Воротничок отсутствует. Пора правильная, вдавленная. Поверхность орнаментирована округлыми углублениями диаметром 1.8–2.5 мкм. В углах клетки расположены игольчатые шипы, диаметром у основания до 4.5 мкм, длиной до 21 мкм. Клетка была описана как “стоматоциста 17, Duff et Smol, 1988”.

Местонахождение. Тесьминское водохранилище, в 2020 г. обильно; в дериватах оз. Тургояк (оз. Инышко и пруду городского пляжа), весной 2022 г., обильно, при температуре воды 9–16°C.

Распространение и экология. Канада, США, предпочитает холодные олиготрофные воды, часто встречается в арктических водоемах, послеледниковых отложениях, рН индифферент, отмечена в широком диапазоне рН (цит. по: Duff et al., 1995). В России обнаружена в реках Тверской и Ярославской областей, на севере в Мурманской обл., на Северо-Западе России (Kapustin, Kapustina, 2018).

Стоматоциста 1 Snitko, новый морфотип (рис. 4к, рис. 4л, рис. 4м). Видовая принадлежность. Неизвестна.

Описание. Стоматоциста сферическая, диаметром 15.0–17.1 мкм. Воротничок высокий, цилиндрический, диаметром 6.0–7.0 мкм, высотой 8.0–8.4 мкм. Поверхность орнаментирована коническими тупыми выростами (у незрелых стоматоцист) или острыми шипиками (у зрелых стоматоцист), расположенными беспорядочно по всей поверхности цисты, длина выростов 1.5–2.0 мкм, базальный диаметр 0.8–1.7 мкм, расстояние между выростами 1.2–4.8 мкм. Дополнительно на поверхности цисты встречается 3–5 беспорядочно расположенных длинных (до 13.7 мкм) изогнутых шипов, у зрелых стоматоцист с разветвленными кончиками.

Примечание. Морфотип имеет общее сходство со стоматоцистой *Chrysococcus furcatus*, но заметно крупнее размерами. Значительно отличается крупными игольчатыми шипами и наличием орнаментации высокими коническими выростами поверхности от стоматоцисты 237 Zeeb et Smol in Duff et al. (1995).

Местонахождение. Озеро Кошкуль (55°01'00.0" с.ш.; 60°02'07.0" в.д.).

Распространение и экология. Малое лесное озеро мезотрофного типа (минеральный фосфор 45 мкг/дм³). Обнаружена 20.04.2016 г., 27.04.2016 г., 24.04.2017 г. обильно, в сообществе с доминантом вегетирующим видом *Mallomonas striata* Asmund, при освобождении озера ото льда, температуре воды 3.2–7°C, рН 7.3–7.4, электропроводности 190 мкСм/см⁻¹.

Stomatocyst 1 Snitko, new morphotype (Fig. 4к, 4л, 4м). Biological affinity. Unknown.

Picture-file numbers. 16221 b, c, d, r, t, u, v, w; 16275 a, b, c, d; 16276 a, c; 17032 f, c.

Description. This stomatocyst is spherical and large, diameter 15.0–17.1 μm . The collar is high cylindrical, diameter 6.0–7.0 μm , height 8.0–8.4 μm . The surface is ornamented with conical blunt outgrowths (in immature stomatocysts) or sharp spines (in mature stomatocysts) located randomly over the entire surface of the cyst, the length of the outgrowths is 1.5–2.0 μm , the basal diameter is 0.8–1.7 μm , the distance between the outgrowths is 1.2–4.8 μm . Additionally, 3–5 randomly arranged long (up to 13.7 μm) curved spines are found on the surface of the cyst, in mature stomatocysts with branched tips.

Comments. The morphotype has a general resemblance to the stomatocyst *Chrysococcus furcatus* (Dolgoft) Nicholls, 1981, but is noticeably larger in size. It is significantly distinguished by large needle-like spines and the presence of ornamentation by high conical outgrowths of the surface from the stomatocyst 237 Zeeb et Smol in Duff et al. (1995).

Locality. Lake Koshkul, (55°01'00.0" N; 60°02'07.0" E), small forest, mesotrophic type (mineral phosphorus 45 $\mu\text{g}/\text{dm}^3$). Detected on 04.20.2016, 04.27.2016, 04.24.2017 abundantly, in a community with a dominant vegetative species *Mallomonas striata* Asmund, when the lake was freed from ice, water temperature 3.2–7°C, pH 7.3–7.4, conductivity 190 $\mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В составе идентифицированных стоматоцист из планктона водоемов и водотоков горно-лесной зоны Южного Урала выделено четыре группы морфотипов (табл. 2). Наиболее разнообразна группа орнаментированных сферических стоматоцист – 20 морфотипов (для 18 из них определен номер морфотипа). Меньшее количество морфотипов выявлено из неорнаментированных сферических стоматоцист – 13 (12 с определенными номерами морфотипа), из них 4 без воротничка и 9 с воротничком. Чаше и более обильно встречались неорнаментированные гладкие стоматоцисты сферической формы. Однако отдельные орнаментированные морфотипы также обнаруживали в большом количестве в некоторых водных объектах. Наибольшей встречаемостью отличалась стоматоциста 79 Duff et Smol, 1991 (рис. 2л, рис. 3б, рис. 3в), продуцируемая *Dinobryon sociale* var. *americanum*. Кроме того, новый для науки, впервые описанный морфотип сложной орнаментации найден в оз. Кошкуль в заметном количестве на протяжении двух сезонов.

Большее разнообразие стоматоцист отмечено в малых водоемах с родниковым питанием, а также в

заливах глубоких горных озер. В сезонном аспекте характерна повышенная встречаемость стоматоцист хризифитовых весной сразу после схода льда, в глубоководных озерах повышена встречаемость осенью перед ледоставом. В отдельные сезоны при недостатке снежного покрова и высокой открытости ледового покрытия озер наблюдали подледное зимнее развитие стоматоцист.

Видовая принадлежность большей части обнаруженных стоматоцист в южно-уральских водных объектах не установлена. Для 10 стоматоцист известны виды, которые их продуцируют, например, *Chrysosphaerella brevispina* (стоматоциста 1 Duff et Smol, 1988 emend. Zeeb et Smol, 1993), *Dinobryon bavaricum* (стоматоциста 259 Zeeb et Smol in Zeeb et al., 1996), *D. divergens* (стоматоциста 161 Zeeb et Smol, 1993), *D. sociale* var. *americanum* (стоматоциста 79 Duff et Smol, 1991), *Mallomonas crassisquama* (стоматоциста 166 Zeeb et Smol, 1993) и т.д. Нами обнаружена довольно характерная стоматоциста колониального вида золотистых водорослей *Uroglena kukkii*. Ранее этот вид в водоемах Южного Урала не отмечали, что, по-видимому, связано с его очень коротким периодом вегетации (Kapustin et al., 2022). Кроме стоматоцист *Chrysococcus furcatus* встречались и вегетативные клетки, что значительно расширяет сведения об ареале этого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлено 33 морфотипа стоматоцист золотистых водорослей в ряде небольших озер, речек и водохранилищ горно-лесной зоны Южного Урала, что свидетельствует о высоком их разнообразии, связанном с широким спектром экологических условий в обследованных водных объектах, а также принадлежности их разным речным бассейнам. Для 30 цист определен номер морфотипа: 12 морфотипов неорнаментированных и 18 орнаментированных (7 из них имеют сложную структуру поверхности). Впервые для России отмечено 8 морфотипов, один морфотип описан как новый для науки.

Обнаружены общие морфотипы в составе стоматоцист южно-уральского глубокого олиготрофного оз. Тургойк и оз. Байкал (Фирсова и др., 2017, 2018), это мелкие стоматоцисты со сложной орнаментацией. Есть общие морфотипы стоматоцист из водоемов и водотоков Южного Урала и таковых Западной Сибири (Баженова, 2021). В целом, в горно-лесных водоемах Южного Урала зарегистрировано высокое разнообразие и стоматоцист, и золотистых водорослей (Снитько и др., 2016, 2019–2022).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят И.А. Блинова (Южно-Уральский федеральный научный центр минера-

Таблица 2. Распространенность обнаруженных морфотипов стоматоцист в горно-лесных и предгорных водных объектах Южного Урала

Стоматоцисты	Распространение и обилие
Неорнаментированные стоматоцисты без воротничка	
1, Duff et Smol, 1988 emend. Zeeb et Smol, 1993	+++
150, Zeeb et Smol, 1993	++
120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend Zeeb et Smol, 1993	++
Неорнаментированные стоматоцисты с воротничком	
11, Pang, Wang, 2013	+
42, Pang et Wang, 2017	+
115, Pang et Wang, 2017	+
127, Duff et Smol in Duff et al., 1992	+++
152, Zeeb et Smol, 1993	+
161, Zeeb et Smol, 1993	+++
116, Zeeb et Smolin Zeeb et al., 1990 emend. Brown et Smol in Brown et al., 1997	+++
cf. 308, Brown et Smolin Brown et al., 1997	–
120, Pang, Wang, 2017	+
204, Duff et Smol, 1994	+
Орнаментированные стоматоцисты	
cf. 208, Duff et Smol, 1994	–
79, Duff et Smol, 1991	++
75, Duff et Smol, 1991	++
259, Zeeb et Smol in Zeeb et al., 1996	+
cf. 279, Gilbert et Smol in Gilbert et al., 1997	–
<i>Uroglena kukkii</i> Cronberg et Laugaste, 2005	++
166, Zeeb et Smol, 1993	+
33, Duff et Smol, 1989	+
224, Duff et Smol, 1994	+
307, Firsova2006	+
232, Duff et Smol, 1994	+
6, Duff et Smol, 1988	+
171, Zeeb et Smol, 1993	++
	озера Б. Миассово, Кошкуль, Ильмень
179, Zeeb et Smol, 1993	+
240, Duff et aL, 1995 emend. Wilkinson et Smol, 1998, forma C	+
Стоматоцисты с игольчатыми шипами	
115, Zeeb et al., 1990	+
219, Duff et Smol, 1994	+
74, Hansen, 2001	+
<i>Chrysococcus furcatus</i> (Dolgoft) Nicholls, 1981	+++
	Дериваты оз. Тургояк, Тесьминское вдхр.
Стоматоцисты орнаментированные с коническими выростами и бифуркатными шипами	
1, Snitko, nov.	+++ оз. Кошкуль

Примечание. “+” – единично, единичная находка; “++” – редко; “+++” – высокая встречаемость/обилие. Названия стоматоцист даны в соответствии с принятой номенклатурой (Cronberg, Sandgren, 1986), кроме стоматоцист *Uroglena kukkii* Cronberg et Laugaste и *Chrysococcus furcatus* (Dolgoft) Nicholls.

логии и геоэкологии Уральского отделения РАН) за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания по теме Южно-Уральского центра минералогии и геоэкологии Уральского отделения РАН № 122040800079-3. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженова О.П. 2021. Атлас стоматоцист золотистых водорослей из планктона водных объектов Омского Прииртышья. Омск: ООО “Омскбланкиздат”.
- Баженова О.П., Митрофанова Е.Ю., Шаховал В.Е. 2012. Стоматоцисты хризофитовых водорослей из водных объектов Омского Прииртышья и озера Телецкое (Горный Алтай, Россия) // Сиб. экол. журн. № 4. С. 571.
- Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) водоемов Севера России. Разнообразие стоматоцист // Бот. журн. Т. 101. № 11. С. 1257. <https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли водоемов Севера России. СПб.: Реноме. <https://doi.org/10.1134/S0006813616070012>
- Игнатенко М.Е., Яценко-Степанова Т.Н. 2022. Разнообразие стоматоцист хризофитовых водорослей (Chrysophyta) степной зоны Южного Урала // Бот. журн. Т. 107. № 2. Р. 149. <https://doi.org/10.31857/S0006813622020053>
- Игнатенко М.Е., Яценко-Степанова Т.Н. 2023. Стоматоцисты золотистых водорослей (Chrysophyta) водоемов национального парка “Бузулукский бор” (юго-восток европейской части России) // Бот. журн. Т. 108. № 7. С. 617. <https://doi.org/10.31857/S0006813623070025>
- Митрофанова Е.Ю. 2012. Разнообразие стоматоцист золотистых водорослей в планктоне Телецкого озера // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. XI междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Арктика. С. 139.
- Снитько Л.В., Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в подледном планктоне озер Восточных предгорий Южного Урала // Тез. докл. III Междунар. конф. “Биоиндикация и мониторинг пресноводных экосистем”. СПб.: ИНОЗ РАН. С. 301.
- Снитько Л.В., Волошко Л.Н. 2018. О находках стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) на Южном Урале // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Сб. матер. докл. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием. СПб.: “Реноме”. С. 422.
- Снитько Л.В., Сафронова Т.В., Блинов И.А., Снитько В.П. 2021. Новые виды рода *Synura* секции *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) в водоемах Южного Урала // Бот. журн. Т. 106. № 11. С. 1101. <https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- Снитько Л.В., Сафронова Т.В., Снитько В.П. 2022. Золотистые водоросли (Chrysophyceae) водоемов Южного Урала и Зауральского плато. Род *Synura* (Synuraceae) секция *Peterseniana* // Бот. журн. Т. 107. № 4. С. 333. <https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>
- Снитько Л.В., Снитько В.П. 2020а. Находка редкой разновидности хризофитовой водоросли *Chrysosphaerella coronacircumspina* var. *grandibasa* на Южном Урале // Вопр. совр. альгологии. № 3(24) С. 25. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-1\(25\)-65-70](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-1(25)-65-70)
- Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А. 2018. Формирование и морфология стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в планктоне водоемов Южного Урала // Междунар. журн. прикл. и фундамент. исследований. Биол. науки. № 11(1). С. 114. <https://doi.org/10.17513/mjpf.12460>
- Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) в водоемах восточных предгорий Южного и Среднего Урала // Бот. журн. Т. 101. № 12. С. 1361. <https://doi.org/10.1134/S0006813616120012>
- Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2019. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. I. Род *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae) // Бот. журн. Т. 104. № 4. С. 587. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Снитько Л.В., Снитько В.П., Сафронова Т.В. 2020б. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. II. Род *Mallomonas* (Synurophyceae, Mallomonadaceae) // Бот. журн. Т. 105. № 4. С. 368. <https://doi.org/10.31857/S0006813620040080>
- Фирсова А.Д. 2008. Разнообразие современных и ископаемых стоматоцист золотистых водорослей некоторых водоемов Азии и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Палеонтол. Ин-т РАН.
- Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2017. Новые данные о стоматоцистах хризофитовых из озера Байкал // Acta Biologica Sibirica. Т. 3. № 4. С. 113. <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2018. Стоматоцисты хризофитовых в притоках северной оконечности озера Байкал // Acta Biologica Sibirica. Т. 4. № 4. С. 25. <https://doi.org/10.14258/abs.444872>
- Фирсова А.Д., Кузьмина А.Е., Томберг И.В. и др. 2008. Сезонная динамика формирования стоматоцист хризофитовых водорослей в планктоне Южного Байкала // Изв. РАН. Сер. биол. Т. 5. С. 589.
- Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. 2006. Атлас цист хризофитовых водорослей озера Байкал. Новосибирск: Наука.
- Шадрина С.Н. 2019. Разнообразие стоматоцист Золотистых водорослей (Chrysophyta) Финского залива Балтийского моря // Бот. журн. Т. 104. № 5. С. 684. <https://doi.org/10.1134/S0006813619050120>

- Шадрина С.Н., Сафронова Т.В. 2020. Стоматоцисты золотистых водорослей (Chrysophyta) альгофлоры парков Петергофа // Бот. журн. Т. 105. № 3. P. 253. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030084>
- Bai X., Bu Z.J., Chen X. 2018. Morphology of Chrysophycean stomatocysts in three peatlands in central China // Mires and Peat. V. 21. P. 1. <https://doi.org/10.19189/МаP.2018.OMB.350>
- Baumann E., De Jong R., Kamenik C. 2010. A description of sedimentary chrysophyte stomatocysts from high-Alpine Lake Silvaplana (Switzerland) // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 136. P. 71. <https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0071>
- Cabała J., Piątek M. 2004. Chrysophycean stomatocysts from the Staw Toporowy Nizni lake (Tatra National Park, Poland) // Ann. Limnol. Intern. J. Limnol. V. 40. № 2. P. 149. <https://doi.org/10.1051/limn/2004013>
- Carney H.J., Whiting M.C., Duff K.E., Whitehead D.R. 1992. Chrysophycean cysts in Sierra Nevada (California) lake sediments: paleoecological potential // J. Paleolimnol. V. 7. P. 73. <https://doi.org/10.1007/BF00197032>
- Cronberg G., Laugaste R. 2005. New species of *Uroglena* and *Ochromonas* (Chromulinales, Chrysophyceae) from Estonia // Nova Hedwigia Beih. V. 128. P. 43.
- Cronberg G., Sandgren C.D. 1986. A proposal for the development of standardized nomenclature and terminology for chrysophycean statoria spores // Chrysophytes: Aspects and Problems. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 317.
- Duff K.E., Smol J.P. 1994. Chrysophycean cyst flora from British Columbia (Canada) lakes // Nova Hedwigia. V. 58. P. 353.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. Atlas of Chrysophycean cysts. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Facher E., Schmidt R. 1996. A siliceous chrysophycean cyst-based pH transfer function for Central European lakes // J. Paleolimnol. V. 16. P. 275. <https://doi.org/10.1007/BF00207575>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Kopyrina L.I., Likhoshway Y.V. 2020. Chrysophycean stomatocysts from two unique lakes of Yakutia (Russia) // Phytotaxa. V. 474. № 3. C. 197. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.474.3.1>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M. et al. 2015. The diversity of chrysophycean algae in an Arctic Zone of river and Sea water mixing, Russia // Amer. J. Plant. Sci. V. 6. № 15. P. 2439. <https://doi.org/10.4236/ajps.2015.615246>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M. et al. 2019. Stomatocyst diversity in the first years of the plankton species structure formation in Reservoir of Hydropower Plants (Boguchany Reservoir, Russia) // Phytotaxa. V. 424. № 1. C. 18. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.424.1.2>
- Firsova A.D., Vorobyova S.S., Likhoshway Y.V. 2012. Chrysophycean Stomatocysts in the Upper Pleistocene and Holocene Sediments from Lake Hovsgol, Northern Mongolia // Int. J. Geosciences. V. 3. № 4. P. 664. <https://doi.org/10.4236/ijg.2012.34067>
- Gilbert S., Zeeb B.A., Smol J.P. 1997. Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River Region, northeastern Siberia // Nova Hedwigia. V. 64. P. 311. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/64/1997/311>
- Hansen P. 2001. Chrysophyte stomatocysts in the Azores-biogeographical implications and 110 new morphotypes // Opera Botanica. V. 138. P. 1.
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T., Kapustin D. 2022a. Morphological variability of stomatocyst 131 Pang & Wang (Chrysophyceae) from a freshwater shallow lake in South Urals, Russia // Phytotaxa. V. 542. № 1. P. 100. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.542.1.10>
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T., Kapustin D. 2022b. Additions to chrysophycean stomatocyst flora from South Urals shallow lake including descriptions of three new morphotypes // Phytotaxa. V. 561. № 1. P. 14. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.561.1.2>
- Kapustin D.A., Kapustina N.V. 2018. New Records of *Chrysococcus furcatus* (Chrysophyceae) in Russia // Inland Water Biol. V. 11. № 4. P. 384. <https://doi.org/10.1134/S1995082918040090>
- Kapustin D., Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T. 2023. On stomatocysts of *Paraphysomonas caelifrica* (Stramenopiles, Paraphysomonadida) // J. Eukaryot. Microbiol. V. 70. N. e12979. <https://doi.org/10.1111/jeu.12979>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia // Phytotaxa. V. 288. P. 285. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Kapustin D., Sterlyagova I., Patova E. 2019. Morphology of *Chrysastrella paradoxa* stomatocysts from the Subpolar Urals (Russia) with comments on related morphotypes // Phytotaxa. V. 402. P. 295.
- Kapustin D.A., Safronova T.V., Kulikovskiy M.S. 2022. New records of a rare chrysophyte species *Uroglena kukkii* (Ochromonadales, Uroglenaceae) outside the type locality // Novosti sistematiki nizshikh rastenii. V. 56. № 2. P. 273. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.273>
- Kristiansen J. 1986. Silica-scale bearing chrysophytes as environmental indicators // Brit. Phycol. V. 21. P. 435. <https://doi.org/10.1080/00071618600650491>
- Nicholls K.H. 1995. Chrysophyte blooms in the plankton and neuston of marine and freshwater systems // Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. N.Y.: Cambridge Univ. Press. P. 181. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511752292.010>
- Pang W., Wang Q. 2013. Chrysophycean stomatocysts from the Stone Ponds in the Aershan National Geological Park, China // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 142. P. 1.
- Pang W., Wang Q. 2014. Chrysophycean stomatocysts from the Aershan Geological Park (Inner Mongolia), China // Phytotaxa. V. 187. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.187.1.1>
- Pang W., Wang Q. 2016. Chrysophycean stomatocysts from Xinjiang Province, China // Phytotaxa. V. 288. № 1. P. 41. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.1.4>
- Pang W., Wang Q. 2017. Chrysophycean stomatocysts from the Da Hingan Mountains. Beijing. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.1.4>

- Piątek J.* 2017. A morphotype-rich assemblage of chrysophycean stomatocysts in mountain lakes in the Cameroon Highlands, Africa // *Cryptogamie, Algologie*. V. 38. № 2. P. 159.
<https://doi.org/10.7872/crya/v38.iss2.2017.159>
- Pla S.* 2001. Chrysophycean cysts from Pyrenees // *Biblioth. Phycol.* V. 109. P. 1.
- Rybak M., Rybak I., Dickman M.* 1987. Fossil chrysophycean cyst flora in a small meromictic lake in southern Ontario, and its paleoecological interpretation // *Can. J. Bot.* V. 65. P. 2425.
<https://doi.org/10.1139/b87-330>
- Rybak M., Rybak I., Nicholls K.* 1991. Sedimentary chrysophycean cyst assemblages as paleoindicators in acid sensitive lakes // *J. Paleolimnol.* V. 5. P. 19.
<https://doi.org/10.1007/BF00226557>
- Sandgren C.D.* 1980. Resting cyst formation in selected chrysophyte flagellates: an ultrastructural survey including a proposal for the phylogenetic significance of interspecific variations in the encystment process // *Protistologica*. V. 16. P. 289.
- Shadrina S.N.* 2021. Three new chrysophycean stomatocysts with long spines from the Gulf Finland, Baltic sea // *Phytotaxa*. V. 528. № 4. P.255.
- Sheath R.G., Hellebust J.A., Sava T.* 1975. The statospore *Dinobryon divergens* Imhof.: formation and germination in a subarctic lake // *J. Phycol.* V. 11. P. 131.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1975.00131.x>
- Smol J.P.* 1988. Chrysophycean microfossils in paleolimnological studies // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 62. P. 287.
[https://doi.org/10.1016/0031-0182\(88\)90058-2](https://doi.org/10.1016/0031-0182(88)90058-2)
- Soróczyki-Pintér É., Pla-Rabes S., Magyari E.K. et al.* 2014. Late Quaternary Chrysophycean stomatocysts in a Southern Carpathian Mountain Lake, including the description of new forms (Romania) // *Phytotaxa*. V. 170. № 3. P.169.
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.170.3.3>
- Vorobyova S.S., Pomazkina G.V., Baranova E.Yu. et al.* 1996. Chrysophycean cysts (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservoir, Siberia // *J. Paleolimnol.* V. 15. P. 271.
<https://doi.org/10.1007/BF00213046>
- Wilkinson A.N., Roland I.H., Smol J.P.* 1999. Chrysophyte stomatocysts as paleolimnological indicators of environmental change due to cottage development and acidic deposition in the Muskoka-Haliburton region, Ontario, Canada // *J. Paleolimnol.* V. 22. P. 17.
- Wilkinson A.N., Smol J.P.* 1998. Chrysophycean stomatocyst flora from south-central Ontario lakes // *Can. J. Bot.* V. 76. № 5. P. 836.
<https://doi.org/10.1139/b98-052>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P.* 2001. Atlas of Chrysophycean cysts. V. II. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 1.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>
- Zeeb B.A., Duff K.E., Smol J.P.* 1990. Morphological descriptions and stratigraphic profiles of chrysophycean stomatocysts from the recent sediments of Little Round Lake, Ontario // *Nova Hedwigia. Beiheft*. V. 51. P. 361.
- Zeeb B.A., Smol J.P.* 1993. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota // *Can. J. Bot.* V. 71. P. 737.
<https://doi.org/10.1139/b93-086>

Diversity of Stomatocysts of Golden Algae (Chrysophyceae) from the Plankton of Reservoirs of the Mountain Forest Zone of South Urals

L.V. Snit'ko^{1,*}, V. P. Snit'ko¹

¹South Ural Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology
of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, subdivision Ilmen State Reserve, Miass, Russia
*e-mail: lvs223@yandex.ru

According to the data of scanning electron microscopy, in the plankton of the reservoirs, lakes, rivers of the mountain-forest zone of Southern Urals, 33 morphotypes of stomatocysts of Chrysophyceae, 8 of which were found for the first time in Russia, one morphotype was described as new to science. The description of each morphotype is accompanied by a SEM micrography, geographical location, and environmental characteristics. Unornamented stomatocysts with a spherical form are predominant in abundance in plankton. Ornamented stomatocysts with a spherical form are predominant in diversity in plankton. The maximum diversity of stomatocysts is observed in spring and in autumn. The revealed high diversity of stomatocysts indicates a significant diversity of golden algae in the South Ural region.

Keywords: stomatocysts, chrysophycean, morphotypes, plankton, diversity, small mountain-forest lakes and reservoirs, South Urals

УДК 574.5+(581.19:547.9+543.42)

СОСТАВ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНОГО МЕТАБОЛОМА *Potamogeton perfoliatus* (Potamogetonaceae) КАК ИНДИКАТОР ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ

© 2024 г. Ю. В. Крылова^a, Е. А. Курашов^{b, *}, Е. В. Протопопова^b,
В. В. Ходонович^{b, c}, Е. Я. Явид^b, Г. И. Кухарева^b

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

^bСанкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр
Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

^cСанкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии им. Л.С. Берга, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2023 г.

После доработки 05.04.2023 г.

Принята к публикации 02.08.2023 г.

Проанализированы состав и характер изменения низкомолекулярного метаболома (НМ) рдеста пронзеннолистного *Potamogeton perfoliatus* L., произрастающего в шести биотопах Ладожского озера с различным характером антропогенной нагрузки. Получено, что общее число низкомолекулярных органических соединений (НОС) в составе НМ *P. perfoliatus* находится в прямой зависимости от антропогенной нагрузки, которая хорошо маркируется развитием цианобактерий. Чем больше интенсивность загрязнения или эвтрофирования вод, или чем выше численность цианобактерий, тем меньше общее число НОС и их концентрация. Выявлена зависимость суммарных концентраций групп соединений НМ от антропогенной нарушенности биотопа и концентрации цианобактерий. Снижение числа, относительного количества, суммарной концентрации карбоновых кислот, числа и содержания ненасыщенных жирных кислот и одновременное увеличение состава и содержания фенолов и суммарного содержания альдегидов и кетонов зависят от увеличения антропогенного пресса. Конкретный состав НМ рдеста пронзеннолистного зависит от его реакции на биотические и абиотические факторы водной среды, включая антропогенный. Выявленные особенности изменения компонентного состава НМ *P. perfoliatus* открывают возможность использовать его в качестве интегрального индикатора антропогенного воздействия на литоральные биотопы водоемов и ухудшения их экологического состояния.

Ключевые слова: *Potamogeton perfoliatus*, рдест пронзеннолистный, низкомолекулярный метаболом, компонентный состав, газовая хромато-масс-спектрометрия, Ладожское озеро, литоральная зона, антропогенное воздействие, жирные кислоты, альдегиды, кетоны, цианобактерии, индикация экологического состояния

DOI: 10.31857/S0320965224040048, **EDN:** YJXAUU

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что первичные и вторичные метаболиты водных растений играют весьма значимую роль в формировании и функционировании во-

дных экосистем (Гуревич, 1978; Fink, 2007; Kurashov et al., 2014). Один из наиболее значимых механизмов, при помощи которого растения влияют на свое окружение и в наземных, и в водных экосистемах, – аллелопатия (Gopal, Goel, 1993; Hu, Hong, 2008; Allelopathy ..., 2013; Kurashov et al., 2014; Aslam et al., 2017). В частности, данный механизм оказывает ингибирующие эффекты воздействия макрофитов на микроорганизмы, включая цианобактерий (Mushtaq et al., 2020; Śliwińska-Wilczewska et al., 2021; Asif et al., 2021). В свою очередь, цианобактерии, в изобилии развивающиеся при антропогенном воздействии, своими

Сокращения: АЛ + К – альдегиды + кетоны; НМ – низкомолекулярный метаболом; НОС – низкомолекулярные органические соединения, ОВП – окислительно-восстановительный потенциал; Ф – фенолы; *Cmh* – индекс Мориситы–Хорна; СА – карбоновые кислоты; *J* – коэффициент сходства Жаккара; LMWOCs – low molecular weight organic compounds; *Ncyan* – численность цианобактерий; NM – low-molecular-weight metabolome; pH – водородный показатель; *Qs* – коэффициент сходства Сьеренсена–Чекановски; RI – индекс удерживания, retention index.

метаболизмом могут воздействовать на макрофиты, приводя к изменению их метаболических профилей (Курашов и др., 2018а). По содержанию метаболического профиля макрофита можно судить об экологическом состоянии биотопа, а изменчивость метаболизма использовать в качестве индикатора трансформации экосистемы.

Будучи наиболее динамичной частью экосистемы Ладожского озера, литоральная зона неизбежно претерпевает трансформацию, в том числе от загрязнения и эвтрофирования (Литоральная..., 2011). Именно в литоральной зоне выявлены наиболее загрязненные участки или зоны экологического риска, расположенные вблизи источников загрязнения (Андроникова и др., 2011). Поскольку индикаторная роль литоральной зоны в выявлении “горячих точек” очень значима для диагностики состояния экосистемы в целом (Литоральная..., 2011), а метаболический профиль водных растений, произрастающих в литоральной зоне, служит интегральным показателем ее состояния подобно общему анализу крови (Курашов и др., 2018а), то понятна актуальность изучения изменчивости метаболизма макрофитов как индикатора состояния и трансформации водной экосистемы.

Рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.) широко распространен в Ладожском озере и часто доминирует в растительных ассоциациях, выполняя структурообразующую роль (Распопов, 1985). Показано, что *P. perfoliatus* в озерных местообитаниях активно реагирует за счет увеличения проективного покрытия и встречаемости, на изменение условий существования при колебаниях уровня воды, с которыми тесно связаны изменения многих физико-химических и гидробиологических факторов, влияющих на жизнедеятельность озерных макрофитов (Вейсберг, Исакова, 2022). В связи с этим остается не раскрытым вопрос, как изменяется НМ рдеста при изменении условий его существования, в том числе трансформируемых антропогенным фактором.

Цель работы – оценить изменчивость НМ *P. perfoliatus* для ее использования в качестве индикатора экологического состояния прибрежной зоны Ладожского озера и его изменения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для сравнительного исследования компонентного состава НМ по составляющим его НОС рдеста пронзеннолистного послужили сборы этого растения, проведенные в фазу цветения, из шести различных мест обитания Ладожского озера с разной антропогенной нагрузкой: Волховская губа вблизи устья р. Волхов, западная часть Свирской губы, зал. Импилахти, зал. Лехмолахти, у пос. Вороново и у о. Мантинсаари. Из экотопов, относящихся к зонам экологического риска были выбраны участки вблизи устья р. Волхов, а также выход из зал. Импилахти. Участок в Свирской

губе имеет пограничный характер и, по-видимому, может испытывать негативное воздействие со стороны устья р. Свирь. Согласно данным в работе (Литоральная..., 2011) и табл. 1, местообитания в Волховской губе и зал. Импилахти можно отнести к биотопам с высокой антропогенной нагрузкой, в Свирской губе – со слабой антропогенной нагрузкой, у пос. Вороново, в зал. Лехмолахти и у о. Мантинсаари – с отсутствием или незначительной антропогенной нагрузкой. Растения собирали в июле 2014 г., точки отбора даны на рис. 1.

Морфометрия, гидрофизические и гидрохимические особенности литоральных местообитаний в Ладожском озере, в том числе представленных в нашей работе, подробно описаны в (Литоральная..., 2011). Основные лимнологические показатели состояния водной среды местообитаний *P. perfoliatus*, полученные *in situ* во время отбора проб при помощи многопараметрического автоматического зонда YSI 6600D (YSI Incorporated, США), представлены в табл. 1.

Численность цианобактерий (*N_{cyan}*), маркер степени антропогенного воздействия, определяли в составе фитопланктона. Пробы воды объемом 0.5 л для анализа фитопланктона отбирали батометром из поверхностного слоя воды. Использовали общепринятые в гидробиологии методы фиксации (“мягкий” способ фиксации проб раствором Люголя) и обработки фитопланктона (Гусева, 1959; Садчиков, 2003; Судницына, 2005).

Таблица 1. Средние значения (медиана) основных лимнологических показателей состояния водной среды в период исследований

Показатель	В	И	Л	Вор	Ман	Сви
<i>T</i>	30.62	22.30	15.73	26.90	20.30	22.30
<i>S</i>	0.281	0.093	0.083	0.113	0.086	0.082
<i>M</i>	0.165	0.064	0.065	0.071	0.061	0.056
<i>O₂</i>	<u>8.34</u> 111.5	<u>2.21</u> 25.4	<u>11.29</u> 113.5	<u>8.36</u> 105.0	<u>8.64</u> 95.7	<u>8.48</u> 97.4
<i>pH</i>	7.98	6.93	7.80	7.52	7.49	7.40
<i>ОВП</i>	118	85	105	119	109	135
<i>NH₄⁺</i>	0.13	0.27	0.11	0.13	0.12	0.14
<i>Ц</i>	2426	12442	891	3333	1857	1409
<i>Хл a</i>	8.3	10.4	3.7	12.5	4.4	3.9

Примечание. *T* – температура, °С; *S* – электропроводность, мСм/см; *M* – общая минерализация, г/л; *O₂* – концентрация кислорода, мг/л (над чертой), % насыщения – под чертой; *ОВП* – окислительно-восстановительный потенциал, mV; *pH* – кислотность среды; *NH₄⁺* – концентрация аммонийного азота, мг/л; *Ц* – концентрация цианобактерий, кл./мл; *Хл a* – концентрация хлорофилла *a*, мкг/л. Здесь и табл. 2–6, *В* – у устья р. Волхов, *И* – зал. Импилахти, *Л* – зал. Лехмолахти, *Вор* – у пос. Вороново, *Ман* – о. Мантинсаари, *Сви* – Свирская губа.

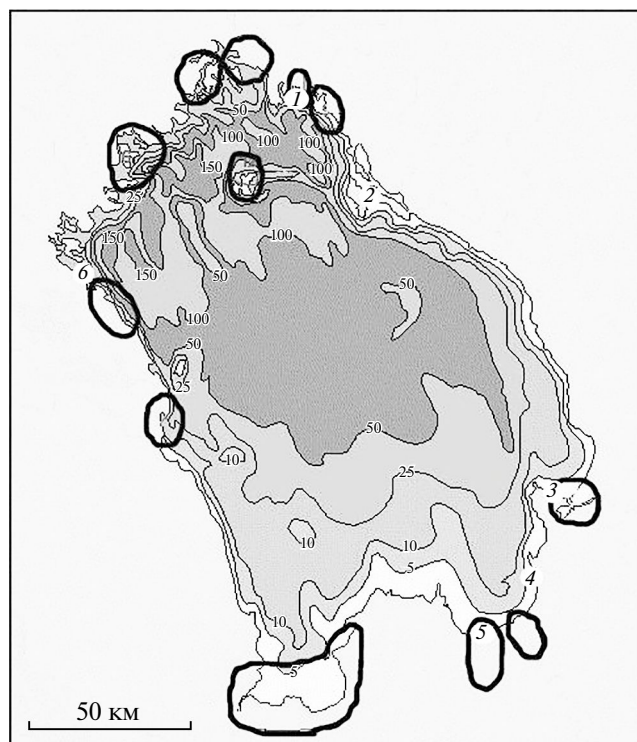


Рис. 1. Местоположение отбора образцов *P. perfoliatus* в Ладожском озере. 1 – зал. Импилахти, 2 – у о. Мантинсаари, 3 – Свирская губа, 4 – у пос. Вороново, 5 – у устья р. Волхов, 6 – зал. Лехмолахти; черным контуром обозначены зоны экологического риска, выделяемые в Ладожском озере (Литоральная..., 2011).

Побеги *P. perfoliatus* отбирали целиком без корневой системы. На каждой станции собирали такое количество побегов, чтобы в сухом эквиваленте (≥ 100 г) их было достаточно при формировании интегральной пробы для хромато-масс-спектрометрического исследования, то есть пробы, содержащей разные побеги растения, отобранные в данном местообитании.

Отобранные растения промывали для освобождения от обрастаний и загрязнений в соответствии с ГОСТ 31412-2012.¹ Растения сушили в проветриваемом помещении до воздушно-сухого состояния без доступа прямых лучей солнца (в тени). Традиционный метод сушки в тени считается наиболее подходящим поскольку позволяет получить максимальный выход эфирного масла для его последующего извлечения методом гидродистилляции (Hassanpouraghdam et al., 2010; Caputo et al., 2022). Воздушно-сухие растения хранили в лаборатории при относительной влажности $\leq 75\%$.

Компонентный состав НМ рдеста пронзеннолистного исследовали в составе эфирного масла,

полученного из воздушно-сухого растительного материала методом паровой гидродистилляции. НОС, содержащиеся в эфирном масле высушенных растений, выделяли с помощью аппарата Клевенджера по ГОСТ 24027.2-80² с одновременной экстракцией в гексан. Перед перегонкой растительный материал измельчали до порошкообразного состояния в блендере. Для этого использовали несколько высушенных растений, чтобы получить интегральный порошкообразный образец. Для перегонки брали необходимую навеску (10–15 г), засыпали в колбу с 400 мл дистиллированной воды и добавляли 5 мл гексана. Гексановый экстракт до хромато-масс-спектрометрического анализа хранили в морозильной камере при температуре -18°C .

Состав НОС *P. perfoliatus* выявляли на хромато-масс-спектрометрическом комплексе TRACE ISQ (Thermo Scientific) с квадрупольным масс-анализатором. Использовали колонку модели “TRACE TR-5MS GC Column”, $15\text{ м} \times 0.25\text{ мм}$ с фазой ID 0.25 мкм. Газом-носителем служил гелий. Масс-спектры снимали в режиме сканирования по полному диапазону масс (30–600 m/z) в программном режиме температур ($35^\circ - 3$ мин, $2^\circ/\text{мин}$ до $60^\circ - 3$ мин, $2^\circ/\text{мин}$ до $80^\circ - 3$ мин, $4^\circ/\text{мин}$ до $120^\circ - 3$ мин, $5^\circ/\text{мин}$ до $150^\circ - 3$ мин, $15^\circ/\text{мин}$ до $240^\circ - 10$ мин) с последующей пошаговой обработкой хроматограмм. Выявленные НОС идентифицировали с помощью библиотек масс-спектров “NIST-2014” и “Wiley”. Для более точной идентификации применяли линейные индексы удерживания (Ткачев, 2008), полученные с использованием стандартов алканов $\text{C}_7 - \text{C}_{30}$. Для количественного анализа применяли бензофенон в качестве внутреннего стандарта.

Сходство образцов эфирного масла по качественному составу НОС оценивали с помощью коэффициентов сходства Жаккара (J) (Jaccard, 1901) и Сьеренсена–Чекановски (Q_s) (Czekanowski, 1922; Sorensen, 1948), рассчитанных по следующим формулам:

$$J = \frac{c}{a + b - c}, \quad Q_s = \frac{2c}{a + b},$$

где c – число общих НОС для образцов А и В; a – НОС, присутствующие в А; b – НОС, присутствующие в В.

Для оценки сходства образцов по количественным данным (по содержанию отдельных соединений и групп соединений) использовали индекс Мориситы (Мориситы–Хорна) (Morisita, 1959):

¹ ГОСТ 31412-2012. 2012. Водоросли, травы морские и продукция из них. Методы определения органолептических и физических показателей. М., 2012. 12 с.

² ГОСТ 24027.2-80. 1999. Сырье лекарственное растительное. Методы определения влажности, содержания золы, экстрактивных и дубильных веществ, эфирного масла. – М.: ИПК Издательство стандартов.

$$C_{mh} = \frac{2 \sum_i (an_i \cdot bn_i)}{(da + db) \cdot aN \cdot bN},$$

где an_i – содержание i -го соединения (группы соединений) в образце А; bn_i – то же для образца В; aN – суммарное содержание НОС в образце А; bN – то же для образца В; $da = \sum (an_i^2)/aN^2$, $db = \sum (bn_i^2)/bN^2$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование компонентного состава НМ рдеста пронзеннолистного из различных местообитаний Ладожского озера показало наличие значительного числа НОС (254) (табл. 2; Доп. мат. табл. S1), принадлежащих к различным классам химических соединений (табл. 3). Количество общих

Таблица 2. Число и общая концентрация веществ НМ *P. perfoliatus* в различных биотопах в Ладожском озере

Показатель	В	И	Сви	Л	Вор	Ман
НОС*	77	61	130	107	122	126
С	32.1	21.6	39.8	118.4	86.3	268.7

Примечание. НОС – число низкомолекулярных органических соединений; С – общая концентрация веществ, мкг/г сухой массы.

*Всего в шести биотопах выявлено 254 НОС, из них число общих веществ – 25 НОС.

соединений НМ рдеста в исследуемых биотопах было незначительным (25).

Исследованные местообитания различались по концентрации цианобактерий, хлорофиллу a , значениям ОВП. Наиболее сильно отличался по перечисленным показателям участок озера у пос. Импилахти, здесь были отмечены очень низкие концентрации и % насыщения кислорода а также высокие (в ≥ 2 раз) концентрации аммонийного азота (табл. 1). НМ *P. perfoliatus* в этом местообитании характеризовался самым низким числом НОС (61) и их наименьшей суммарной концентрацией (21.6 мкг/г сухой массы).

Также небольшое число соединений (77) и небольшая суммарная концентрация в НМ (32.1 мкг/г сухой массы) были отмечены у рдеста из местообитания вблизи устья р. Волхов, подверженного значительному антропогенному воздействию. В образцах из остальных обследованных локаций, характеризующихся меньшей антропогенной нагрузкой, число обнаруженных НОС было в ~ 1.5 –2 раза больше (107–130) с максимальным количеством в Свирской губе. Хотя местообитание в Свирской губе расположено в пределах зоны экологического риска, однако здесь наблюдается достаточно благоприятное состояние озерной среды. На этом участке отмечено самое большое значение ОВП (135 мВ), что свидетельствует о высокой скорости окисления органического вещества в отличие от участка у пос. Импилахти, где

Таблица 3. Основные группы соединений НМ *P. perfoliatus* в различных биотопах

Группа соединений	В		И		Сви		Л		Вор		Ман	
	ОК	СВ	ОК	СВ	ОК	СВ	ОК	СВ	ОК	СВ	ОК	СВ
Ароматические углеводороды	1.83	0.589	2.37	0.512	2.09	0.830	1.30	1.542	0.61	0.528	0.39	1.054
Спирты	12.47	4.009	20.53	4.433	19.10	7.600	22.48	26.613	20.86	18.006	30.14	80.984
Альдегиды	25.63	8.240	23.95	5.173	21.86	8.700	6.88	8.138	10.90	9.405	4.68	12.584
Углеводороды	18.92	6.083	9.69	2.092	20.28	8.070	26.34	31.176	13.76	11.878	14.50	38.971
Карбоновые кислоты	1.29	0.413	5.88	1.271	8.87	3.530	35.55	42.084	23.72	20.471	22.74	61.101
Эфиры	2.80	0.902	5.80	1.253	2.36	0.940	1.34	1.582	0.68	0.591	0.40	1.074
Неидентифицированные НОС	0	0	0	0	1.43	0.570	0.08	0.094	0.41	0.355	0.13	0.339
Фосфорсодержащие НОС	0	0	0	0	0	0	0.04	0.046	0.11	0.094	0.02	0.051
Кетоны	29.89	9.606	11.58	2.501	16.48	6.560	2.88	3.415	21.45	18.514	18.45	49.584
Полифункциональные НОС	6.42	2.063	18.25	3.943	7.19	2.860	2.97	3.514	7.24	6.247	8.43	22.653
Азотсодержащие НОС	0.54	0.174	0	0	0	0	0	0	0.14	0.118	0.01	0.037
Фенолы	0.20	0.066	1.95	0.421	0.35	0.140	0.14	0.166	0.12	0.107	0.10	0.262

Примечание. ОК – относительное количество в суммарном содержании НОС, %; СВ – содержание веществ, мкг/г сухой массы.

Таблица 4. Содержание карбоновых кислот (СА), мкг/г сухой массы в исследованных образцах *P. perfoliatus*

СА	В	И	Сви	Вор	Л	Ман
Октановая (C ₈ H ₁₆ O ₂) ^H	–	–	–	–	0.0215	–
Нонановая (C ₉ H ₁₈ O ₂) ^H	–	–	–	–	0.090	–
Декановая (C ₁₀ H ₂₀ O ₂) ^H	–	–	–	–	0.131	–
Додекановая (C ₁₂ H ₂₄ O ₂) ^H	–	–	0.08	0.022	0.245	0.110
Тетрадекановая (C ₁₄ H ₂₈ O ₂) ^H	–	0.636 [1]	0.91 [2]	2.123	1.805	11.050 [2]
Пентадец-14-еновая (C ₁₅ H ₂₈ O ₂) ^{HH}	–	–	–	–	0.285	0.351
Пентадекановая (C ₁₅ H ₃₀ O ₂) ^H	–	–	–	5.592 [2]	0.116	3.700
(Z)-Гексадец-11-еновая (C ₁₆ H ₃₀ O ₂) ^{HH}	–	–	0.24	–	5.804	0.723
Гексадекановая (C ₁₆ H ₃₂ O ₂) ^H	0.310 [1]	0.635 [2]	1.23 [1]	11.698 [1]	11.797 [2]	32.143 [1]
Октадекановая (C ₁₈ H ₃₆ O ₂) ^H	–	–	1.07	1.036	–	2.924
Линолевая (C ₁₈ H ₃₂ O ₂) ^{HH}	0.100 [2]	–	–	–	–	8.435
α-линоленовая кислота (C ₁₈ H ₃₀ O ₂) ^{HH}	–	–	–	–	21.789 [1]	–
Число HH/число H	1/1 (2)	0/2 (2)	1/4 (5)	0/5 (5)	3/7 (10)	3/5 (8)
Суммарная концентрация (HH/H)	0.1/0.31	0/1.27	0.24/3.29	0/20.47	27.87/14.21	9.51/49.93
Суммарная концентрация общая	0.41	1.27	3.53	20.47	42.08	59.44

Примечание. Н – насыщенные жирные кислоты; HH – ненасыщенные жирные кислоты; “–” – компонент отсутствует; в круглых скобках – общее число карбоновых кислот, в квадратных – места жирных кислот, занимающих первые два места по содержанию в НМ.

наблюдали минимальное из всех шести местообитаний значение ОВП (85 mV) (табл. 1).

Следует отметить, что в образце из зал. Лехмолахти зарегистрирована самая высокая концентрация ненасыщенных карбоновых кислот (22.11 мкг/г сухой массы) и среди них самая большая концентрация линоленовой кислоты (21.8 мкг/г сухой массы), которая больше ни в одном из исследованных образцов не обнаружена (табл. 4). В данном биотопе наблюдали наименьшую численность цианобактерий, что вполне объяснимо, поскольку карбоновые кислоты являются их сильными подавляющими агентами. Возможно, линоленовая кислота служила в этом случае самым сильным аллелохемиком в составе НМ рдеста, ингибирующим развитие цианобактерий. Суммарное содержание жирных кислот в образце рдеста из зал. Лехмолахти было одним из самых высоких (42.12 мкг/г сухой массы), более высокая концентрация отмечена лишь в НМ *P. perfoliatus* из местообитания у о. Мантинсаари (табл. 3), которое также можно рассматривать как биотоп без нарушающего антропогенного воздействия.

В исследованных биотопах суммарная концентрация карбоновых кислот различалась по принципу антропогенного влияния – чем оно сильнее, тем меньше их концентрация. Высокие концентрации карбоновых кислот отмечены в ряду Мантинсаари (61.1 мкг/г), Лехмолахти (42.08 мкг/г), Вороново (20.47 мкг/г), низкие – у устья р. Волхов, зал. Импилахти и Свирской губе (0.41, 1.27 и 3.53 мкг/г соответственно) (табл. 3). Число обнару-

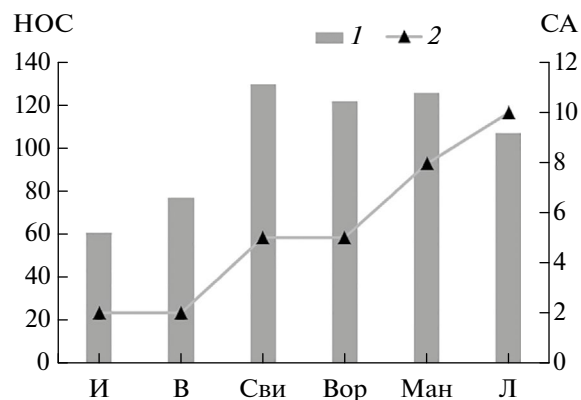


Рис. 2. Изменение общего числа НОС (1) и числа карбоновых кислот (СА, 2) в составе НМ *P. perfoliatus* в исследованных биотопах. И – зал. Импилахти, В – у устья р. Волхов, Сви – Свирская губа, Вор – у пос. Вороново, Ман – о. Мантинсаари, Л – зал. Лехмолахти.

женных в образцах карбоновых кислот также зависело от антропогенной нагрузки и было больше в чистых биотопах литоральной зоны (рис. 2).

Наши исследования, как и ранее (Kurashov et al., 2021), показали что в различных литоральных местообитаниях в Ладожском озере численность цианобактерий имеет сильную связь с содержанием жирных кислот у рдеста пронзеннолистного, уменьшаясь с увеличением концентрации этих аллелохемиков в составе НМ (рис. 3а).

В компонентном составе НМ рдеста пронзеннолистного из различных местообитаний

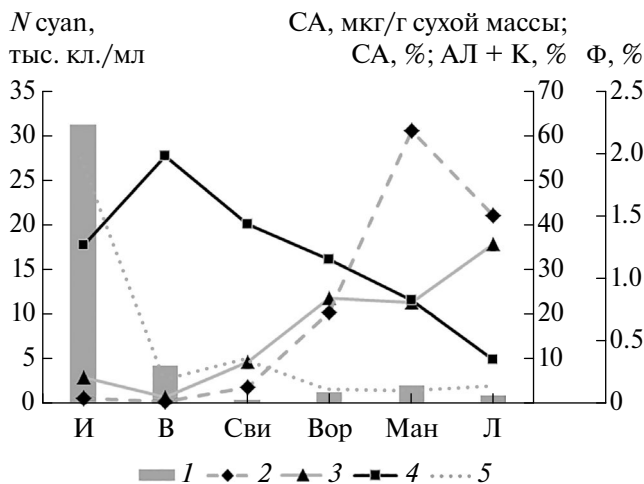


Рис. 3. Изменение численности цианобактерий (*N*суап, тыс. кл./мл) (1), концентрации (СА, мкг/г сухой массы) (2) и доли СА, % (3) суммарной доли альдегидов и кетонов, АЛ + К, % (4) и доли фенолов Ф, % (5) в составе *P. perfoliatus*.

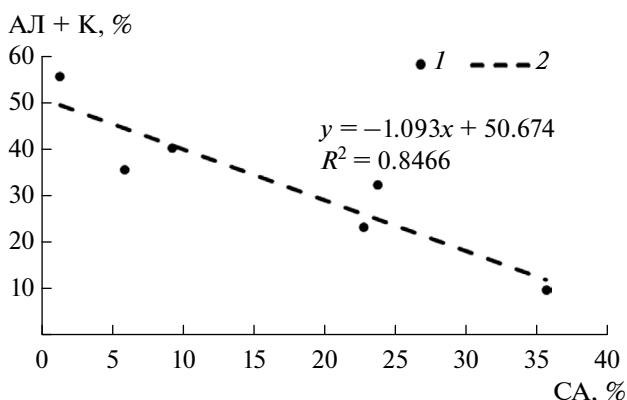


Рис. 4. Зависимость между долей карбоновых кислот (СА, %) и суммарной долей альдегидов и кетонов (АЛ + К, %) в составе НМ *P. perfoliatus* в исследованных местообитаниях.

Таблица 5. Сходство мест обитаний по индексам сходства Жаккара (*J*) и Сьеренсена–Чекановски (*Qs*) по всем веществам НМ *P. perfoliatus*

<i>J/Qs</i>	В	И	Л	Вор	Ман	Сви
В	–	0.51	0.39	0.69	0.72	0.53
И	0.34	–	0.42	0.42	0.40	0.38
Л	0.24	0.26	–	0.38	0.40	0.39
Вор	0.53	0.26	0.23	–	0.85	0.60
Ман	0.56	0.25	0.25	0.75	–	0.60
Сви	0.36	0.23	0.24	0.43	0.43	–

Ладожского озера было обнаружено 12 карбоновых кислот (табл. 4), из них четыре – ненасыщенные. Наименьшие суммарные концентрации жирных кислот отмечены в образцах рдеста из биотопов в устье р. Волхов, а также на выходе из зал. Импилахти (местообитания с высокой антропогенной нагрузкой), наибольшие – в образцах из заливов Лехмолахти и Мантинсаари (чистые местообитания). Для двух последних местообитаний выявлено и наибольшее число и наибольшее содержание ненасыщенных жирных кислот (табл. 4).

В образце растения из биотопа у зал. Импилахти зарегистрировано самое большое относительное количество ароматических углеводородов (табл. 3), и, в частности, самые большие значения относительного количества фенолов (рис. 3б).

Значительная доля суммарного содержания НОС приходилась на альдегиды и кетоны (табл. 3), за исключением местообитания в зал. Лехмолахти. Большой процент альдегидов наблюдали в образцах из устья р. Волхов, зал. Импилахти и Свирской губы. Суммарная доля альдегидов и кетонов в исследованных местообитаниях также была наибольшей вблизи устья р. Волхов, в зал. Импилахти и Свирской губе (рис. 3а). Проллеживается определенная тенденция уменьшения тех и других в зависимости от уменьшения уровня антропогенного влияния, которое может быть маркировано концентрацией цианобактерий (рис. 3а).

Изменения доли карбоновых кислот и суммарной доли альдегидов и кетонов в НМ *P. perfoliatus* находились в противоположной зависимости (рис. 3а, 4), что подтверждает предположение о возможности использовать и те, и другие вещества при оценке экологического состояния биотопа и судить о степени влияния на него антропогенной нагрузки.

Результаты оценки сходства рассматриваемых биотопов по индексам сходства Жаккара (*J*) и Сьеренсена–Чекановски (*Qs*) на основе учета всех веществ метаболических профилей *P. perfoliatus* в приведены в табл. 5.

Наиболее сходными оказались НМ рдеста у пос. Вороново и о. Мантинсаари (*J* = 0.75, *Qs* = 0.85), наименее сходными – из Свирской губы и зал. Импилахти (*J* = 0.23, *Qs* = 0.38), а также зал. Лехмолахти и устья р. Волхов (*J* = 0.24, *Qs* = 0.39). Таким образом, наиболее сходными были НМ рдеста из чистых местообитаний, наименее сходными из биотопов с наименьшей и наибольшей антропогенной нагрузкой. Однако, достаточно несхожими могут быть НМ рдеста и в разных чистых биотопах. Например, НМ *P. perfoliatus* из зал. Лехмолахти сильно отличался от такового из местообитаний у пос. Вороново, Свирская губа и о. Мантинсаари (табл. 5), если учитывать все НОС, входящие в НМ.

Результаты оценки сходства по количественным данным для всех соединений, групп соединений и мажорных компонентов представлены в табл. 6. По количественным данным для групп соединений наиболее сходными были местообитания у пос. Вороново и о. Мантинсаари (0.96) как

Таблица 6. Сходство мест обитаний (индекс Мориситы–Хорна) по количественным данным НМ *P. perfoliatus*

Cmh _{MC} /Cmh _{TC}	В	И	Л	Вор	Ман	Сви
В	–	0.82 0.47	0.48 0.22	0.77 0.39	0.67 0.23	0.92 0.69
И	0.47	–	0.57 0.15	0.78 0.30	0.74 0.19	0.91 0.43
Л	0.23	0.15	–	0.84 0.36	0.86 0.37	0.71 0.20
Вор	0.39	0.31	0.36	–	0.96 0.76	0.88 0.47
Ман	0.24	0.19	0.37	0.77	–	0.81 0.43
Сви	0.69	0.44	0.21	0.48	0.46	–

Примечание. Cmh_{TC} – группы соединений (над чертой); Cmh_{BC} – все соединения (под чертой); Cmh_{MC} – мажорные соединения.

и в первом сравнении (по *J* и *Qs*), относящиеся к чистым районам. Несколько меньшее сходство проявилось для Свирской губы и устья р. Волхов (0.92) – местообитаний в южной части Ладожского озера. Наименее сходны были местообитания в зал. Лехмолахти и устья р. Волхов (0.48), т. е. биотопы с различным уровнем антропогенного воздействия и различным географическим положением (северо-западная и южная части озера) (табл. 6).

Наибольшее сходство по количественным данным для всех соединений выявлено между биотопами у пос. Вороново и о. Мантинсаари (0.76) и у устья р. Волхов и Свирской губой (0.69), что в первом случае объясняется сходством по принципу “чистые участки”, во втором – приуроченностью биотопов к южной части в зонах антропогенного воздействия. Низкие индексы сходства отмечены между биотопами с большим различием в степени антропогенной нагрузки: у заливов Лехмолахти и Импилахти (0.15), о. Мантинсаари и зал. Импилахти (0.19), зал. Лехмолахти и Свирской губой (0.2), зал. Лехмолахти и у устья р. Волхов (0.22) (табл. 6).

При сравнении биотопов по мажорным компонентам НМ также наиболее сходными оказались биотопы у пос. Вороново и о. Мантинсаари (0.77), наиболее различными – заливы Лехмолахти и Импилахти (0.15) (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что карбоновые кислоты играют значительную роль в водных экосистемах прежде всего, как активные аллелохимики, подавляя развитие планктонных водорослей и цианобактерий (Hegazy et al., 2001; Nakai et al., 2005; Hu, Hong,

2008; Zuo et al., 2016; Sun et al., 2016; Курашов и др., 2019; Крылова и др., 2020; Kurashov et al., 2021; Zhu et al., 2021).

Следует отметить, что только одну кислоту (гексадекановую) обнаружили во всех шести образцах растений. Возможно, это связано с тем, что ее синтез базовый и не прекращается в качестве защитной функции в любых экологических условиях, даже в случае высокой концентрации цианобактерий и их конкурентного преимущества. Причем, в четырех случаях из шести гексадекановая кислота занимала первое место по содержанию среди жирных кислот и в одном случае делила первое место с тетрадекановой кислотой (табл. 4). Если учитывать только насыщенные жирные кислоты, то данная кислота занимала первое место по содержанию. Гексадекановая кислота является наиболее обильной карбоновой кислотой не только у *P. perfoliatus*, но и у других макрофитов. Так, при исследовании содержания жирных кислот у 12 пресноводных макрофитов (*Azolla microphylla* Kaulfus, *A. pinnata* R.Br., *Enhydra fluctuans* Lour., *Hydrilla verticillate* (L. f.) Royle, *Ipomoea aquatica* Forssk., *Lemna minor* L., *Marsilea quadrifolia* L., *Pistia stratiotes* L., *Salvinia molesta* D.Mitch., *S. natans* (L.) All., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. и *Wolffia globosa* (Roxb.) Hartog & Plas) было выявлено, что гексадекановая кислота наиболее обильна среди насыщенных жирных кислот у всех исследованных растений (Kumar et al., 2022). Похожий результат был получен и для шести видов рясковых (*Spirodela polyrhiza*, *Landoltia punctata* (G.Mey.) Les & D.J.Crawford, *Lemna minor*, *L. gibba* L., *Wolffiella hyalina* (Delile) Monod, *Wolffia microscopica* (Griff.) Kurz) (Appenroth et al., 2017). У макрофитов *Myriophyllum spicatum* L., *Ceratophyllum demersum* L. и *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms из водоемов бассейна р. Нил на гексадекановую кислоту приходилось 20–42% суммарного содержания жирных кислот (Naroon, 2020). В нашем случае гексадекановая кислота достигала 28.0–75.6% суммарного содержания жирных кислот.

В условиях интенсивного развития цианобактерий синтез свободных жирных кислот у макрофитов подавляется, однако при значительном развитии макрофитов, наоборот, жирные кислоты преобладают в составе НМ макрофитов и выступают в качестве аллелохимиков, подавляя развитие цианобактерий. В частности, это было продемонстрировано на примере роголистника темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum*), произрастающего в пойменном озере с изменяющимся в разные годы трофическим состоянием и чередующимся доминированием в водоеме либо цианобактерий, либо погруженных макрофитов (Kurashov et al., 2018).

Данные, полученные для *Potamogeton perfoliatus* в настоящем исследовании, подтвердили эту закономерность. Так, наименьшим числом и содержанием жирных кислот характеризовались образцы

рдеста из биотопов с наибольшей антропогенной нагрузкой и высоким развитием цианобактерий (в устье р. Волхов и на выходе из зал. Импилахти). Для этих же местообитаний выявлено наименьшее число (или полное отсутствие) и содержание ненасыщенных жирных кислот (табл. 4). Для другого местообитания в Волховской губе (у пос. Вороново), где зарегистрирована высокая концентрация цианобактерий, тоже было отмечено полное отсутствие ненасыщенных жирных кислот. Таким образом, высокое содержание жирных кислот в составе НМ *P. perfoliatus*, а также число и содержание ненасыщенных жирных кислот, могут служить признаком, что водное местообитание подвержено невысокой антропогенной нагрузке или таковая отсутствует.

Примечательно нахождение в значительном количестве (табл. 4) у рдеста из чистого зал. Лехмолахти α -линоленовой кислоты, относящейся к группе особо ценных полиненасыщенных жирных кислот, на нее приходилось 51.8% суммарного содержания жирных кислот. Следует отметить, что в макрофитах, изученных в работах (Kumar et al., 2022; Haroon, 2020), данная кислота либо отсутствовала (в большинстве случаев), либо находилась в незначительном количестве (0.36–2.48% суммарного содержания жирных кислот). У представителей рясковых α -линоленовую кислоту обнаруживали всегда, ее содержание было довольно значительным (11–25% суммарного содержания жирных кислот) (Appenroth et al., 2017). Выявленный факт возможности синтеза рдестом α -линоленовой кислоты (а также других ненасыщенных жирных кислот) в определенных (не подверженных антропогенному воздействию) условиях указывает на возможность использовать это растение как природный возобновляемый ресурс для их получения с целью разнопланового хозяйственного использования (фармакология, пищевая промышленность и т.д.). В чистых местообитаниях в Ладожском озере (о. Мантинсари, зал. Лехмолахти,) содержание ненасыщенных жирных кислот в НМ рдеста достигало 9.51 и 27.87 мкг/г сухой массы соответственно (табл. 4), в остальных биотопах с различной степенью антропогенного воздействия содержание ненасыщенных карбоновых кислот изменялось в пределах 0–0.24 мкг/г сухой массы.

В работе (Hassan et al., 2016) было показано, что в водных макрофитах (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Potamogeton pectinatus* L., *P. perfoliatus* и *Ceratophyllum demersum* повышенное содержание ароматических углеводородов может быть индикатором антропогенного воздействия на водную экосистему. Факт наличия в образце *Potamogeton perfoliatus* из биотопа у зал. Импилахти самого большого относительного количества ароматических углеводородов (табл. 3) и самого большого значения относительного количества фенолов

(рис. 3б) может быть использован как индикатор высокого антропогенного воздействия на акваторию, приводящего, в том числе, к высокому развитию цианобактерий. В районе зал. Импилахти была зарегистрирована самая высокая из всех исследуемых биотопов концентрация цианобактерий (табл. 1). На рис. 3б четко прослеживается тенденция по увеличению доли фенолов с увеличением концентрации цианобактерий в местообитании, что, по-видимому, можно интерпретировать как увеличение доли фенолов с тенденцией роста антропогенного пресса, маркируемого развитием цианобактерий. Исключение из этой тенденции – местообитание в Свирской губе, где численность цианобактерий была невысока. Возможно, повышению доли фенолов в составе НМ рдеста способствовали какие-то другие факторы водной среды. Фенолы являются наиболее широко распространенным классом вторичных метаболитов растений, и высшие растения способны продуцировать несколько тысяч различных фенольных соединений. Показано, что у макрофитов ветландов (*Phragmites australis*, *Phalaris arundinacea* L., *Typha latifolia* L., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Scirpus sylvaticus* L., *Carex nigra* (L.) Reichard и *Juncus effuses* L.) содержание фенолов в значительной степени варибельно и сильно зависит от конкретных условий местообитания (Dvořáková Březinová, Vymazal, 2018). В то же время, выявлено, что водные макрофиты способны активно синтезировать и выделять в окружающую их воду фенольные соединения-аллелохемики, которые оказывали аддитивное и синергетическое ингибирующее действие на рост цианобактерий (*Microcystis aeruginosa* Kütz.) (Gao et al., 2011).

Следует отметить, что увеличение доли фенолов в составе НМ у макрофитов в ответ на повышенное развитие цианобактерий может быть общей тенденцией. Так, у *Ceratophyllum demersum* в пойменном озере с изменяющимся трофическим состоянием было выявлено увеличение доли фенолов в 3 раза в НМ при “цианобактериальном” гиперэвтрофном состоянии водоема по сравнению с “макрофитным” мезотрофным состоянием (Kurashov et al., 2018).

Полученные данные по компонентному составу НМ *P. perfoliatus* в Ладожском озере, а также результаты оценки сходства изученных биотопов по показателям компонентного состава НМ рдеста позволяют выявить локации в литорали Ладожского озера, находящиеся под значительным антропогенным прессом (эвтрофирование и загрязнение). Это прежде всего местообитания в районе зал. Импилахти и устья р. Волхов. Факт неблагоприятного состояния этих участков литорали Ладожского озера подтверждается токсикологическими, гидрохимическими показателями и показателями развития фитопланктона, полученными в 2019 г. (Крылова и др., 2022). Известно, что зал. Импилахти эвтрофируется и загрязняется в связи с

хозяйственной деятельностью на прилегающей территории из-за поступления в него промышленных сточных вод, стоков с сельскохозяйственных угодий, жилых и рекреационных зон (Крылова и др., 2022). В 2014 г., когда собирали материал по макрофитам в литоральной зоне Ладожского озера, трофический уровень вод на участках литорали на выходе из зал. Импилахти соответствовал гиперэвтрофному по показателям бактериопланктона (Митрукова и др., 2020). Там отмечали максимальные по сравнению с другими биотопами литоральной зоны озера процент палочковидных клеток и общую численность бактерий (Митрукова и др., 2020). Косвенно на повышенное загрязнение органическим веществом указывают и общие лимнологические параметры – дефицит кислорода (концентрация 2 мг/л), процент насыщения кислородом (25.4%), низкий для Ладожского озера окислительно-восстановительный потенциал и высокая по сравнению с другими рассматриваемыми в нашей работе биотопами концентрация аммонийного азота (0.27 мг/л) (табл. 1).

Волховская губа всегда выделялась и выделяется поступлением в нее значительного количества взвеси и биогенных элементов с водными массами рек Волхов и Сяси (Литоральная..., 2011). Кроме того, в устьевой участок р. Сясь попадают стоки Сясьского целлюлозно-бумажного комбината, которые в летний период при определенных метеоусловиях под влиянием ветровых течений способны распространяться вдоль берега Волховской губы к р. Волхов. Свою роль в ухудшении экологического состояния прибрежной зоны Волховской губы вблизи устьев рек могут играть и различные загрязнители, задерживающиеся в донных отложениях, но до настоящего времени неопределяемые. Перечисленные факты указывают на многофакторность антропогенной нагрузки. При этом трансформация экосистемы под антропогенным прессом отражается на содержании НОС в метаболическом профиле рдеста пронзеннолистного, что может быть индикатором такой трансформации.

Таким образом, максимальное сходство образцов *P. perfoliatus* по всем примененным индексам сходства наблюдали между чистыми местообитаниями, а наибольшие различия – между чистыми биотопами и биотопами в зонах антропогенного воздействия. Это доказывает, что компонентный состав НОС НМ рдеста пронзеннолистного имеет характерные специфические черты на участках литорали озера с различным уровнем антропогенной нагрузки, и особенности низкомолекулярных метаболических профилей *P. perfoliatus* дают возможность детектировать подобные участки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты показали, что общее число НОС в составе НМ *P. perfoliatus* находится

в прямой зависимости от антропогенной нагрузки, которая хорошо маркируется развитием цианобактерий. Чем больше интенсивность загрязнения или эвтрофирования вод, или чем выше численность цианобактерий, тем меньше общее число НОС. Большой процент относительного количества ароматических углеводородов, в частности фенолов, а также альдегидов и суммарное содержание альдегидов и кетонов в составе НМ указывает на неблагоприятные условия среды обитания гидробионтов. Эта особенность может служить индикатором антропогенной нарушенности водных местообитаний.

Чем сильнее загрязнение/эвтрофирование в биотопе, тем меньше в НМ *P. perfoliatus* концентрация и число карбоновых кислот. Самое большое число карбоновых кислот, их доля в суммарной концентрации НОС, общее содержание в НМ, в также число и содержание ненасыщенных жирных кислот обнаруживается в местах, не подверженных выраженному антропогенному прессу. Выявленные особенности изменения компонентного состава НМ водных макрофитов, в частности, *P. perfoliatus*, открывают возможность использовать его в качестве интегрального индикатора антропогенного воздействия на литоральные биотопы водных объектов и ухудшения их экологического состояния, поскольку стандартные быстроменяющиеся гидрохимические показатели не всегда могут отражать общую картину, связанную с антропогенной нагрузкой.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (Приложение, табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru> Для авторизованных пользователей таблица доступна по адресу <https://doi.org>

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института озероведения РАН, обособленного подразделения СПб ФИЦ РАН по теме 0154-2019-0002. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андронникова И.Н., Распопов И.М., Курашов Е.А. 2011. Зоны экологического риска в прибрежных районах Ладожского озера, выявленные на основе гидробиологических и гидрохимических показателей // Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История. С. 366.
- Вейсберг Е.И., Исакова Н.А. 2022. Реакция макрофитов на периодические изменения уровня воды в оз. Большое Миассово (Южный Урал, Россия) // Биология внутр. вод. № 3. С. 318.

- <https://doi.org/10.31857/S0320965222020176>
- Гуревич Ф.А. 1978. Роль фитонцидов во внутренних водоемах // Водн. ресурсы. № 2. С. 133.
- Гусева К.А. 1959. К методике учета фитопланктона // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. № 5. С. 44.
- Крылова Ю.В., Курашов Е.А., Пономаренко А.М. и др. 2022. Оценка экологического состояния литоральной зоны Ладожского озера по результатам исследований 2019 года // Тр. Карельск. науч. центра Российской академии наук. № 2. С. 1. <https://doi.org/10.17076/lim1474>
- Крылова Ю.В., Курашов Е.А., Русанов А.Г. 2020. Сравнительный анализ компонентного состава низкомолекулярного метаболома горца земноводного (*Persicaria amphibia* (L.) Delarbre)) из разнотипных местообитаний в Ладожском озере // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 95. <https://doi.org/10.17076/lim1141>
- Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Батаева Ю.В. и др. 2019. Альгицид для подавления развития цианобактерий и зеленых водорослей на основе метаболитов – аллелохимиков водных растений // Патент на изобретение RU 2709308 C1, 17.12.2019. – Заявка № 2019104959 от 21.02.2019 (https://patents.s3.yandex.net/RU2709308C1_20191217.pdf; Дата обращения 28.02.2023).
- Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Егорова А.А. и др. 2018а. Перспективы использования низкомолекулярного метаболома водных макрофитов для индикации экологического состояния водных экосистем // Вода: химия и экология. № 1–3. С. 68.
- Курашов Е.А., Митрукова Г.Г., Крылова Ю.В. 2018б. Межгодовая изменчивость состава низкомолекулярных метаболитов *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) в пойменном озере с изменяющимся трофическим состоянием // Сиб. экол. журн. № 2. С. 207. <https://doi.org/10.15372/SEJ20180206>
- Литоральная зона Ладожского озера. 2011. СПб.: Нестор-История.
- Митрукова Г.Г., Капустина Л.Л., Курашов Е.А. 2020. Экологическая оценка качества вод литоральной зоны Ладожского озера по результатам микробиологических исследований // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 9. С. 88. <https://doi.org/10.17076/lim1277>
- Распопов И.М. 1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука.
- Садчиков А.П. 2003. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство. М.: Университет и школа.
- Судницына Д.Н. 2005. Экология водорослей Псковской области. Уч. пособие. Псков: ПГПУ.
- Ткачев А.В. 2008. Исследование летучих веществ растений. Новосибирск: Издательско-полиграфическое предприятие “Офсет”.
- Allelopathy. Current trends and future applications. 2013. Berlin: Springer.
- Appenroth K.-J., Sree K.S., Böhm V. et al. 2017. Nutritional value of duckweeds (Lemnaceae) as human food // Food Chem. V. 217. P. 266. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.08.116>
- Asif A., Baig M.A., Siddiqui M.B. 2021. Role of jasmonates and salicylates in plant allelopathy // jasmonates and salicylates signaling in plants. Signaling and communication in plants. Cham: Springer. P. 115. https://doi.org/10.1007/978-3-030-75805-9_6
- Aslam F., Khaliq A., Matloob A. et al. 2017. Allelopathy in agro-ecosystems: a critical review of wheat allelopathy-concepts and implications // Chemoecol. V. 27. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s00049-016-0225-x>
- Caputo L., Amato G., de Bartolomeis P. et al. 2022. Impact of drying methods on the yield and chemistry of *Origanum vulgare* L. essential oil // Sci. Reports. V. 12. P. 3845. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07841-w>
- Czekanowski J. 1922. Coefficient of racial likeness and durchschnittliche Differenz // Anthropol. Anz. V. 9. P. 227.
- Dvořáková Březinová T., Vymazal J. 2018. Phenolic compounds in wetland macrophytes // Scientia Agriculturae Bohemica. V. 49(1). P. 1. <https://doi.org/10.2478/sab-2018-0001>
- Fink P. 2007. Ecological functions of volatile organic compounds in aquatic systems // Mar. Freshwater Behav. Physiol. V. 40. P. 155.
- Gao Y.-N., Liu B.-Y., Xu D. et al. 2011. Phenolic compounds exuded from two submerged freshwater macrophytes and their allelopathic effects on microcystis aeruginosa // Pol. J. Environ. Stud. V. 20(5). P. 1153.
- Gopal B., Goel U. 1993. Competition and allelopathy in aquatic plant communities // The Bot. Review. V. 59. № 3. P. 155.
- Haroon A.M. 2020. Proximate and total fatty acid composition of some aquatic macrophytes in the Nile River Rayahs, Egypt // Pakistan J. Biol. Sci. V. 23. P. 295. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2020.295.305>
- Hassan F.M., Salman J.M., Dou Abul A.A. et al. 2016. Polycyclic aromatic hydrocarbon (PAHs) concentrations in some aquatic macrophytes in Hilla River, Iraq // J. Environ. Protection. V. 7(2). P. 198. <https://doi.org/10.4236/jep.2016.72018>
- Hassanpouraghdam M.B., Hassani A., Vojodi L. et al. 2010. Drying method affects essential oil content and composition of Basil (*Ocimum basilicum* L.) // J. Essential Oil Bearing Plants. V. 13(6). P. 759.
- Hegazy A.K., Amer W.M., Khedr A.A. 2001. Allelopathic effect of *Nymphaea lotus* L. on growth and yield of cultivated rice around Lake Manzala (Nile Delta) // Hydrobiologia. V. 464. P. 133. <https://doi.org/10.1023/A:1013943318230>
- Hu H., Hong Y. 2008. Algal-bloom control by allelopathy of aquatic macrophytes – a review // Frontiers Environ. Sci. Engineering in China. V. 2(4). P. 421.
- Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // Bull. Soc. Vaudoise Sci. Natur. V. 37. Bd 140. P. 241.
- Kumar G., Sharma J., Goswami R.K. et al. 2022. Freshwater Macrophytes: a potential source of minerals and fatty acids for fish, poultry, and livestock // Front. Nutr. Apr. V. 11. e9:869425. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.869425>
- Kurashov E.A., Mitrakova G.G., Krylova Yu.V. 2018. Inter-annual variability of low-molecular metabolite composition in *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae)

- from a floodplain lake with a changeable trophic status // *Contemp. Problems Ecol.* V. 11(2). P. 179. <https://doi.org/10.1134/S1995425518020063>
- 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>
- Kurashov E.A., Krylova J.V., Mitrukova G.G., Chernova A.M. 2014. Low-molecular-weight metabolites of aquatic macrophytes growing on the territory of Russia and their role in hydroecosystems // *Contemp. Problems Ecol.* V. 7(4). P. 433. <https://doi.org/10.1134/S1995425514040064>
- Morisita M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities // *Memoires of the Faculty of Science. Kyushu University. Ser. E (Biol.)*. № 3. P. 65.
- Mushtaq W., Siddiqui M.B., Hakeem K.R. 2020. Allelopathy. Potential for green agriculture. Springer Briefs in Agriculture. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-40807-7>
- Nakai S., Yamada S., Hosomi M. 2005. Anti-cyanobacterial fatty acids released from *Myriophyllum spicatum* // *Hydrobiologia*. V. 543. P. 71.
- Śliwińska-Wilczewska S., Wiśniewska K.A., Budzałek G., Konarzewska Z. 2021. Phenomenon of Allelopathy in Cyanobacteria // *Ecophysiology and Biochemistry of Cyanobacteria*. Singapore: Springer. P. 225. https://www.doi.org/10.1007/978-981-16-4873-1_11
- Sorensen T.A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons // *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter*. V. 5. P. 1.
- Sun X., Jin H., Zhang L. et al. 2016. Screening and isolation of the algicidal compounds from marine green alga *Ulva intestinalis* // *Chin. J. Ocean. Limnol.* V. 34. P. 781. <https://doi.org/10.1007/s00343-016-4383-z>
- Zhu X., Dao G., Tao Y. et al. 2021. A review on control of harmful algal blooms by plant-derived allelochemicals // *J. Hazardous Mat.* V. 401. P. 123403. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123403>
- Zuo S., Zhou S., Ye L. et al. 2016. Antialgal effects of five individual allelochemicals and their mixtures in low level pollution conditions // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 23. P. 15703. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-6770-6>

Composition of the Low Molecular Weight Metabolome of *Potamogeton perfoliatus* (Potamogetonaceae) as an Indicator of the Transformation of the Ecological State of the Littoral Zone

J. V. Krylova¹, E. A. Kurashov^{1,*}, E. V. Protopopova²,
V. V. Khodonovich^{2,3}, E. Ya. Yavid², G. I. Kuchareva²

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

² St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

³ Saint-Petersburg Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution “All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography” (“GosNIORCH” by L.S. Berg), Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

The composition and nature of changes in the low-molecular-weight metabolome (NM) of *Potamogeton perfoliatus* L., growing in 6 biotopes of Lake Ladoga with different types of the anthropogenic load has been analyzed. According to the research results, it was found that the total number of low molecular weight organic compounds (LMWOCs) in the *P. perfoliatus* NM composition is directly dependent on anthropogenic load, which is well marked by the development of cyanobacteria. The greater the intensity of pollution or eutrophication of waters, or the higher the number of cyanobacteria, the lower the total number of LMWOCs and their concentration. A strongly pronounced dependence of the total concentrations of groups of NM compounds on the anthropogenic disturbance of the biotope and the concentration of cyanobacteria was revealed. A decrease in the number, relative amount, total concentration of carboxylic acids, number and content of unsaturated fatty acids, and, at the same time, an increase in the composition and content of phenols and the total content of aldehydes and ketones depends on an increase in anthropogenic pressure. The specific composition of NM of pierced pondweed depends on its response to biotic and abiotic factors of the aquatic environment, including anthropogenic ones. The revealed features of the change in the composition of *P. perfoliatus* NM make it possible to use it as an integral indicator of the anthropogenic impact on the littoral biotopes of water bodies and the deterioration of their ecological state.

Keywords: low molecular weight metabolome, component composition, gas chromatography-mass spectrometry, Lake Ladoga, littoral zone, anthropogenic impact, fatty acids, aldehydes, ketones, cyanobacteria, indication of ecological status

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 582.276.07(262.5)

СТРАТЕГИИ АККЛИМАЦИИ ЧЕРНОМОРСКОЙ
ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ *Ditylum brightwellii*
К ВЫСОКОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА

© 2024 г. Л. В. Стельмах^{а, *}, О. С. Алатарцева^а

^аФедеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

*e-mail: lustelm@mail.ru

Поступила в редакцию 12.07.2023 г.

После доработки 29.09.2023 г.

Принята к публикации 11.10.2023 г.

В клетках культуры крупной диатомовой водоросли *Ditylum brightwellii* (T. West) Grunow, акклимированной к слабому свету (17 мкмоль фотонов/(м² × с)), многочисленные хлоропласты были равномерно распределены по всей цитоплазме. Через 10 мин нахождения водорослей при экстремально высокой освещенности (1100 мкмоль фотонов/(м² × с)) наблюдали постепенное формирование их агрегатов в центре клетки, которое продолжалось до конца 2-часового периода экспозиции. В процессе кратковременной фотоакклимации к интенсивностям света 510–935 мкмоль фотонов/(м² × с) агрегирование хлоропластов отмечено в течение 20–60 мин, далее выявлено их обратное движение и равномерное распределение в цитоплазме через 120 мин. В условиях более длительного пребывания культуры при интенсивности света 1100 мкмоль фотонов/(м² × с) водоросли сохраняли свою жизнеспособность только в течение 6 ч. Долговременная фотоакклимация данного вида, завершившаяся к концу 2-х суток, выявлена при ослаблении света в ~2 раза. Она выражалась в увеличении объема клеток и отношения С/Хл а, усилении агрегирования хлоропластов в центре клетки и снижении целого ряда флуоресцентных параметров, отражающих эффективность работы фотосистемы II и жизнеспособность культуры.

Ключевые слова: Черное море, фитопланктон, диатомовая водоросль *Ditylum brightwellii*, свет, кратковременная и долговременная фотоакклимация”

DOI: 10.31857/S0320965224040057, EDN: YJWDLC

ВВЕДЕНИЕ

Диатомовые водоросли – один из основных компонентов фитопланктонного сообщества водоемов. На их долю приходится ~40% первичной продукции Мирового океана, также они играют важную роль в биогеохимическом круговороте веществ, прежде всего, соединений углерода и кремния (Mann, 1999; Smetacek, 1999; Treguer, Rocha, 2013).

В планктоне Черного моря диатомовые водоросли вместе с динофитовыми создают, как

Сокращения: ФАР – фотосинтетически активная радиация, Хл а – хлорофилл а, С/Хл а – отношение между органическим углеродом клетки и хлорофиллом а, ETR_s – максимальная относительная скорость электронного транспорта, F/F_m – максимальная эффективность работы фотосистемы II, F_v/F_m – эффективности работы фотосистемы II при различных интенсивностях света (I), OD₇₅₀ – оптическая плотность на длине волны 750 нм, φE_o – эффективность электронного транспорта, PI_{ABS} – индекс производительности, RC/ABS – доля активных реакционных центров, α – коэффициент максимальной утилизации световой энергии.

правило, основную биомассу фитопланктона (Moncheva et al., 2001; Mikaelyan et al., 2018; Silkin et al., 2021; Stelmakh et al., 2023). Размеры клеток этой таксономической группы водорослей изменяются в широком диапазоне. Например, в черноморских водах обитает массовый мелкий вид диатомовых *Cyclotella caspia* Grunow, у которого средний объем клеток ~60 мкм³ (Stelmakh et al., 2023). Среди крупных видов с клеточным объемом >10⁴ мкм³ следует отметить *Coscinodiscus granii* Gough, *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) Sundström, *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, *Hemiaulus hauckii* Grunow ex Van Heurck и *Ditylum brightwellii* (T. West) Grunow (Стельмах, Мансурова, 2017; Silkin et al., 2021). Мелкие водоросли наиболее интенсивно развиваются в Черном море в конце зимнего периода и весной (Финенко, Крупаткина, 1993; Mikaelyan et al., 2018; Silkin et al., 2021). Некоторые крупные диатомовые водоросли, как *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*, в настоящее время играют существенную роль в

формировании максимумов биомассы фитопланктона в прибрежных и открытых водах Черного моря в летний и осенний периоды (Стельмах и др., 2009; Silkin et al., 2021; Yunev et al., 2021; Stelmakh et al., 2023). Эти виды водорослей обладают целым комплексом адаптационных механизмов, позволяющих им доминировать в фитопланктоне. Они могут противостоять не только выеданию зоопланктоном, но и дефициту биогенных веществ, а также крайне высоким уровням солнечной радиации, имеющим место в верхнем перемешанном слое летом, в конце весны и в начале осени в период выраженной температурной стратификации вод (Стельмах и др., 2009; Silkin et al., 2021; Стельмах, 2022). В контексте акклимации водорослей к сильному свету следует отметить выявленный у *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata* особый механизм кратковременной фотоакклимации (Silkin et al., 2021). Он позволяет водорослям в течение 20–30 мин сгруппировать в цитоплазме многочисленные хлоропласты в виде агрегатов, что помогает защитить клетки от фотоповреждения с минимальными энергетическими затратами. Однако неясно, распространяется ли этот механизм кратковременной фотоакклимации на другие крупные виды диатомовых водорослей, и способны ли их клетки к долговременной фотоакклимации в этих экстремальных световых условиях или они будут погибать. Для ответа на эти вопросы необходимы исследования на других крупных видах диатомовых водорослей, представленных в планктоне Черного моря в теплое время года.

Цель данной работы – исследовать стратегии акклимации черноморской диатомовой водоросли *Ditylum brightwellii* к экстремально высоким интенсивностям света.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследовали альгологически чистую культуру диатомовой водоросли *Ditylum brightwellii*, выделенную нами из планктона прибрежных вод Черного моря в конце апреля 2023 г. Культуру содержали на питательной среде f/2 (Guillard, Rither, 1962) в чашках Петри при температуре 17–18°C и естественном рассеянном освещении. Исходный объем клеток составлял в среднем 14600 (± 750) мкм³.

Экспоненциально растущую культуру адаптировали к низкой интенсивности света (17 мкмоль фотонов/(м² × с)) в течение 5 сут. Затем ее переносили в склянки объемом 25 мл и колбы объемом 250 мл, разбавляли свежей питательной средой и экспонировали при различных интенсивностях непрерывного света. Его значения, превышающие 500 мкмоль фотонов/(м² × с), были отнесены нами к экстремально высоким. Небольшие склянки экспонировали при 510, 765, 935 и 1100

мкмоль фотонов/(м² × с), колбы – при 510 и 1100 мкмоль фотонов/(м² × с). Световые условия создавали с помощью светодиодов холодного белого света (6500 К). Интенсивность света в диапазоне ФАР измеряли с помощью автоматического регистрирующего устройства LI-1500 (LI-COR), оснащенного квантовым датчиком LI-190R (США).

Для исследования процессов кратковременной фотоакклимации из склянок с культурой объемом 25 мл каждые 10 мин в течение 1–2 ч отбирали клетки водорослей в капле объемом 0.1 мл, которую помещали на предметное стекло и фотографировали с помощью фотокамеры APC ТЕК, установленной на световом микроскопе Olympus CX 33 (Япония). Общее увеличение системы микроскопа было $\times 400$. Линейные размеры клеток и размеры внутриклеточных агрегатов хлоропластов определяли с помощью компьютерной программы к используемой фотокамере. Объем клеток, полную площадь их поверхности и удельную поверхность, а также общий объем агрегированных хлоропластов вычисляли по методике (Брянцева и др., 2005), основываясь на принципе геометрического подобия. Размер выборки был 40–50 клеток.

Долговременную (длительную) фотоакклимацию *D. brightwellii* изучали в культуре, помещенной в колбы объемом 250 мл в двух повторностях. В течение 1–2 сут из каждой колбы с интервалом 3–15 ч отбирали пробы для определения ряда параметров: оптической плотности суспензии водорослей на длине волны 750 нм (OD_{750}); концентрации Хл *a*; объема клеток водорослей и объем цитоплазмы, в которой сосредоточены хлоропласты; максимальной эффективности фотосистемы II (F_v/F_m); относительной скорости электронного транспорта по цепи переносчиков электронного заряда (ETR) и быстрых индукционных кривых флуоресценции (OJIP-кривые).

Для определения концентрации Хл *a* и продукта его разрушения феофитина *a* использовали аликвоты объемом 20 мл в трех повторностях, профильтрованные через мембранные фильтры GF/C (Whatman), которые помещали в 90%-ный водный раствор ацетона. Пигменты экстрагировали в течение 12 ч при температуре 8°C, затем определяли их концентрацию флуориметрическим методом с применением лабораторного флуориметра Trilogy Turner Designs (США). Для калибровки флуориметра использовали чистый Хл *a* фирмы Sigma, расчеты проводили по формулам, представленным в международных протоколах (Protocols for JGOFS, 1994). Относительная ошибка определений не превышала 10%.

Содержание углерода в клетках *D. brightwellii* определяли на основе результатов измерений оптической плотности суспензии водорослей на длине волны 750 нм (OD_{750}) с помощью фотоэлектрического фотометра КФК-3 с последую-

щим пересчетом ее значений в единицы органического углерода (мг/л). В основе расчетов лежит калибровочный график (рис. 1), связывающий OD_{750} в единицах оптической плотности с концентрацией органического углерода, измеренной прямым методом (Kvíderová, Lukavský, 2003). С этой целью использовали метод мокрого сжигания проб в хромовой смеси (Бергер и др., 2016). Относительная ошибка определений была $\leq 5\%$.

Удельную скорость роста культуры оценивали по приросту органического углерода в пробах по уравнению:

$$\mu = \ln N_t - \ln N_0, \quad (1)$$

где μ – удельная скорость роста водорослей, сут⁻¹, N_0 и N_t – исходная концентрация органического углерода и ее значение через 1 сут, мг/л.

Максимальную эффективность работы фотосистемы II или максимальный квантовый выход (F_v/F_m), а также эффективный квантовый выход (F_v'/F_m') при семи различных интенсивностях света в диапазоне 10–1000 мкмоль фотонов/(м² × с) измеряли на ПАМ флуориметре Aqua Pen-C AP 110 (Photon System Instruments, Чешская Республика) в соответствии с протоколом LC3 для этого прибора. Относительная погрешность определений показателей не превышала 5%. Скорость нециклического электронного транспорта (ETR), выраженную в относительных единицах, рассчитывали на основе произведения F_v'/F_m' , соответствующей интенсивности света и постоянного

коэффициента 0.5 (Маторин и др., 2022). Зависимость ETR от интенсивности света (I) описывали с помощью экспоненциального уравнения:

$$ETR = ETR_s \cdot I/I_{opt} \times \exp(1 - I/I_{opt}), \quad (2)$$

где ETR_s – максимальная скорость электронного транспорта (в отн. ед.), I_{opt} – интенсивность света (мкмоль фотонов/(м² × с)), при которой получена величина ETR_s . Коэффициент максимальной утилизации световой энергии (угол наклона световой кривой – α) был рассчитан как частное от деления ETR_s на I_{opt} . Быстрые индукционные кривые флуоресценции (OJIP-кривые) получены при возбуждении светом с длиной волны 455 нм и интенсивностью 2100 мкмоль фотонов/(м² × с). Интенсивность флуоресценции при 50 мкс (F_0), 100 мкс (F_1), 30 мс (F_1') и максимальный уровень флуоресценции (F_m) использовали для расчетов параметров флуоресценции из индукционных кривых. Так, для оценки эффективности электронного транспорта применяли величину ϕE_0 , долю активных реакционных центров оценивали по параметру RC/ABS, а индекс производительности PI_{ABS} позволял судить о жизнеспособности клеток водорослей. Формулы расчетов этих трех показателей представлены в работе (Маторин и др., 2022).

Обработку данных проводили в программе Excel 2007 для Windows. Вычисляли среднеарифметические значения исследуемых параметров и стандартное отклонение. Статистическую значимость различий средних значений определяли по t -критерию Стьюдента. Для построения графиков использовали программу Grafer v. 7.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Кратковременная фотоакклимация. В культуре *D. brightwellii*, акклимированной к низкой интенсивности света (17 мкмоль фотонов/(м² × с)), хлоропласты, общее количество которых было ~150 единиц на клетку, равномерно распределялись по всей цитоплазме (рис. 2а). Однако уже через 10 мин экспозиции культуры при интенсивности света 1100 мкмоль фотонов/(м² × с) наблюдали формирование их агрегатов в центре клеток у ядра (рис. 2б). В это время общий объем агрегированных хлоропластов в клетке достигал в среднем 62% ее объема, через 50 мин он снизился в среднем до 47% и в течение последующего периода почти не изменялся (рис. 3а).

При интенсивности света 935 мкмоль фотонов/(м² × с) начало агрегирования хлоропластов вследствие их перемещения к центру клетки отмечено также через 10 мин и достигло максимума через 40 мин (рис. 2в). К концу этого периода их суммарный объем в цитоплазме достиг в среднем 46% объема клетки (рис. 3а). Затем в результате обратного движения хлоропластов от центра

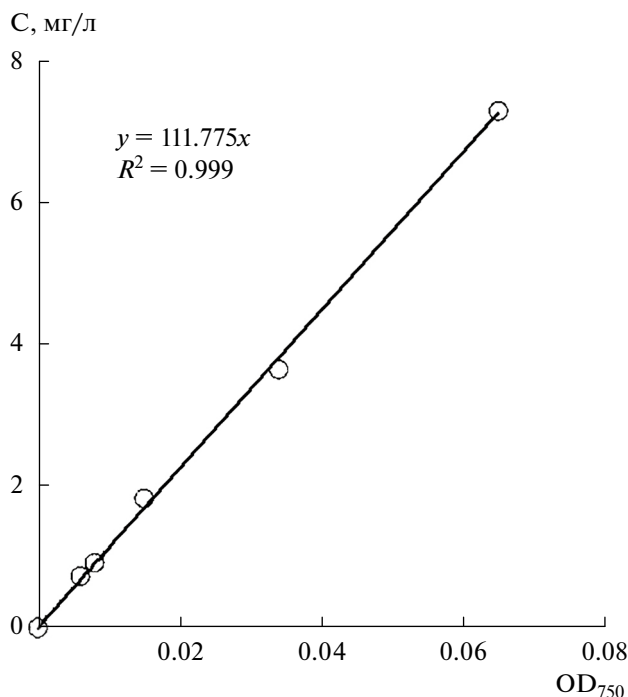


Рис. 1. Зависимость концентрации органического углерода (C) в культуре *Ditylum brightwellii* от оптической плотности суспензии ее клеток (OD_{750}) на длине волны 750 нм.

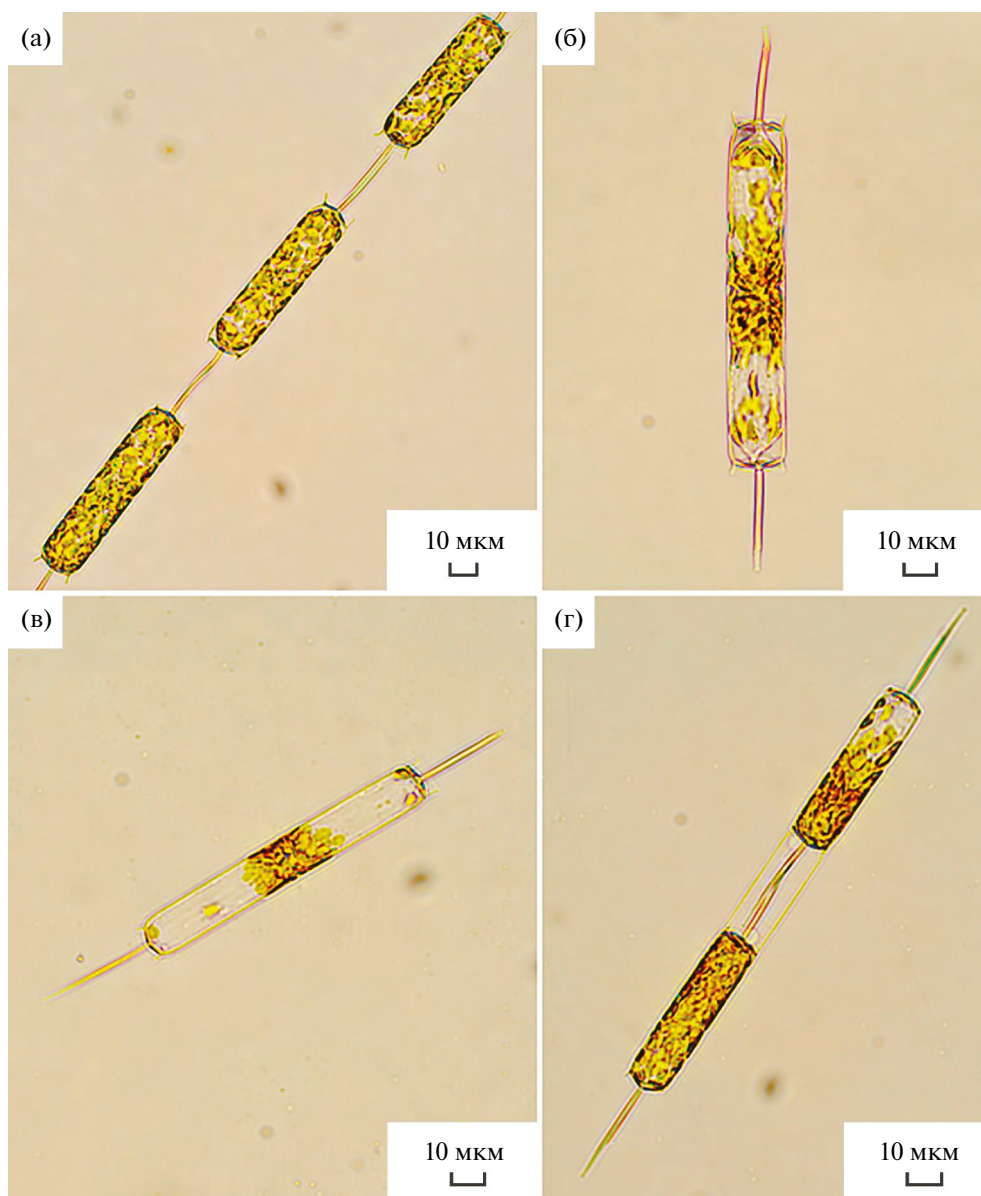


Рис. 2. Клетки *Ditylum brightwellii* в световом микроскопе: а – распределение хлоропластов в клетках культуры, акклимированной к низкой интенсивности света ($17 \text{ мкмоль фотонов/м}^2 \times \text{с}$), б – начало агрегирования хлоропластов при $1100 \text{ мкмоль фотонов/м}^2 \times \text{с}$ через 10 мин экспозиции, в – максимальное агрегирование хлоропластов при интенсивности света $935 \text{ мкмоль фотонов/м}^2 \times \text{с}$ через 40 мин экспозиции, г – обратное движение хлоропластов через 50 мин экспозиции при $935 \text{ мкмоль фотонов/м}^2 \times \text{с}$.

клетки к ее периферии отмечено их более равномерное распределение в цитоплазме (рис. 2г). В результате через 50 мин объем цитоплазмы, в котором были сконцентрированы хлоропласты, возрос в среднем до 68% клеточного объема, а через 1 ч достиг 72%.

Снижение интенсивности света до $765 \text{ мкмоль фотонов/м}^2 \times \text{с}$ вызвало ослабление процесса агрегирования хлоропластов. Через 10 мин экспозиции объем цитоплазмы, в котором были сосредоточены все хлоропласты, был равен в среднем

75%, а через 20 мин – 72%. Затем в результате обратного движения хлоропластов этот показатель возрастал и через 60 мин достиг 100% (рис. 3б).

При интенсивности света $510 \text{ мкмоль фотонов/м}^2 \times \text{с}$ было зарегистрировано наиболее слабое движение хлоропластов к клеточному ядру. Через 10 мин экспозиции общий объем агрегированных хлоропластов был достоверно ниже исходного уровня ($p = 0.015$), составив в среднем 97%. Через 1 ч экспозиции отмечена самая высокая плотность хлоропластов в агрегатах, объем

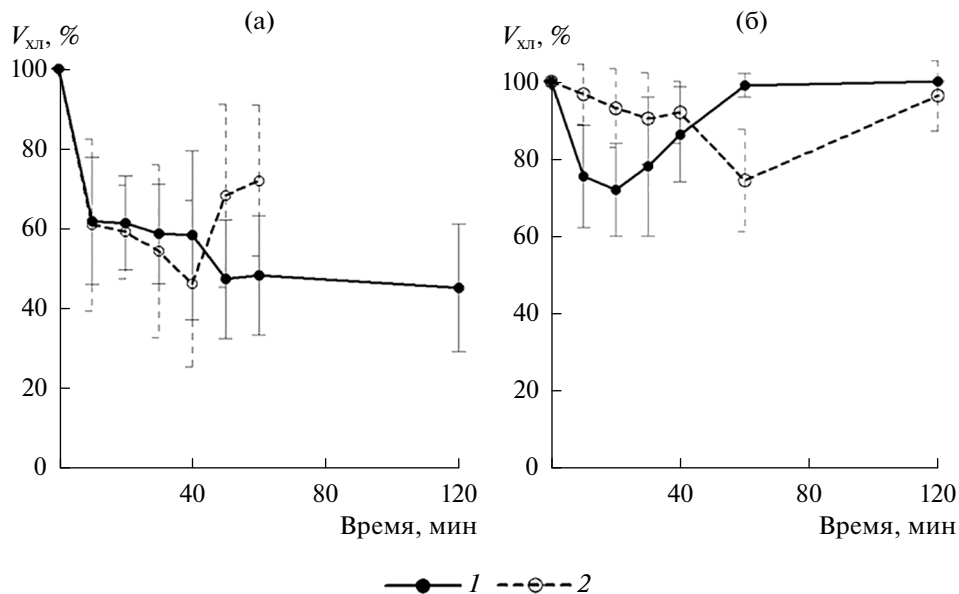


Рис. 3. Временная изменчивость степени агрегирования хлоропластов в клетках *Ditylum brightwellii* при различных интенсивностях света: а – 1100 мкмоль фотонов/(м² × с) (1) и 935 мкмоль фотонов/(м² × с) (2); б – 765 мкмоль фотонов/(м² × с) (1) и 510 мкмоль фотонов/(м² × с) (2). Значения на графиках – среднее арифметическое ± стандартное отклонение.

которых составил в среднем 74% объема цитоплазмы. Через 2 ч они равномерно рассредоточились по всей клетке (рис. 3б).

Долговременная фотоакклимация. Водоросли, акклимированные к низкой интенсивности света (17 мкмоль фотонов/(м² × с)), помещали для длительной экспозиции на сильный свет двух интенсивностей – 510 и 1100 мкмоль фотонов/(м² × с). При 510 мкмоль фотонов/(м² × с) в течение 1-х сут наблюдался интенсивный рост культуры, в процессе которого ее биомасса увеличилась в 3 раза (рис. 4а), на 2-е сут прирост существенно замедлился. В целом, за 2 сут водоросли осуществили два клеточных деления, что принято считать одним из необходимых условий успешной акклимации. Увеличение интенсивности света в ~2 раза вызвало замедление прироста органического углерода, который наблюдали только в течение первых 6 ч. В обоих случаях отмечено слабое пропорциональное увеличение объема клеток водорослей и площади их поверхности (рис. 5а, 5б). В то же время отношение С/Хл а возрастало в 3–3.5 раза при обеих интенсивностях света, однако скорость его увеличения при 510 мкмоль фотонов/(м² × с) была ниже, чем при 1100 мкмоль фотонов/(м² × с) (рис. 4б).

Динамика флуоресцентных параметров *D. brightwellii* при двух интенсивностях света существенно различалась (рис. 4в–4д). Под действием света интенсивностью 510 мкмоль фотонов/(м² × с) величина максимальной эффективности работы фотосистемы II (F_v/F_m) снижалась от 0.62 до 0.45 в течение первых 6 ч, а затем почти не изменялась.

Максимальная скорость электронного транспорта (ETR_s) и коэффициент максимальной утилизации световой энергии (α) снижались в течение 1-х сут с 110 до 55 и с 0.094 до 0.046 соответственно. На 2-е сут они были неизменны. Агрегирование хлоропластов в 1-е сут было крайне слабым, в течение 2-х – резко усилилось. Через 48 ч объем агрегатов достиг в среднем 25% клеточного объема (рис. 4е). При интенсивности света 1100 мкмоль фотонов/(м² × с) все флуоресцентные параметры и объем агрегатов хлоропластов резко снижались в течение первых 6 ч. Затем к концу 1-х сут флуоресцентные параметры падали до нуля, что свидетельствует о гибели клеток водорослей в этих условиях.

Комплекс флуоресцентных характеристик культуры *D. brightwellii*, полученный из световых кривых скорости электронного транспорта и быстрых индукционных кривых флуоресценции (табл. 1), позволяет оценить функциональное состояние водорослей, акклимированных к низкой и высокой интенсивностям света (17 и 510 мкмоль фотонов/(м² × с)). К низкой интенсивности света культуру акклимировали в течение 5 сут, к высокой – в течение 2 сут, что позволило водорослям осуществить два клеточных деления при обеих интенсивностях. Видно (табл. 1), что в результате воздействия сильного света на клетки водорослей средние значения всех представленных характеристик достоверно ниже, чем при слабом освещении ($p < 0.05$). Наиболее консервативными среди них были максимальная эффективность фотосистемы II (F_v/F_m) и доля активных реакционных

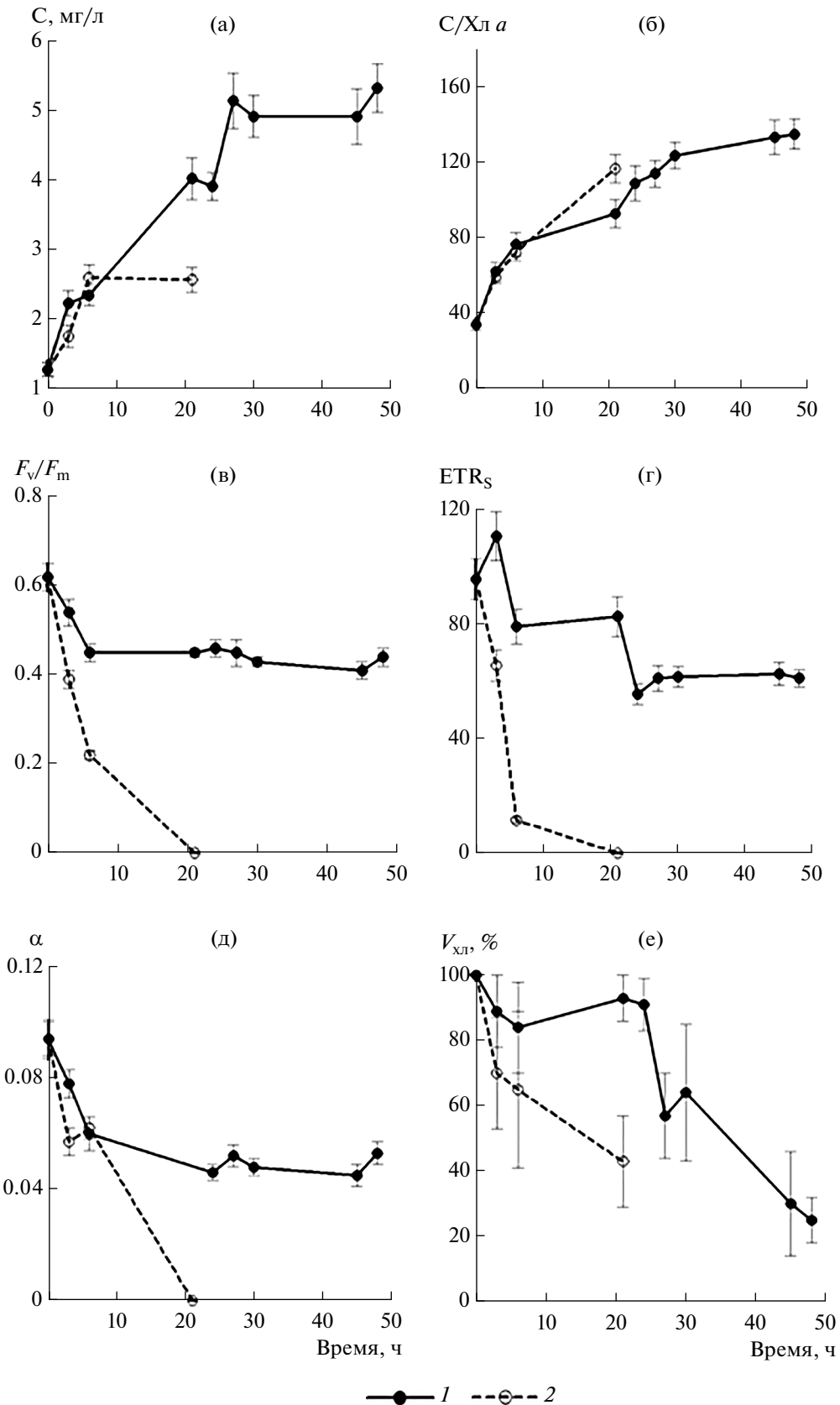


Рис. 4. Временная динамика структурных и функциональных параметров *Ditylum brightwellii* при интенсивностях света 1100 $\mu\text{моль фотонов}/(\text{м}^2 \times \text{с})$ (1) и 510 $\mu\text{моль фотонов}/(\text{м}^2 \times \text{с})$ (2): а – органический углерод, б – $C/\text{Хл } a$, в – F_v/F_m , г – ETR_S , д – α , е – объем агрегатов хлоропластов (V_{chl}). Значения на графиках – среднее арифметическое \pm стандартное отклонение.

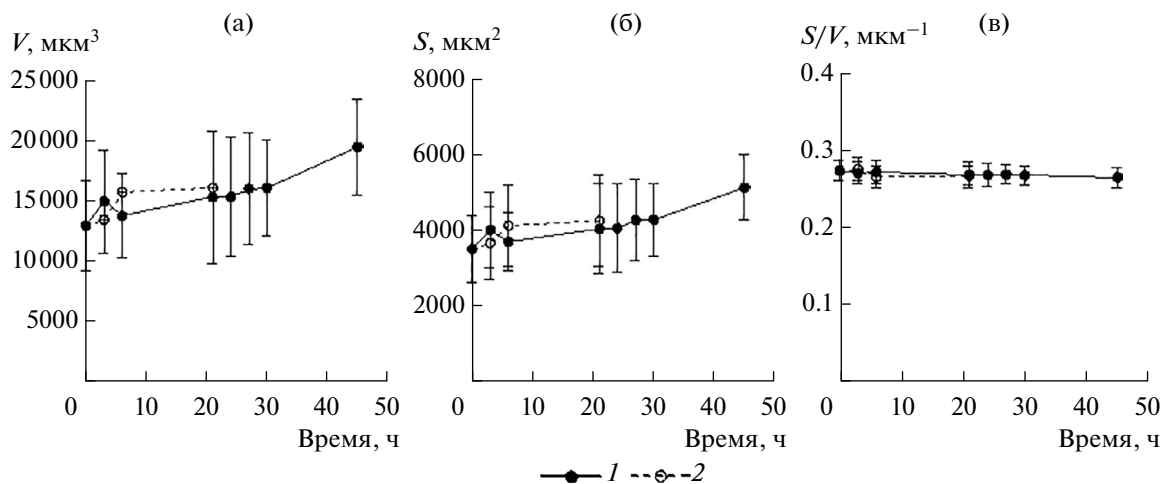


Рис. 5. Временная изменчивость объема клеток V (а), площади их поверхности S (б) и удельной поверхности S/V (в) в культуре *Ditylum brightwellii* при интенсивностях света 1100 $\mu\text{моль фотонов}/(\text{м}^2 \times \text{с})$ (1) и 510 $\mu\text{моль фотонов}/(\text{м}^2 \times \text{с})$ (2). Значения на графиках – среднее арифметическое \pm стандартное отклонение.

Таблица 1. Флуоресцентные параметры культуры *Ditylum brightwellii*, акклиматизированной к двум интенсивностям света

Параметр	I	
	17	510
F_v/F_m	0.62 ± 0.01	0.42 ± 0.02
Φ_{E_0}	0.42 ± 0.05	0.15 ± 0.01
RC/ABS	0.22 ± 0.02	0.15 ± 0.01
PI_{ABS}	0.78 ± 0.02	0.08 ± 0.01
α	0.094 ± 0.001	0.046 ± 0.002
ETR_s	110.0 ± 1.5	55.0 ± 0.7

Примечание. F_v/F_m – максимальная эффективность работы фотосистемы II; Φ_{E_0} – эффективность электронного транспорта; RC/ABS – доля активных реакционных центров; PI_{ABS} – индекс производительности; α – коэффициент максимальной утилизации световой энергии; ETR_s – максимальная скорость электронного транспорта, отн.ед.; I – интенсивность света, $\mu\text{моль фотонов}/(\text{м}^2 \times \text{с})$. Даны среднее значение и стандартное отклонение.

центров (RC/ABS). При повышении интенсивности света в 30 раз эти параметры снизились лишь в 1.5 раза. Коэффициент максимальной утилизации световой энергии (α) и максимальная скорость электронного транспорта ($ETR_{\text{макс}}$) снизились в ~2 раза. Эффективность электронного транспорта (Φ_{E_0}) при высокой интенсивности света была в 3 раза меньше, чем при низкой, а индекс производительности (PI_{ABS}) снизился почти на порядок.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В последние два десятилетия в поверхностном слое прибрежных и открытых вод Черного моря наблюдается положительный температурный тренд (Oguz, Glibert, 2007; Yunev et al., 2022). Усиление температурного расслоения водной толщи в глубоководной области привело к снижению

восходящего потока биогенных веществ в зону фотосинтеза (Mikaelyan et al., 2018). Это послужило, вероятно, одной из причин существенной перестройки видового состава фитопланктона и изменения сезонного хода его биомассы и первичной продукции. Для западной половины Черного моря было показано, что ранее основной продукционный максимум в открытых водах формировали мелкие диатомовые водоросли в начале весны (Финенко, Крупаткина, 1993). В настоящее время возросла роль крупных видов, прежде всего вида *Pseudosolenia calcar-avis*, который определяет формирование основного осеннего максимума биомассы фитопланктона (Yunev et al., 2021). Подобные изменения в структуре фитопланктона произошли в последние годы и в других районах Черного моря (Silkin et al., 2021; Stelmakh et al., 2023). Так, в прибрежных водах в районе г. Севастополь в теплый период года (с мая по сентябрь) доля мелких диатомовых водорослей рода *Chaetoceros* существенно сократилась, а доля крупных (*Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*) возросла. Эти виды, обладая крупной внутриклеточной вакуолью, способны накапливать определенный резерв биогенных веществ, позволяющий им осуществлять свой прирост даже при крайне низком содержании в среде (Silkin et al., 2021). Например, культура *Pseudosolenia calcar-avis* за счет внутриклеточного пула биогенных веществ может осуществить 4.5 клеточных деления (Стельмах, 2022, крупная диатомовая водоросль *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendeу – три клеточных деления в условиях крайнего дефицита питательных веществ в воде (Стельмах, 2023), тогда как наиболее мелкие представители этой таксономической группы имеют небольшой пул питательных веществ, позволяющий им поделиться лишь один раз (Шо-ман, 2015).

Помимо дефицита питательных веществ, рост диатомовых водорослей в теплое время года могут ограничивать такие факторы как температура и свет. Для культур мелких видов диатомовых *Chaetoceros curvisetus* Cleve, *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, *Thalassiosira parva* Proshkina-Lavrenko и крупного вида *Ditylum brightwellii* зарегистрированы близкие значения температурного оптимума — 20–22°C (Akimov, Solomonova, 2019), которые ниже температуры черноморских поверхностных вод в летний период и в начале осени. Культура *Cerataulina pelagica*, выделенная нами из планктона Черного моря, обладала еще более низким температурным оптимумом — 16–18°C, при температуре 19–20°C ее рост полностью прекращался (Стельмах, 2023). В то же время, у берегов Крыма в районе г. Севастополь *Pseudosolenia calcar-avis* интенсивно развивалась в августе при температуре воды 25°C (Stelmakh et al., 2023). В северо-восточной части моря в период летне-осеннего “цветения” воды ее температура поднималась в отдельных случаях до 28°C. При этом >90% биомассы фитопланктона (без учета пикофракции) создавали *P. calcar-avis* и *Proboscia alata* (Silkin et al., 2021), что может свидетельствовать о наличии высокого температурного оптимума у этих видов.

Крайне высокие интенсивности солнечной радиации у морской поверхности и минимальная толщина верхнего квазиоднородного слоя (в глубоководной части Черного моря и в ряде мелководных районов в среднем 5–10 м в теплый период года (Stelmakh, Georgieva, 2014; Кубряков и др., 2019)) позволяют успешно развиваться в поверхностных водах тем видам диатомовых водорослей, обладающими механизмами фотоакклимации к этим условиям. Причем особое значение имеет кратковременная акклимация, предотвращающая процессы деструкции фотосинтетического аппарата. У мелких видов диатомовых водорослей, имеющих в клетках два хлоропласта, кратковременная акклимация к повышенному уровню солнечной радиации связана, в первую очередь, с уменьшением объема отдельных хлоропластов. Этот процесс приводит к увеличению коэффициента поглощения, специфичного для хлорофилла, тем самым частично противодействуя регуляторному эффекту снижения концентрации хлорофилла в клетке (Wilhelm et al., 2014). Среди механизмов кратковременной акклиматизации к высокому освещению мелкие фотоавтотрофы используют также образование пигментов ксантофиллового цикла, позволяющих им высвободить избыточную энергию и тем самым предотвращать фотоингибирование (Brunet et al., 2011; Torres et al., 2014). Однако этот путь защиты от фотоповреждения пигментного аппарата существенно не влияет на коэффициент поглощения света хлорофиллом (Larkum, Vesik, 2003; Raven, Geider, 2003). Крупные виды диато-

мовых водорослей, содержащие многочисленные хлоропласты, могут менять их количество в клетке и расположение, что дает возможность регулировать коэффициент поглощения света. Такой процесс относят к эффекту упаковки второго рода (Silkin et al., 2021). Показано, что при усиленном свете до 1000 мкмоль фотонов/(м² × с) ФАР хлоропласты в клетках *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata* агрегировались в течение 20 мин обычно в центре клетки. В результате коэффициент поглощения света снижался 2.5–5 раз, а уровень облучения хлоропластов в агрегатах достигал 200–400 мкмоль фотонов/(м² × с) ФАР. Для многих видов планктонных микроводорослей этот уровень освещенности находится в области насыщения фотонами, а не фотоингибирования (Bouman et al., 2018). При повышенной освещенности у *Pseudosolenia calcar-avis* наблюдали также “конвейер” хлоропластов, движущихся от скопления к периферии клетки и обратно. Предполагается, что такой механизм быстрой фотоакклимации позволяет крупным диатомовым водорослям предотвратить фотоповреждение светособирающего пигментного комплекса при высоких значениях ФАР и, как следствие, необходимость затрат энергии и ресурсов на его восстановление (Raven, 2011). Кроме того, такие водоросли могут быстро акклимироваться и к низким интенсивностям света, тем самым повышая их конкурентоспособность в условиях высоких градиентов освещенности в верхнем квазиоднородном слое в теплое время года (Silkin et al., 2021).

Индукционное светом перемещение хлоропластов в клетках крупных диатомовых водорослей наблюдали у пресноводного вида *Pleurosira laevis* (Ehrenberg) Compère (Furukawa et al., 1998), у морских видов водорослей *Lauderia borealis* Gran (Kiefer, 1973), *Odontella regia* (Schultze) Simonsen и *Ditylum brightwellii* (Chen, Li, 1991). Однако изучение этих процессов проводили при достаточно низких интенсивностях света, не превышавших 100 мкмоль фотонов/(м² × с). Поэтому неясно, способны ли эти водоросли к кратковременной акклимации в условиях крайне высоких интенсивностей света за счет агрегирования хлоропластов. Тем более, что у крупного вида диатомовых водорослей *Coscinodiscus granii* даже при экстремально высокой интенсивности белого света (1250 мкмоль фотонов/(м² × с)) агрегирования хлоропластов для защиты от фотоповреждения не наблюдали (Goessling et al., 2016). Такой процесс хорошо развит у исследованного нами вида *Ditylum brightwellii*. Ранее для него был описан механизм, обеспечивающий движение хлоропластов за счет микротрубочек и микрофиламентов, локализованных в цитоплазме (Chen, Li, 1991). Агрегаты хлоропластов в центре клетки и ее ядра выявлены нами при переносе водорослей со слабого света на сильный. При самой высокой интенсивности (1100 мкмоль фотонов/(м² × с)) не обнаружено их

обратного движения от центра к периферии клетки, что может свидетельствовать о необратимости наблюдаемого процесса, а значит неспособности этого вида завершить кратковременную акклимацию к данным световым условиям. Однако при понижении интенсивности света до 510–935 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$) восстановление равномерного распределения зеленых пластид за счет их обратного движения от центра к периферии клетки начиналось через 20–60 мин и завершалось к концу 1-го или 2-го ч экспозиции. В случае дальнейшего пребывания водорослей на ярком свете, вероятно, запускается механизм долговременной (длительной) фотоакклимации.

Получено, что при освещенности 1100 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$) культура *D. brightwellii*, предварительно адаптированная к 17 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$), остается жизнеспособной в течение первых 6 ч, а затем быстро погибает. Вместе с тем, при интенсивности света 510 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$) клетки культуры совершили два деления, что необходимо для завершения долговременной акклимации, в ходе которой наблюдали постепенное повышение отношения $C/X_l a$, стабилизовавшееся к концу 2-х сут. Именно изменением внутриклеточной концентрации $X_l a$ и ее стабилизацией на определенном уровне характеризуется долговременная фотоакклимация (MacIntyre et al., 2002). От концентрации основного фотосинтезирующего пигмента в клетках, а также от их размеров зависит поглощение света пигментами (Finkel, 2001). По мере усиления света концентрация $X_l a$ снижается, а объем клеток часто увеличивается (Стельмах, 2022). Поэтому вполне закономерно, что при действии высокой интенсивности света 510 мкмоль фотонов/ $\text{м}^2 \times \text{с}$ на клетки *D. brightwellii* внутриклеточная концентрация $X_l a$ снизилась в 4 раза, а клеточный объем возрос в 1.5 раза, что способствовало снижению количества поглощенной световой энергии водорослями. Известно, что в условиях высоких интенсивностей света доля фотозащитных пигментов возрастает. У нескольких видов диатомовых водорослей концентрация таких пигментов, как диатоксантин, диатоксантин, а в отдельных случаях и каротин по мере увеличения интенсивности света от 25 до 750 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$) возрастала в несколько раз (Fujiki, Taguchi, 2002).

В ходе долгосрочной акклимации (в течение 2 сут) наблюдали перестройку не только структурных, но и функциональных параметров. Снижение флуоресцентных характеристик происходило преимущественно в течение первых суток, после чего их значения были неизменны, что также может свидетельствовать о завершении процессов акклимации к сильному свету. Выявлено снижение максимальной эффективности фотосистемы II, максимальной скорости электронного транспорта, коэффициента максимальной утилизации световой энергии, эффективности

электронного транспорта и доли активных реакционных центров в 1.5–3 раза, что усиливало защиту культуры *D. brightwellii* от избытка световой энергии. Следует отметить, что пребывание исследуемого вида водорослей при интенсивности света 510 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$) > 2 сут крайне нежелательно, поскольку уже на 2-е сут экспозиции прирост клеток сильно замедлялся, а такой флуоресцентный параметр, как индекс производительности, отражающий уровень жизнеспособности культуры, снижался к концу 2-х сут относительно исходных значений на порядок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для крупного вида диатомовых водорослей *D. brightwellii* выявлен механизм кратковременной акклимации к высоким интенсивностям света в диапазоне 510–950 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$) ФАР. Он реализуется за счет формирования конгломератов многочисленных хлоропластов в центре клетки в течение 20–60 мин пребывания водорослей на ярком свете, что позволяет, вероятно, снизить в несколько раз количество поглощенной световой энергии и тем самым предотвратить фотоповреждение фотосинтетического аппарата. После чего через 1–2 ч происходило обратное движение хлоропластов, завершающее цикл кратковременной фотоакклимации.

Долговременная акклимация *D. brightwellii* к интенсивности света 510 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$), также направленная на снижение количества поглощенной клетками энергии для оптимизации роста культуры, осуществлялась в течение 2 сут за счет увеличения объема клеток водорослей, увеличения отношения $C/X_l a$, агрегирования хлоропластов в центре клетки, снижения максимальной эффективности работы фотосистемы II, максимальной скорости электронного транспорта, коэффициента максимальной утилизации световой энергии, эффективности электронного транспорта, доли активных реакционных центров, а также индекса производительности. Последний параметр показал наибольшую степень изменчивости (в 10 раз) и свидетельствовал о достаточно низкой жизнеспособности культуры к концу экспозиции в течении 2 сут при данной интенсивности света и нецелесообразности ее дальнейшего пребывания в этих условиях.

При экстремально высокой интенсивности света (1100 мкмоль фотонов/($\text{м}^2 \times \text{с}$)) цикл кратковременной фотоакклимации водорослей был неполным, поскольку отсутствовало их обратное движение от центра клетки к ее периферии. В этих условиях долговременная фотоакклимация культуры оказалась невозможной, а ее жизнеспособность сохранялась только в течение первых шести часов экспозиции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность ведущему инженеру отдела экологической физиологии водорослей Института биологии южных морей И. И. Бабич за неоценимую помощь при выполнении данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по теме государственного задания Института биологии южных морей “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом” (номер гос. регистрации 121041400077-1). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я., Митяев М.В., Сухотин А.А. 2016. Опыт использования метода мокрого сжигания для определения концентрации взвешенных органических веществ в морской воде // *Океанология*. Т. 56. № 2. С. 328.
<https://doi.org/10.7868/S0030157416020015>
- Брянцева Ю.В., Лях А.М., Сергеева А.В. 2005. Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря. Севастополь. (Препринт НАН Украины, Институт биологии южных морей).
- Кубряков А.А., Белокопытов В.Н., Зацепин А.Г. и др. 2019. Изменчивость толщины перемешанного слоя в Черном море и ее связь с динамикой вод и атмосферным воздействием // *Морск. гидрофиз. журн.* Т. 35. № 5. С. 449.
<https://doi.org/10.22449/0233-7584-2019-5-4>
- Маторин Д.Н., Тодоренко Д.А., Воронов Д.А. и др. 2022. Особенности распределения и состояния фитопланктона на разных глубинах в озере Кисло-Сладкое Белого моря // *Вестн. Москов. ун-та. Сер. 16. Биология*. Т. 77. № 3. С. 180.
- Стельмах Л.В., Бабич И.И., Тугрул С. и др. 2009. Скорость роста фитопланктона и его выедание зоопланктоном в западной части Черного моря в осенний период // *Океанология*. Т. 49. № 1. С. 90.
- Стельмах Л.В., Мансурова И.М. 2017. Унимодальная зависимость скорости роста от объема клеток в культурах черноморских видов микроводорослей // *Вопр. современ. альгологии*. № 1(13).
<http://algology.ru/1101>
- Стельмах Л.В. 2022. Особенности структурных и функциональных характеристик диатомовой водоросли *Pseudosolenia alcar-avis* // *Биология внутр. вод*. № 3. С. 300.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222030184>
- Стельмах Л.В. 2023. Влияние абиотических факторов на структурные и функциональные характеристики диатомовой водоросли *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendeny // *Биология внутр. вод*. № 2. С. 174. <https://doi.org/10.31857/S0320965223020237>
- Финенко З.З., Крупаткина Д.К. 1993. Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период // *Океанология*. Т. 32. № 1. С. 97.
- Шоман Н.Ю. 2015. Динамика внутриклеточного содержания углерода, азота и хлорофилла *a* в условиях накопительного роста диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricorutum* (Bohlin, 1897) при разной интенсивности света // *Биология моря*. Т. 41. № 5. С. 324.
<http://elibrary.ru/item.asp?id=24862972>
- Akimov A.I., Solomonova E.S. 2019. Characteristics of growth and fluorescence of certain types of algae during acclimation to different temperatures under culture conditions // *Oceanology*. V. 59. Iss. 3. P. 316.
<https://doi.org/10.1134/S0001437019030019>
- Bouman H.A., Platt T., Doblin et al. 2018. Photosynthesis-irradiance parameters of marine phytoplankton: synthesis of a global data set // *Earth Syst. Sci. Data*. V. 10. P. 251.
- Brunet C., Johnsen G., Lavaud J., Roy S. 2011. Pigments and photoacclimation processes // *Phytoplankton Pigments*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511732263.017>
- Chen S.T., Li C.W. 1991. Relationships between the movements of chloroplasts and cytoskeletons in diatoms // *Bot. Mar.* V. 34. P. 505.
<https://doi.org/10.1515/botm.1991.34.6.505>
- Finkel Z.V. 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms // *Limnol., Oceanogr.* V. 46. P. 86.
- Fujiki T., Taguchi S. 2002. Variability in chlorophyll *a* specific absorption coefficient in marine phytoplankton as a function of cell size and irradiance // *J. Plankton Res.* V. 24. № 9. P. 859.
- Furukawa T., Watanabe M., Shihira-Ishikawa I. 1998. Green and blue light-mediated chloroplast migration in the centric diatom *Pleurosira laevis* // *Protoplasma*. V. 203. P. 214.
<https://doi.org/10.1007/BF01279479>
- Goessling J.W., Cartaxana P., Kühl M. 2016. Photo-protection in the centric diatom *Coscinodiscus granii* is not controlled by chloroplast high-light avoidance movement // *Front. Mar. Sci.* V. 2. P. 115.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00115>
- Guillard R.R.L., Ryther J.H. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Husted and *Detonula confervacea* Cleve // *Can. J. Microbiol.* V. 8. P. 229.
- Kiefer D.A. 1973. Chlorophyll *a* fluorescence in marine centric diatoms: responses of chloroplasts to light and nutrient stress // *Mar. Biol.* V. 23. P. 39.
- Kvíderová J., Lukavský J. 2003. The cultivation of *Phaeodactylum tricorutum* in crossed gradients of temperature and light // *Algol. Stud.* V. 110(1). P. 67.
<https://doi.org/10.1127/1864-1318/2003/0110-0067>
- Larkum A.W., Vesik M. 2003. Algal plastids: Their fine structure and properties // *Photosynthesis in Algae*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 11.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-1038-2_2

- MacIntyre H.L., Kana T.M., Anning J., Geider R.* 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria // *J. Phycol.* V. 38. P. 17.
- Mann D.G.* 1999. The species concept in diatoms // *Phycologia.* V. 38. Iss. 6. P. 437. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-6-437.1>
- Mikaelyan A.S., Kubryakov A.A., Silkin V.A. et al.* 2018. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea // *Deep Sea Res. Pt. I.* V. 142. P. 44. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.08.00>
- Moncheva S., Gotsis-Skretas O., Pagou K. et al.* 2001. Phytoplankton blooms in Black Sea and Mediterranean coastal ecosystems subjected to anthropogenic eutrophication: similarities and differences // *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.* V. 53. P. 281. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0767>
- Oguz T., Gilbert D.* 2007. Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960–2000: Evidence for regime-shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate-induced variations // *Deep Sea Res. Pt. I.* V. 54. P. 220. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2006.09.010>
- Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. JGOFS Report Nr. 19, vi + 170 pp. Reprint of the IOC Manuals and Guides No. 29. UNESCO. 1994. <https://hdl.handle.net/11329/220>
- Raven J.A.* 2011. The cost of photoinhibition // *Physiol. Plant.* V. 142. P. 87. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01465.x>
- Raven J.A., Geider R.J.* 2003. Adaptation, acclimation and regulation in algal photosynthesis // *Photosynthesis of Algae.* Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 385.
- Silkin V., Fedorov A., Flynn K.J. et al.* 2021. Protoplasmic streaming of chloroplasts enables rapid photoacclimation in large diatoms // *J. Plankton Res.* V. 43. Iss. 6. P. 831. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab071>
- Smetacek V.* 1999. Diatoms and the ocean carbon cycle // *Protist.* V. 150. Iss. 1. P. 25. [https://doi.org/10.1016/S1434-4610\(99\)70006-4](https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70006-4)
- Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T.* 2023. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol Region) // *J. Mar. Sci. Eng.* V. 11. P. 569. <https://doi.org/10.3390/jmse11030569>
- Stelmakh L., Georgieva E.* 2014. Microzooplankton: the trophic role and involvement in the phytoplankton loss and bloom-formation in the Black Sea // *Turkish J. Fish and Aquat. Sci.* V. 14. P. 955. www.trjfas.org ISSN 1303-2712. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v14_4_15
- Torres M.A., Ritchie R.J., McC-Lilley R. et al.* 2014. Measurement of photosynthesis and photosynthetic efficiency in two diatoms. *New Zea // J. Bot.* V. 52. P. 6. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2013.831917>
- Treguer P.J., De La Rocha C.L.* 2013. The world ocean silica cycle // *Ann. Rev. Mar. Sci.* V. 5. P. 477. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172346>
- Yuney O.A., Carstensen J., Stelmakh L.V. et al.* 2021. Reconsideration of the phytoplankton seasonality in the open Black Sea // *Limnol., Oceanogr. Letters.* V. 6. P. 51. <https://doi.org/10.1002/lo12.10178>
- Yuney O., Carstensen J., Stelmakh L. et al.* 2022. Temporal changes of phytoplankton biomass in the western Black Sea shelf waters: Evaluation by satellite data (1998–2018) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* P. 271. Article no. 107865. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107865>
- Wilhelm C., Jungandreas A., Jakob T. et al.* 2014. Light acclimation in diatoms: from phenomenology to mechanisms // *Mar. Genomics.* V. 16. P. 5. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2013.12.003>

Acclimation Strategies for the Black Sea Diatom Algae *Ditylum brightwellii* to High Intensity of Light

L. V. Stelmakh^{1, *}, O. S. Alatartseva¹

¹*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

*e-mail: lustelm@mail.ru

In cells of a culture of the large diatom *Ditylum brightwellii* (T. West) Grunow acclimated to weak light (17 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \times \text{s})$), numerous chloroplasts were evenly distributed throughout the cell cytoplasm. After 10 min of exposure of algae to extremely high illumination (1100 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \times \text{s})$), their aggregates gradually formed in the center of the cell, which continued until the end of the two-hour exposure period. At light intensities of 510–935 $\mu\text{mol}/(\text{photons}/(\text{m}^2 \times \text{s}))$ during short-term photoacclimation, chloroplast aggregation was noted for 20–60 min, after which their reverse movement and uniform distribution in the cytoplasm were revealed by the end of the second hour. Under conditions of a longer culture stay at a light intensity of 1100 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \times \text{s})$, the algae retained their viability for only six hours. Long-term photoacclimation of this species, which ended by the end of the second day, was detected when the light weakened by about 2 times. It was expressed as an increase in cell volume and C/Chl a ratio, increased aggregation of chloroplasts in the center of the cell, and a decrease in a number of fluorescent parameters reflecting the efficiency of photosystem II and culture viability.

Keywords: Black Sea, phytoplankton, diatom *Ditylum brightwellii*, light, short-term and long-term photoacclimation

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 581.526.32

МАКРОЗООБЕНТОС СООБЩЕСТВ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ БЕРЕГОВОЙ ЗОНЫ ГОРЬКОВСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА В ПРЕДЕЛАХ ГОСУДАРСТВЕННОГО
ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА “ЯРОСЛАВСКИЙ”

© 2024 г. Е. Г. Пряничникова^{a,*}, А. В. Тихонов^b, Е. А. Флерова^c,
М. И. Андреева^d, А. С. Ключников^e

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

^bЯрославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства –
филиал Федерального научного центра “Федеральный научный центр кормопроизводства
и агроэкологии имени В.Р. Вильямса”, пос. Михайловский, Ярославская обл., Россия

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

^dНациональный парк “Плещеево озеро”, Переславль-Залесский, Россия

^eЯрославский государственный технический университет, Ярославль, Россия

*e-mail: pryanichnikova_e@mail.ru

Поступила в редакцию 23.06.2023 г.

После доработки 19.07.2023 г.

Принята к публикации 02.08.2023 г.

Представлены результаты комплексного исследования двух компонентов водного биоценоза: флоры и бентоса на мелководье Горьковского водохранилища в пределах природного заказника “Ярославский”. Изучены состав и структура растительных сообществ на границе пояса макрофитов с последующим выделением доминирующих ассоциаций. Оценены таксономический состав и количественные характеристики макрозообентоса в основных растительных биотопах. Растительные сообщества представлены двумя экологическими группами: гелофитами и гидрофитами. Макрофиты занимают до 25% площади мелководного участка исследуемого водного объекта. Большая часть растительных сообществ сосредоточена в северной и северо-восточной частях акватории заказника. Отмечено 11 видов макрофитов из 10 родов и 9 семейств. В сообществах макрофитов, где проводили отбор проб бентоса, выделено 8 типичных ассоциаций. В бентосе этих ассоциаций макрофитов выявлено 35 низших определяемых таксонов (НОТ), из них 17 НОТ – личинки хирономид. В биотопе вне растительности обнаружено 11 НОТ. Наибольшее видовое богатство донных беспозвоночных отмечено в сообществах сусака зонтичного *Butomus umbellatus* L. и ежеголовника прямого *Sparganium erectum* L. Бентос растительных сообществ в августе 2021 г. можно охарактеризовать как хирономидно-олигохетный, в открытой литорали преобладали хирономиды. Значительную роль в формировании бентоса в растительных сообществах играли моллюски. Максимальные количественные показатели донных беспозвоночных, в целом, и обилия хирономид рода *Glyptotendipes*, в частности, были отмечены в сообществе *Sparganium erectum*. Вероятно, это связано с морфологическим строением данного растения и спецификой формирования сообщества этим видом. В бентосе растительных сообществ преобладали фитодетритофаги–фильтраторы и фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели, в открытой литорали – фитодетритофаги–фильтраторы. Во всех исследованных биотопах отсутствовали детритофаги-собиратели. В целом по обилию макрозообентоса участки растительных сообществ можно отнести к высококормным и весьма высококормным.

Ключевые слова: макрозообентос, макрофиты, сообщества, видовой состав, Горьковское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965224040062, **EDN:** YJUWIQ

ВВЕДЕНИЕ

Обводненное мелководье водоемов представляет собой уникальное местообитание для гидробионтов. Здесь в силу особенностей ми-

крорельефа дна затопленных участков и режима функционирования водохранилищ формируются разнообразные биотопы, сложенные гелофитами и гидрофитами, – от сплошных зарослей на верхней границе зоны временного затопления до отдельных куртин, проникающих в глубь аквато-

Сокращения: НОТ – низшие определяемые таксоны.

рии залива. Традиционно доступной для высших водных растений считается участок с глубиной затопления ≤ 2 м, однако под влиянием переменного уровня наполнения она может сдвигаться к 2.5 м (Мордухай-Болтовской, 1976).

Сложно в полной мере охарактеризовать значимость макрофитов для мелководных экосистем. Они влияют на все компоненты экосистемы, включая зоологический компонент сообществ, и выполняют средообразующую функцию. Пространство в зарослях служит субстратом для обитания прикрепленных инфузорий, нереста фитофильных рыб, а также местом обитания зоопланктона и зообентоса – кормовой базы ряда видов рыб и их молоди (Баклановская, 1956; Мухортова, 2008; Мухин, Лопичева, 2017).

Попытки комплексных исследований, посвященных составу и структуре растительного и животного компонентов биоценоза, предпринимались неоднократно. Существуют работы, где дана сравнительная характеристика зообентоса, а также семян макрофитов, плавающих на поверхности, как кормового компонента водоплавающей птицы, и растительных сообществ, в которых происходит их питание (Зимбалевская, 1981; Москалев, 2010).

Однако вопросы взаимосвязи состава и структуры растительного сообщества с составом и структурой бентоса зачастую остаются не раскрытыми. Особый интерес возникает к водоемам, находящимся на особо охраняемых природных территориях – заказниках и заповедниках. Одно из таких мест – Государственный природный заказник “Ярославский” (далее заказник), расположенный на территории Ярославской обл. В пределах заказника расположены разливы Горьковского водохранилища, имеющего большое рыбохозяйственное значение. В связи с этим, цель настоящей работы – определить состав и

структуру макрозообентоса в растительных сообществах; установить взаимосвязь между этими сообществами в пределах береговой зоны Горьковского водохранилища, находящейся на территории Государственного природного заказника “Ярославский”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы отбирали однократно (в августе 2021 г.) на 9 станциях, расположенных в прибрежной зоне Горьковского водохранилища в пределах заказника (табл. 1).

Флору учитывали с воды, маршрутным методом и на пробных площадках (Катанская, 1981). Описания проводили на пробных площадках размером 2×2 м. Клоны макрофитов, формирующие сообщество, описывали в их границах (Катанская, 1981). Далее составляли список видов, определяли общее проективное покрытие и проективное покрытие отдельных видов, их фенологические фазы (Катанская, 1981). Для видовой идентификации образцов, собранных в ходе исследования, использовали работы (Лисицына и др., 2009; Маевский, 2014).

Расположение основных растительных сообществ и распределение доминирующих видов картировали с воды глазомерным способом согласно методическим указаниям (Папченков, 2001).

Пробы макрозообентоса в биотопах высшей водной растительности собирали при помощи модифицированного дночерпателя ДАК-100 (площадь захвата 0.01 м^2) по два подъема на каждой станции. Дополнительно отбирали пробу на участке без высшей водной растительности (табл. 1). Грунт из дночерпателя промывали в мешке из мельничного сита с отверстиями 200–220 мкм. В лабораторных условиях из остатков промытого грунта выбирали живые организмы и фиксировали 8%-ным формалином. Каме-

Таблица 1. Характеристики станций отбора проб

Станция	Координаты		H	Растительное сообщество
	с.ш.	в.д.		
1	57.9001°	40.5844°	0.6	Сообщество кубышки желтой (<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.) с водным разнотравьем
2	57.9004°	40.5872°	1.4	Сообщество камыша озерного (<i>Scirpus lacustris</i> (L.) Palla)
3	57.0084°	40.6062°	2.3	Растительность отсутствует
4	57.9147°	40.5973°	1.4	Сообщество рдеста пронзеннолистного (<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.) с водным разнотравьем
5	57.9200°	40.5951°	1.2	Сообщество горца земноводного (<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbre) с водным разнотравьем
6	57.9202°	40.5936°	1.2	Сообщество сусака зонтичного (<i>Butomus umbellatus</i> L.)
7	57.9191°	40.5893°	1.0	Сообщество ежеголовника прямого (<i>Sparganium erectum</i> L.)
8	57.9172°	40.5886°	0.9	Сообщество водяного риса (<i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf) с водным разнотравьем
9	57.8864°	40.5980°	2.2	Сообщество рдеста блестящего (<i>Potamogeton lucens</i> L.)

Примечание. H – глубина, м.

ральную и статистическую обработку проводили с учетом принятой в Институте биологии внутренних вод РАН методики (Методика..., 1975; Пряничникова, 2021). Латинские названия видов приведены по GBIF.¹

Макробентос как кормовую базу рыб-бенитофагов оценивали по классификации в работе (Пидгайко и др., 1968). Трофическую структуру макрозообентоса определяли по схеме, предложенной Э.И. Извековой (1975). Сведения о характере пищи и способе ее добычи взяты из литературных источников, приведенных в работе (Пряничникова, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Флора исследованных станций была представлена водными и прибрежно-водными растениями, принадлежащими к отряду Magnoliophyta. Выявлено 11 видов макрофитов из 10 родов и 9 семейств (табл. 2).

Смена доминанта происходила с ростом глубины – от высокотравных гелофитов на берегу (*Zizania latifolia*) к смеси низкотравных гелофитов (*Sparganium erectum* и *Butomus umbellatus*), далее сменяющихся укореняющимися гидрофитами (*Nymphaea alba*, *Persicaria amphibia* и др.). Гидрофиты формировали разные по площади сообщества – чистые и в смеси, в том числе с гелофитами. Гелофиты находились в основном в прибрежной зоне и на глубинах до 1.5 м. Сообщества гелофитов, оторванные от берега, часто были представлены моноклонами.

На момент обследования сообщества макрофитов занимали 22–25% акватории залива в пределах границ заказника. Выделено два участка: с высоким зарастанием – северный и северо-западный и с низким – южный. В северной и северо-западной частях акватории заказника наблюдали массовое развитие гидрофитов и гелофитов, образующих крупные сообщества, проникающие в глубь водоема. Прибрежные участки здесь занимали сообщества *Zizania latifolia*, обрамленные гидрофитами (*Potamogeton perfoliatus*, *Persicaria amphibia* и *Nuphar lutea*), изредка дополненными низкотравными гелофитами (до 10% площади акватории). Гидрофиты с плавающими на поверхности листьями в северной и северо-западной частях акватории образовывали разнообразные сообщества, варьирующие по площади и проективному покрытию. Наибольшую площадь занимали сообщества кубшинковых (*N. lutea* и *N. alba*), главным образом, сосредоточенные в месте впадения р. Касть, и горца земноводного (*Persicaria amphibia*), формирующего отдельные крупные пятна.

Южная и юго-западная части исследованной акватории (кроме устьевых областей при-

токов) отличались от описанных ранее участков существенно меньшей площадью сообществ, представленных узкой полосой гелофитов и поясом гидрофитов. Среди гидрофитов доминировал рдест блестящий. В ходе описания пробных площадок, заложенных в заливе, выделили 15 растительных ассоциаций (асс.), принадлежащих к 9 формациям и 2 классам формаций: асс. рдеста блестящего без сопутствующих (соп.) видов (*Potametum lucentis purum*), асс. рдеста блестящего с водным разнотравьем (*Potametum lucentis aqui-herbosum*), асс. рдеста пронзеннолистного с водным разнотравьем (*Potametum perfoli atiaqui-herbosum*), асс. урути колосистой без соп. видов (*Myriophyllum spicati purum*), асс. горца земноводного без соп. видов (*Persicarietum amphibia purum*), асс. горца земноводного с водным разнотравьем (*Persicarietum amphibia aqui-herbosum*), асс. кубышки желтой без соп. видов (*Nupharetum lutei purum*), асс. кубышки желтой с водным разнотравьем (*Nupharetum lutei aqui-herbosum*), асс. сусака зонтичного без соп. видов (*Butometum umbellati purum*), асс. сусака зонтичного с водным разнотравьем (*Butometum umbellati aqui-herbosum*), асс. ежеголовника прямого с водным разнотравьем (*Sparganieta erecti aqui-herbosum*), асс. камыша озерного без соп. видов (*Scirpetum lacustris purum*), асс. камыша озерного с водным разнотравьем (*Scirpetum lacustris aqui-herbosum*), асс. водяного риса без соп. видов (*Zizanietum latifoliati purum*), асс. водяного риса с водным разнотравьем (*Zizanietum latifoliati aqui-herbosum*).

Всего в макробентосе биотопов с высшей водной растительностью (ст. 1–2 и ст. 4–9) было

Таблица 2. Таксономический состав, структура и распределение флоры по станциям в акватории заказника “Ярославский”

Таксон	ЭГ	Станция								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Butomus umbellatus</i> L.	II	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Lemna minor</i> L.	I	+	–	–	–	+	–	–	+	–
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	I	–	+	–	+	+	+	–	–	+
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	I	+	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Nymphaea alba</i> L.	I	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarb.	I	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Potamogeton lucens</i> L.	I	–	+	–	+	+	+	+	+	+
<i>P. perfoliatus</i> L.	I	–	+	–	+	+	+	–	+	+
<i>Scirpus lacustris</i> (L.) Palla	II	+	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sparganium erectum</i> L.	II	+	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf	II	–	–	–	–	–	–	–	+	–

Примечание. ЭГ – экологические группы макрофитов (по: Папченков, 2001). I – гидрофиты, II – гелофиты.

¹ GBIF.org. 2023. GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> (20 May 2023).

Таблица 3. Таксономический состав макробентоса основных биотопов

Таксон	Станция								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тип MOLLUSCA									
Класс Gastropoda									
Сем. Viviparidae									
<i>Viviparus viviparus</i> (L., 1758)	-	-	-	+	+	+	-	+	+
Сем. Valvatidae									
<i>Cincinna piscinalis</i> (Müller, 1774)	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Сем. Bithynidae									
<i>Bithynia tentaculata</i> (L., 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Сем. Lymnaeidae									
<i>Lymnea</i> cf. <i>auricularia</i> (L., 1758)	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Класс Bivalvia									
Сем. Unionidae									
<i>Unio pictorum</i> (L., 1758)	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Сем. Dreissenidae									
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	-	-	-	-	+	+	-	+	-
Тип ANNELIDA									
Класс Clitellata									
Подкласс Oligochaeta									
Сем. Naididae									
<i>Nais communis</i> Piguët, 1906	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Сем. Tubificidae									
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède, 1862	+	-	+	+	+	+	-	+	+
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelsen, 1901)	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovský & Mrázek, 1903	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Psammorictides barbatus</i> (Grube, 1860)	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1903)	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. tubifex</i> (Müller, 1774)	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Подкласс Hirudinea									
Сем. Glossiphoniidae									
<i>Helobdella stagnalis</i> (L., 1758)	+	-	-	+	-	+	+	+	-
Сем. Erpobdelidae									
<i>Erpobdella octoculata</i> (L., 1758)	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Тип ARTHROPODA									
Класс Insecta									
Отряд Coleoptera									
<i>Donacia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Отряд Diptera									
Сем. Ceratopogonidae									
<i>Probezzia seminigra</i> (Panzer, 1798)	-	-	+	-	+	-	+	-	+
<i>Palpomyia lineata</i> Meigen, 1818	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Сем. Chironomidae									

Таксон	Станция								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Tanytus kraatzii</i> (Kieffer, 1912)	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Procladius choreus</i> (Meigen, 1804)	-	-	-	-	+	-	-	+	+
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer, 1918)	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Chironomus</i> gr. <i>plumosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker, 1856)	-	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>Cladopelma viridula</i> (L., 1767)	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Dicortendipes modestus</i> (Say, 1823)	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>D. nervosus</i> (Staeger, 1839)	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Glyptotendipes</i> gr. <i>glaucus</i> (Meigen, 1818)	-	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>G. mancurianus</i> (Edwards, 1929)	-	-	+	-	-	-	+	-	+
<i>G. paripes</i> (Edwards, 1929)	+	+	+	-	+	+	+	-	-
<i>Fleuria lacustris</i> Kieffer, 1924	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Parachironomus arcuatus</i> (Goetghebuer, 1919)	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>P. kuzini</i> Shilova, 1969	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Polypedilum</i> gr. <i>bicrenatum</i> Kieffer, 1921	+	-	+	+	-	+	-	+	-
<i>P. gr. nubeculosum</i>	+	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>P. pedestre</i> (Meigen, 1830)	-	-	+	-	-	-	+	-	-
Всего	9	6	11	8	11	13	12	11	10

Примечание. Жирным шрифтом выделены виды, встречаемость которых $\geq 50\%$, "+" – вид присутствует, "-" – отсутствует.

выявлено 35 НОТ, из них 17 – личинки хирономид (табл. 3). Моллюсков и олигохет было зарегистрировано 6 и 7 видов соответственно. Пиявки и личинки мокрецов были представлены равным количеством видов (по 2). В биотопе вне растительности (ст. 3) обнаружено 11 НОТ, включая хирономид, представленных девятью таксонами рангом ниже рода. Олигохеты и моллюски выявлены единично. Обнаружены личинки хирономид *Fleuria lacustris* (табл. 3).

Наибольшее видовое богатство донных беспозвоночных было отмечено в сообществах, сформированных *Butomus umbellatus* (ст. 6) и *Sparganium erectum* (ст. 7) (табл. 4), наименьшее число таксономических групп и видов бентоса – на ст. 2.

Хирономиды – основная таксономическая группа в биотопах с высшей водной растительностью, ее представляли от 3 до 8 таксонов рангом ниже рода на каждой станции. Максимальное число видов хирономид было зарегистрировано на ст. 3 в зоне открытой литорали. Незначительно (вплоть до полного отсутствия на ст. 7)

в бентосе растительных сообществ были представлены олигохеты. Пиявок и моллюсков было от 1 до 3 видов на отдельных станциях. На трех исследуемых биотопах встречались мокрецы (сем. Seratopogonidae), а на ст. 7 в растительном сообществе *Sparganium erectum* обнаружена личинка радужниц *Donacia* sp.

Виды, встречаемость которых $\geq 50\%$, отнесены к постоянным видам (табл. 3). Часть этих видов вошла в доминантный комплекс (табл. 5). Все виды доминантного комплекса представлены в бентосе растительных сообществ на ст. 5, 6.

В открытой литорали вне растительных сообществ (ст. 3) доминировали хирономиды *Polypedilum pedestre* и *Glyptotendipes glaucus*.

Относительно высокое фаунистическое сходство бентоса (67%) было отмечено между сообществами *Potamogeton perfoliatus* (ст. 4, 6), а также *P. lucens* (ст. 9) и *Persicaria amphibia* (ст. 5). Значительное сходство донной фауны открытой литорали (ст. 3) с бентосом сообществ *Nuphar lutea* (ст. 1) – 60% и *Persicaria amphibia* (ст. 5) – 55%. Хирономиды формировали основу обилия на всех станциях, за исключением сообществ *Potamogeton perfoliatus* и *Persicaria amphibia* (ст. 4 и 5 соответственно).

Таблица 4. Видовое богатство основных таксономических групп макробентоса биотопов

Группа	Станция								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Хирономиды	6	5	9	4	6	8	7	3	5
Олигохеты	2	1	1	1	1	1	0	4	3
Пиявки	1	0	0	2	0	1	1	1	0
Моллюски	0	0	0	1	3	3	1	3	1
Прочие	0	0	1	0	1	0	3	0	1
Всего видов	9	6	11	8	11	13	12	11	10

В бентосе этих сообществ равный вклад в формирование численности вносили хирономиды и олигохеты (рис. 1). Максимальные показатели обилия бентоса отмечены в сообществе *Sparganium erectum* (ст. 7) (рис. 1). Минимальная численность донных беспозвоночных была зарегистрирована в сообществе, сформированном *Potamogeton perfoliatus* (ст. 4), минимальная биомасса без учета крупных моллюсков – в сообществе *Persicaria amphibia* (ст. 5) (табл. 6). В открытой литорали численность бентоса достигала 2.8 тыс. экз./м², общая биомасса – 9.8 г/м². Хирономиды также формировали основу обилия бентоса на данном участке литорали – >80%.

В бентосе растительных сообществ за счет хирономид рода *Glyptotendipes* численно преобладали фитодетритофаги–фильтраторы (49%), по биомассе – за счет моллюсков–гастропод – фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели (52%). Менее всего были представлены хищники. По биомассе в растительных сообществах основными трофическими группами макрозообентоса были почти наравне фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели (за счет высокой биомассы крупных представителей рода *Chironomus*) и фитодетритофаги–фильтраторы.

В бентосе открытой литорали численно преобладали фитодетритофаги–фильтраторы, а по биомассе – фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели. Доля детритофагов–глодателей, представленных исключительно олигохетами в бентосе открытой литорали, была ниже, чем в бентосе растительных сообществ и по численности, и по биомассе. Доля хищников в донных сообществах растительных биотопов превышала таковую в бентосе открытой литорали меньше, чем. Во всех исследованных биотопах отсутствовали детритофаги–собиратели.

Таблица 5. Количественные характеристики доминантных видов макробентоса растительных биотопов

Таксон	Станция								
	1	2	4	5	6	7	8	9	
<i>Dreissena polymorpha</i>	–	–	–	50 1.1	150 60.7	–	1000 705.0	–	
<i>Viviparus viviparus</i>	–	–	100 191.2	50 73.6	100 106.5	–	50 29.5	50 167.1	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	300 1.7	–	400 1.6	1350 1.4	400 0.9	–	100 0.4	200 0.8	
<i>Chironomus</i> gr. <i>plumosus</i>	1000 7.0	300 3.8	100 2.1	200 1.9	300 0.5	200 6.1	2000 16.4	1450 18.9	
<i>Glyptotendipes glaucus</i>	–	550 1.1	100 0.9	500 0.5	1450 4.5	4000 18.3	–	700 1.4	
<i>G. paripes</i>	700 1.6	850 4.5	–	200 0.4	1400 7.6	6900 21.4	–	–	

Примечание. Над чертой – численность, экз./м², под чертой – биомасса, г/м², “–” – отсутствие вида.

При проведении оценки сапробности по методу Пантле–Букк по показателям макрозообентоса все основные биотопы с растительностью, за исключением сообщества *Sparganium erectum* (ст. 7), можно отнести к α -мезосапробной зоне (табл. 6), биотоп открытой литорали без высшей

водной растительности и сообщество *S. erectum* (ст. 7) – к β -мезосапробным участкам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Заращение акватории заказника происходит по традиционной схеме (Катанская, 1981) – сменяющимися экологическими поясами от берега в глубь водоема, с постепенным изреживанием сообществ. Низкое видовое разнообразие высшей водной флоры на акватории заказника связано с особенностями местообитания растений и границами учета. Все выявленные виды произрастали в воде и относились к типичным для Верхней Волги водным и прибрежно-водным растениям (Папченков, 2001).

Выраженная разница в составе и структуре растительных сообществ в северной и южной частях акватории была связана с морфологией берега и наличием притоков в его северной части, обеспечивающих снос органического вещества в водоем. В северной части акватории в структуре флоры выявлены виды *Lemna minor*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens* и *Nymphaea alba*, для которых средой обитания служат олигосапробные и β -мезосапробные воды (Кокин, 1982). Принимая во внимание отсутствие выше по течению источников органического загрязнения, органическое вещество, представленное в водоеме, можно рассматривать как автохтонное. *Sparganium erectum* на севере акватории может выступать в качестве основного источника органического вещества, поскольку ~80% биомассы растения приходится на ежегодно отмирающие органы (Беляков, Лапиров, 2015). В условиях отсутствия ярко выраженного течения растительные остатки, с большей долей вероятности, локализируются в месте произрастания растения.

Отметим, что физическое влияние высшей водной флоры на среду обитания гидробионтов проявляется на уровне создания препятствий в

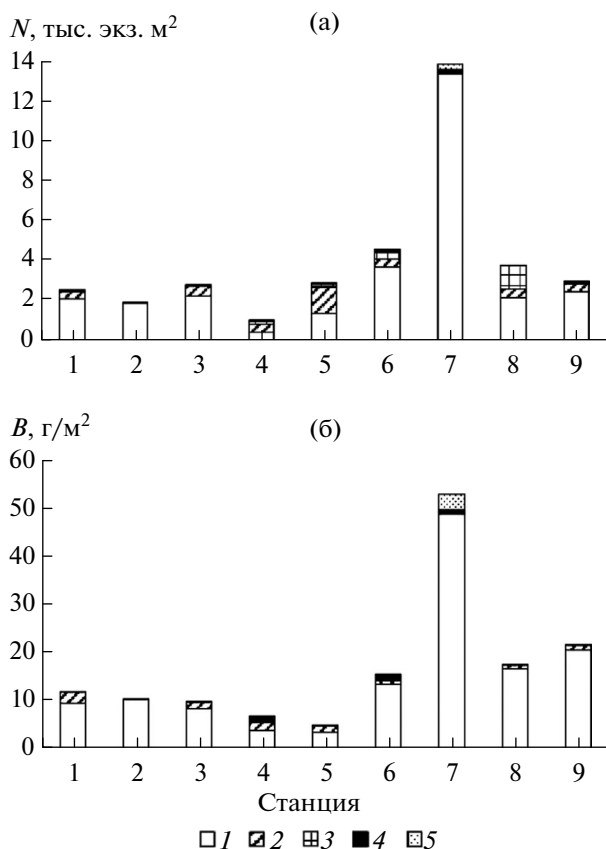


Рис. 1. Численность (а) и биомасса (б) основных групп макрозообентоса исследованных биотопов. Биомасса приведена без учета моллюсков. 1 – хирономиды, 2 – олигохеты, 3 – моллюски, 4 – пиявки, 5 – прочие.

Таблица 6. Основные характеристики макробентоса биотопов

Показатель	Станция								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
N	2.5	1.9	2.8	1.0	2.9	4.6	13.8	3.8	3.0
B	11.8	10.2	9.8	197.9	134.9	191.8	65.6	754.2	188.8
B_m	11.8	10.2	9.8	6.7	4.7	24.6	52.9	19.7	21.7
S	9	6	11	8	11	13	12	11	10
H_N	2.4	2.0	2.8	2.6	2.5	2.8	2.1	2.1	2.3
H_B	2.5	2.0	2.9	0.4	0.4	0.6	2.2	0.4	0.6
I	14	3	18	40	47	9	0	12	14
C	2.8	2.6	1.7	2.6	2.9	2.5	2.3	2.6	2.7

Примечание. N – численность, тыс. экз./м²; B – биомасса, г/м²; B_m – биомасса моллюсков, г/м²; S – число видов в пробе; H_N – индекс Шеннона с учетом численности, бит/экз.; H_B – индекс Шеннона с учетом биомассы, бит/г; I – индекс Гуднайта–Уигли; C – сапробность.

виде плотно сомкнутых стеблей в сообществах *Zizania latifolia*, *Sparganium erectum*, *Scirpus lacustris* и *Butomus umbellatus*, при этом разреженные сообщества (*Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens*) почти не оказывают “барьерного” воздействия, обеспечивая свободный транзит через сообщество. Средообразующее действие высшей водной флоры распространяется и на другие компоненты биоценоза — зоопланктон, зоофитос (фитофильная фауна), макрозообентос и т.д. (Жгарева, 2007; Гаврилко, 2021; Ивичева, 2021; Воронин, Копытина, 2023).

Известно, что зарослевая (фитофильная) фауна во многом формирует бентосные сообщества под растениями, поскольку гидробионты свободно перемещаются между двумя биотопами (Пряничникова, Жгарева, 2020; Ивичева и др., 2021). Выявленное в нашем исследовании доминирование хирономид в зоофитосах также подчеркивается авторами в сообществах рода *Potamogeton* (Hargeby et al., 1994; Pieczyńska et al., 1998), *P. amphibia* (Bogut et al., 2007). В ряде работ комплекс доминирующих видов на тех же видах растений совпадает: например, показано доминирование хирономид *Endochironomus albipennis* и *Cricotopus* gr. *sylvestris* в зарослях рода *Potamogeton* (Kornijów, 1989), родов *Glyptotendipes* и *Endochironomus albipennis* в зарослях *Persicaria amphibia* (Dvořák, Bestz, 1982).

Отмечена приуроченность отдельных видов хирономид к типу зарослей (Зимбалевская, 1981). *Endochironomus albipennis* указан как обитатель погруженных зарослей с развитой листовой поверхностью, *Glyptotendipes gripekoveni* и *Cricotopus* gr. *sylvestris* — как обитатели воздушно-водной растительности. В то же время, в работе (Dvořák, Bestz, 1982) виды рода *Glyptotendipes* отмечены как обитатели погруженно-водных растений.

У отдельных представителей хирономид, доминантных видов фитофильной фауны, принадлежность к трофическим группам также может различаться у разных авторов. Так, представители рода *Glyptotendipes* указаны как фильтраторы (Зимбалевская, 1981). Однако другие авторы относят эти виды к факультативным фильтраторам, собирающим пищу с поверхности (Яковлев, 2005), или указывают хирономид рода *Glyptotendipes* в качестве минеров (Dvořák, Bestz, 1982). Личинки *G. glaucus* питаются фильтрационным способом, но могут соскабливать с поверхности субстрата различный материал (цианобактерии, зеленые и диатомовые водоросли) вблизи отверстия чехлика или мины (Калугина, 1959). По данным (Дурнова, 2010), для представителей рода *Glyptotendipes* адаптации личинок к бентосному или минирующему образу жизни выражаются в особенностях строения ментума (крутизны дуги ментума, формы его зубцов) и строения зубцов в основании максилл. Обычно массовым видом, заселяющим погруженные субстраты, является *G. glaucus*, его личинки обитают на разнообразных субстратах, предпочи-

тая погруженную древесину и разлагающиеся части водных макрофитов. Они способны обитать внутри субстратов (гнилой древесине, разлагающихся листьев и стеблей водных макрофитов), а также обрастать самые разнообразные подводные субстраты — камни, коряги, раковины моллюсков (Дурнова, 2010). Поэтому мы придерживаемся точки зрения, что *G. glaucus* и *G. paripes* по типу питания — фитодетритофаги—фильтраторы (Гаевская, 1966; Зимбалевская, 1981; Монаков, 1998). В нашем случае именно фитодетритофаги—фильтраторы были доминирующей трофической группой в бентосе исследуемых растительных сообществ.

Не выявлена приуроченность видов зообентоса к определенному виду растений. Максимальные показатели донных беспозвоночных, в целом, и обилия хирономид рода *Glyptotendipes*, в частности, были отмечены в сообществе *Sparganium erectum*. Приуроченность этих видов к сообществам, формируемым родом *Sparganium*, отмечена в работе (Гаевская, 1966). В целом личинки рода *Glyptotendipes*, доминируя в сообществах зообентоса и зооперифитона, вносят существенный вклад в их продукцию и активно потребляются рыбами-бентофагами (Константинов, 1958). По-видимому, высокие количественные показатели макрозообентоса в сообществе *Sparganium erectum* связаны с тем, что данный вид может формировать достаточно устойчивые заросли, способные накапливать и удерживать значительные количества отложений, и за счет особенностей вегетации формировать запасы органического вещества, необходимого для питания донных беспозвоночных (Asaeda, 2010). Следует отметить, что только в бентосе данного растительного сообщества зарегистрированы представители радужниц (сем. Chrysomelidae) — *Donacia* sp., образующих консортивные (трофические) связи с растениями рода *Sparganium* (Гаевская, 1966; Беньковский, 1998).

Еще один доминант в исследованных сообществах — представитель группы хирономид *Chironomus* gr. *plumosus*, включающей в себя 12 морфологически сходных видов (Kiknadze et al., 2005), — был зарегистрирован во всех биотопах с наибольшим развитием в растительных сообществах *Zizania latifolia* (ст. 8) и *Potamogeton lucens* (ст. 9). По типу питания представители этой группы относятся к фитодетритофагам—фильтраторам + собирателям. Источником их питания служат бактерии, живые и отмершие водоросли, детрит (Мотыль..., 1983). За счет крупных размеров личинок *Chironomus* gr. *plumosus* может формировать значительные биомассы бентоса, будучи кормовым объектом для рыб—бентофагов в верхневолжских водохранилищах — леща и густеры (Щербина, 2012).

Олигохеты были второй группой в бентосе растительных сообществ по видовому разнообразию и количественным характеристикам. В доминантном комплексе их представлял единственный вид —

Limnodrilus hoffmeisteri (табл. 5). Он присутствовал в бентосе шести растительных сообществ из восьми. Этот вид обитает в илистых, песчаных и крупнодетритных грунтах водоемов, индикатор органического загрязнения и низкого содержания растворенного кислорода, устойчив к загрязнению (Воробьев и др., 2008). По типу питания – детритофаг–глотатель, служит кормовым объектом рыб–бентофагов (Щербина, 2012). По численности олигохет с помощью индекса Гуднайта–Уитли, рекомендованного ГОСТ 17.1.3.07-82², можно определять класс качества вод. В целом, по полученным результатам все исследованные биотопы можно отнести к чистым (ст. 1, 2, 6–9), условно чистым (ст. 3) и слабозагрязненным (ст. 4, 5).

Высокие показатели обилия донных беспозвоночных были отмечены в сообществах, формируемых *Zizania latifolia* и *Butomus umbellatus*. Это может быть связано с особенностями формирования сообществ данными видами растений, когда плотность расположения растений способствует накоплению органического вещества и защищает донных беспозвоночных от хищников, а также с присутствием в этих растительных сообществах ценозообразующего моллюска *Dreissena polymorpha*. Моллюски доминируют в донных сообществах за счет своих крупных размеров и соответственно большому вкладу в общую биомассу бентоса. *Dreissena polymorpha* – это ценозообразующий двустворчатый моллюск (Каратаев и др., 1994). В местах ее скопления формируется специфическое сообщество гидробионтов, что и послужило поводом для выделения в водоемах одного из наиболее продуктивных биоценозов – биоценоза *D. polymorpha* (Каратаев и др., 1994; Molloy et al., 1997; Пряничникова, 2012). В наших исследованиях дрейссена присутствовала в бентосе трех растительных сообществ: *Persicaria amphibia*, *Butomus umbellatus* и *Zizania latifolia*. Однако в сообществе *Z. latifolia* (ст. 8) были отмечены ее значительные количественные показатели (табл. 5). Такие величины численности и биомассы дрейссены (>500 г/м²) позволяют называть это донное сообщество биоценозом *Dreissena* (Щербина, 2009; Пряничникова, 2012). Она меняет условия обитания для гидробионтов, образуя удобный субстрат с многочисленными и разнообразными убежищами для поселения целого ряда макробеспозвоночных (Каратаев и др., 1994; Пряничникова, 2012). В бентосе растительного сообщества, сформированном *Zizania latifolia*, отмечена максимальная численность олигохет сем. Tubificidae, что типично для биоценоза *Dreissena* (Каратаев и др., 1994; Пряничникова, 2012).

Таким образом, в сообществах, формируемых *Zizania latifolia* и *Butomus umbellatus*, очень сложно

выявить закономерности формирования бентоса, поскольку помимо особенностей растительного сообщества существенное влияние на донных беспозвоночных оказывает и моллюск *Dreissena polymorpha*.

В целом, бентос растительных сообществ мелководья Горьковского водохранилища на участке заказника в августе 2021 г. характеризуется как хириноmidно-олигохетный, в то время как в открытой литорали преобладали хириноmidы. Следует отметить значительную роль моллюсков в формировании бентоса в растительных сообществах. По классификации ГосНИОРХ (Пидгайко и др., 1968), по обилию макрозообентоса исследованные участки растительных сообществ можно отнести к высококормным и весьма высококормным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Флора акватории заказника “Ярославский” была представлена 11 видами макрофитов, принадлежавших 10 родам и 9 семействам, >60% видов – гидрофиты. Выявлены один тип растительности, две группы классов формаций, три класса формаций, четыре группы формаций и 15 ассоциаций. Общая площадь зарастания акватории достигала 22–25%, наибольшую площадь занимали гелофит *Zizania latifolia* и гидрофиты *Nuphar lutea* и *Potamogeton lucens*. Основная масса растительных сообществ сосредоточена в местах впадения притоков.

Всего в бентосе растительных сообществ выявлено 35 НОТ. Наиболее высокое видовое богатство донных беспозвоночных отмечено в сообществах *Butomus umbellatus* и *Sparganium erectum*. Хириноmidы – доминирующая таксономическая группа в биотопах с высшей водной растительностью. Максимальное число видов хириноmid отмечено в зоне открытой литорали. Хириноmidы создавали основу обилия всех выявленных сообществ за исключением сообществ *Potamogeton perfoliatus* и *P. amphibia*. В бентосе этих двух сообществ равный вклад в формирование (повтор) численности бентоса вносили хириноmidы и олигохеты. Максимальные показатели обилия бентоса отмечены в сообществе *Sparganium erectum*. В бентосе растительных сообществ за счет хириноmid рода *Glyptotendipes* численно преобладали фитодетритофаги–собиратели, по биомассе (за счет моллюсков–гастропод) – фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели. В бентосе открытой литорали преобладали фитодетритофаги–фильтраторы. Во всех исследованных биотопах отсутствовали детритофаги–собиратели. В сообществе *Sparganium erectum* высокое обилие макрозообентоса можно объяснить формированием устойчивых зарослей, которые могут накапливать и удерживать значительные количества отложений, и за счет особенностей вегетации формировать запасы органического вещества, необходимого для питания донных беспозвоночных. В сообществах, формируемых *Zizania latifolia* и *Butomus umbellatus*,

² ГОСТ 17.1.3.07-82. Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков (введен в действие постановлением Госстандарта СССР от 19 марта 1982 г. № 1115).

очень сложно выявить влияние растительности на формирование (повтор) и функционирование бентоса, поскольку помимо особенностей растительного сообщества (плотные заросли, большое количество органического вещества и т.д.), существенное воздействие на формирование донной фауны оказывает моллюск *Dreissena polymorpha*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по договору № 24 от 02.04.2021 г НИР “Высшая водная растительность как средообразующий фактор в популяциях макробоентоса в условиях Костромских разливов Горьковского водохранилища в границах ГПЗ ФЗ Ярославский” и в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ №121051100109-1. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баклановская Т.Н.* 1956. Фауна зарослей авандельты Волги и ее значение в питании молоди карповых // Тр. ВНИРО. М.: Пищепромиздат. Т. 32. С. 230.
- Беляков Е.А., Лапиров А.Г.* 2015. Анализ аллокационных спектров и репродуктивного усилия монокарпических побегов некоторых представителей рода *Sparganium* L. // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 71(74). С. 41.
- Беньковский А.О.* 1998. Биология пресноводных листоедов – радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН.
- Воробьев Д.С., Франк Ю.А., Залозный Н.А. и др.* 2008. К вопросу устойчивости *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta, Tubificidae) к нефтяному загрязнению // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 2. С. 83.
- Воронин Л.В., Копытина Н.В.* 2023. Микобиота отмерших фрагментов тростника, погруженных в воду (Ярославская обл., Россия) // Биология внутр. вод. № 1. С. 20.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223010199>
- Гаврилко Д.Е.* 2019. Структурно-функциональная организация сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений (на примере водотоков Нижегородской области): Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет.
- Гаевская Н.С.* 1966. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука.
- Дурнова Н.А.* 2010. Хиროномиды перифитона водоемов Саратовской области: экологические особенности, морфология, цитогенетика (Diptera, Chironomidae, Chironomini): Дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Жаева Н.Н.* 2007. Фауна зарослей // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 249.
- Зимбалева Л.Н.* 1981. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ: (Экологический очерк). Киев: Наук. думка.
- Ивичева К.Н., Комарова А.С., Угрюмова Е.В., Филоненко И.В.* 2021. Сообщества беспозвоночных зарослей макрофитов разнотипных водных объектов Вологодской области // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 94(97). С. 94.
<https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-94-104>
- Извекова Э.И.* 1975. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хиროномид Учинского водохранилища: Автореф. дис...канд. биол. наук. М.: Изд-во Моск. ун-та.
- Калугина Н.С.* 1959. К биологии некоторых хиროномид Учинского водохранилища (род *Endochironomus* Kieff., род *Glyptotendipes* Kieff. и др.) // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 283.
- Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П., Афанасьев С.А. и др.* 1994. Место вида в биоценозах // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука. С. 180.
- Катанская В.М.* 1981. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР: методы изучения. Л.: Наука.
- Кокин К.А.* 1982. Экология высших водных растений. Москва: Изд-во МГУ.
- Константинов А.С.* 1958. Биология хиროномид и их развитие // Тр. Саратов. отд. ВНИОРХ. Т. 5. С. 356.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И.* 2009. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Маевский П.Ф.* 2014. Флора средней полосы европейской части России. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Монаков А.В.* 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* 1976. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ верхней Волги // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. № 33(36). С. 3.
- Москалев В.А.* 2010. Питание уток на водоемах Карельского перешейка // Русский орнитологический журн. Т. 19. № 608. С. 1962.
- Мотыль: систематика, морфология, экология, продукция. 1983. М.: Наука.
- Мухин И.А., Лопичева О.Г.* 2017. Инфузории эпифитона прибрежья Костромского разлива // Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи. С. 61.
- Мухортова О.В.* 2008. Сообщества зоопланктона пеллагали и зарослей высших водных растений разнотипных водоемов Средней и Нижней Волги. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Папченков В.Г.* 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ.
- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И. и др.* 1968. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. Т. 67. С. 205.

- Пряничникова Е.Г. 2012. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: Дис.... канд. биол. наук. Борок.
- Пряничникова Е.Г. 2021. Макробентосозер Вожеи Лача // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 94(97). С. 77.
- Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н. 2020. Фауна макро-беспозвоночных озера Неро // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 91(94). С. 87. <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2020-73-86>
- Щербина Г.Х. 2012. Роль донных макробеспозвоночных в питании рыб-бентофагов в Волжских водохранилищах // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Ижевск: Пермьяков С.А. С. 366.
- Щербина Г.Х. 2009. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Ин-т озераведения РАН.
- Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Ч. 2. Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН.
- Asaeda T. 2010. Fine sediment retention as affected by annual shoot collapse: *Sparganium erectum* as an ecosystem engineer in a lowland stream // River Res. Appl. V. 26. P. 1153.
- Bogut I., Vidakovic J., Palijan G., Cerba D. 2007. Benthic macroinvertebrates associated with four species of macrophytes // Biologia. V. 62. № 5. P. 600.
- Dvořák J., Bestz E.P.H. 1982. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships // Hydrobiologia. V. 95(1). P. 115.
- Hargeby A., Andersson G., Blindow I., Johansson S. 1994. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes // Hydrobiologia. V. 279(1). P. 83.
- Kiknadze I.I., Wang X., Istomina A.G., Gunderina L.I. 2005. A new Chironomus species of the plumosus sibling-group (Diptera, Chironomidae) from China // Aquat. Insects. V. 27(3). P. 199.
- Kornijów R. 1989. Seasonal changes in the macrofauna living on submerged plants in two lakes of different trophy // Archiv für Hydrobiol. V. 117. P. 49.
- Molloy D.P., Karataev A.Y., Burlakova L.E. et al. 1997. Natural Enemies of Zebra Mussels: Predators, Parasites, and Ecological Competitors // Rev. Fish. Sci. V. 5. № 1. P. 27.
- Pieczynska E., Kołodziejczyk A., Rybak J.I. 1998. The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities // Hydrobiologia. T. 391. P. 9.

Macrozoobenthos of Communities of Higher Aquatic Vegetation

E. G. Pryanichnikova^{1,*}, A. V. Tikhonov², E. A. Flerova³,
M. I. Andreeva⁴, A. S. Klyuchnikov⁵

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

²Federal Williams Research Center of Forage Production & Agroecology, Lobnya, Russia

³Yaroslavl State University P.G. Demidova, Yaroslavl, Russia

⁴National Park "Pleshcheyevo Lake", Pereslavl-Zalessky, Russia

⁵Yaroslavl State Technical University, Yaroslavl, Russia

*e-mail: pryanichnikova_e@mail.ru

The article presents the results of a comprehensive study of two components of the aquatic biocenosis: its floristic component and benthos in the shallow waters of the Gorky Reservoir within the water area of the Yaroslavsky nature reserve. The composition and structure of plant communities at the boundary of the macrophyte belt was assessed, followed by the identification of dominant associations. In parallel, the taxonomic composition and quantitative characteristics of macrozoobenthos were assessed in the main plant biotopes. Plant communities in the water area are represented by two ecological groups: helophytes and hydrophytes. Macrophytes occupy up to 25% of the water area of the shallow area of the studied water body. Most of the plant communities are concentrated in the northern and northeastern parts of the reserve. 11 species of macrophytes belonging to 10 genera and 9 families were noted. In macrophyte communities, 8 typical associations were identified, where benthos sampling was carried out. In the benthos of typical macrophyte associations, 35 lower definable taxa (LTOs) were identified, of which 17 LUTs are chironomid larvae. In the biotope, 11 HOTs were found out of vegetation. The highest species richness of benthic invertebrates was noted in the communities of *Butomus umbellatus* L. (1753) and *Sparganium erectum* L. The benthos of plant communities in August 2021 can be characterized as chironomid-oligochaete, while chironomids dominated in the open littoral. Mollusks played a significant role in the formation of benthos in plant communities. The maximum quantitative indicators of benthic invertebrates in general and the abundance of chironomids of the river. Glyptotendipes in particular have been noted in the community of the burr *Sparganium erectum*. This is probably due to the morphological structure of this plant and the specifics of the formation of the community by this species. The benthos of plant communities was dominated by phytodetritophages—filterers and phytodetritophages—filterers + gatherers, while in the open littoral, phytodetritophages—filterers prevailed. In all studied biotopes, there were no detritophages—gatherers. In general, according to the abundance of macrozoobenthos, the areas of plant communities can be classified as high-nutrient and very high-nutrient.

Keywords: macrozoobenthos, macrophytes, communities, species composition, Gorky Reservoir

УДК 551.583:597-19(282.245.413.5)

ВЛИЯНИЕ ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА НА ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ РЫБ ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2024 г. Ю. В. Герасимов^{a, *}, Ю. И. Соломатин^a, М. И. Базаров^a,
О. М. Лапшин^b, А. И. Цветков^a

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

^bВсероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия
*e-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 29.11.2022 г.

После доработки 23.01.2024 г.

Принята к публикации 25.01.2024 г.

В результате потепления климата в водоемах Верхней Волги (например, в Рыбинском водохранилище) заметно увеличились среднегодовые показатели температуры воды. Потепление и последующее за ним ухудшение кислородного режима оказали заметное влияние на большую часть популяций рыб, населяющих водоемы умеренной зоны, что привело к изменениям в популяционной структуре многих видов рыб. С периодом потепления в Рыбинском водохранилище совпали такие явления, как исчезновение или резкое снижение численности холодноводных видов (снетка, ряпушки, налима) и крупной щуки. Исчезновение в Рыбинском водохранилище снетка и сложившийся благоприятный температурный режим способствовали появлению и быстрому увеличению численности каспийского вселенца – черноморско-каспийской тюльки, занявшей опустевшую нишу снетка и ставшей вместо него доминирующим видом в пелагиали водоемов Верхней Волги. Потепление привело к уменьшению численности и снижению темпа роста налима и щуки. На многие виды (ерша, судака, окуня и плотву) потепление оказало опосредованное воздействие через дефицит кислорода или трансформацию кормовой базы, что также привело к уменьшению их численности и снижению темпа роста.

Ключевые слова: потепления климата, бассейн Верхней Волги, Рыбинское водохранилище, увеличение температуры воды, холодноводные рыбы, численность, темп роста, питание

DOI: 10.31857/S0320965224040074, **EDN:** YJ TZTL

ВВЕДЕНИЕ

На территории европейской части России за последние 30 лет отмечается стабильный тренд на увеличение темпа повышения температур воздуха. По данным исследователей он составляет 0.49–0.53°C/10 лет, температуры воды в Рыбинском водохранилище в среднем – 0.76°C за 10 лет с максимальным значением в июле – 1°C/10 лет (Литвинов и др., 2012; Литвинов, Законнова, 2014; Законнова, Литвинов, 2016). При этом постепенно происходит исчезновение границ “межсезонья”, уменьшение сроков ледостава. По многолетним данным средняя дата очищения Рыбинского водохранилища ото льда – 3 мая. В период потепления (1976–2010 гг.) повышение температуры воздуха в зимние месяцы способствовало более раннему очищению ото льда акватории водохранилища. Средняя продолжительность периода, свободного ото льда, увеличилась с 193 до 220 сут (Литвинов и др., 2018). В связи с этим изменились сроки перехода температуры воды через

экологически важные ее значения. До потепления переход температуры через 4°C весной (установление гомотермии) наблюдали в среднем 6 мая, через 10°C (начало биологического лета) – 19 мая, в настоящее время даты сместились на 4 и 16 мая соответственно. Аналогичная картина наблюдается осенью, когда даты обратного перехода приходятся на более поздние сроки. В результате продолжительность вегетационного (безледного) периода в водохранилище увеличилась на 20 сут (Литвинов и др., 2012).

В водохранилище значительно возросло количество декад с температурой $\geq 20^\circ\text{C}$ (вторая декада июля на 31.6%, первая декада августа – на 36.4%), зарегистрирован сдвиг периода максимального прогрева водохранилища на третью декаду июля – первую декаду августа.

Повышение температуры имело негативные последствия, связанные с качеством водной среды, особенно с трансформацией циклов биогенных элементов (С, N, P), их повторного вовлече-

ния в циркуляцию в воде, которое приводило к увеличению растворенного в воде органического вещества, снижению прозрачности и содержания кислорода в придонных слоях воды.

Впервые массовое ухудшение кислородного режима в открытой акватории водохранилища выявлено в 2010 г., когда разница температур была лишь 3°C (у поверхности 29°C, у дна – 26°C) за счет значительного прогрева всей толщи воды (Лазарева и др., 2012, Лазарева, 2014). Аноксию наблюдали в придонном слое воды высотой 3–5 м над дном, она сопровождалась интенсивным выделением газов из донных отложений (Лазарева и др., 2018).

К 2013 г. количество участков с содержанием кислорода <4 мг/л достигло 20–25% акватории, максимальная мощность слоя с дефицитом кислорода увеличилась с 5 до 7 м над дном. Дефицит кислорода – основная причина уменьшения численности моллюсков-фильтраторов, наблюдаемого в донных сообществах водохранилища. После 2010 г. количество велигеров дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) и их функциональные характеристики снизились в 5–6 раз (Лазарева и др., 2015). Их вклад в общую фильтрацию воды гидробионтами упал в 5–7 раз (с 40% до 6–8%). В настоящее время это сказывается на самоочищающей способности вод водохранилищ (Лазарева и др., 2015) и, вероятно, приведет к дальнейшему ее снижению и ухудшению качества воды в ближайшем будущем.

Помимо этого, меняется таксономический состав гидробионтов. Появляются новые, более эвритермные виды, одни экологические группировки сменяются другими (Перова и др., 2018; Лазарева и др., 2018).

Потепление и последующее за ним ухудшение кислородного режима оказало заметное влияние на большую часть популяций рыб, населяющих водоемы умеренной зоны. Но процесс потепления климата совпал по времени со значительными социальными преобразованиями в Российской Федерации, что, в свою очередь, отразилось и на рыбном хозяйстве страны и стало следствием менее эффективного регулирования и контроля над промыслом в 1990–2010 годах. по сравнению с 1980-ми. Следствием снижения контроля стало увеличение интенсивности нелегального изъятия рыбы. Это значительно осложнило разделение влияния антропогенных и естественных факторов, поскольку и те, и другие стали причиной заметных изменений в рыбных сообществах водоемов Верхней Волги. Среди верхневолжских водохранилищ наиболее исследовано Рыбинское водохранилище: динамику популяционных показателей рыб, обитающих в нем, непрерывно регистрировали на протяжении >70 лет, что и стало причиной выбора этого водоема.

Цель настоящей работы – исследовать влияние потепления климата и его последствий на по-

пуляции массовых видов рыб водоемов Верхней Волги на примере Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Плотность распределения и размерно-видовой состав рыбного населения Рыбинского водохранилища определяли методом тралово-акустической съемки. Исследования проводили с борта научно-исследовательского судна Института биологии внутренних вод РАН, оснащенного гидроакустической аппаратурой и системой кормового траления разноглубинными тралами. Материал собирали в открытой части Рыбинского водохранилища в летне-осенний период по единой сетке из 20 станций.

Отлов рыбы в придонном слое и в толще воды осуществляли с помощью донного и пелагического тралов. Параметры донного трала – горизонтальное раскрытие 18 м, вертикальное раскрытие 2 м, ячея в кутке 20 мм; пелагического трала – горизонтальное раскрытие 17 м, вертикальное раскрытие 1.8 м, ячея в кутке 4 мм.

На каждой станции проводили по три траления. Пелагическим тралом тралили в поверхностном слое и на горизонтах от 2 до 6 м в зависимости от вертикального распределения рыб, которое оценивали по данным гидроакустики. Длина ваеров 75 м, продолжительность траления 10 мин, скорость судна ~4.5 км/ч. Третье траление осуществляли донным тралом в придонном слое. Длина ваеров 100 м, продолжительность траления 30 мин, скорость судна ~4.5 км/ч.

Гидроакустические съемки проводили во время тралений, а также по предварительно запланированным пилообразным галсам. Использовали научный эхолот Simrad EY500 с антенной ES120-7C (рабочая частота 120 кГц, расщепленный луч, круговая диаграмма направленности, угол луча 7°), съемки проводили согласно современным методикам и рекомендациям (Simmonds, MacLennan, 2005; Parker-Stetter et al., 2009).

Во время исследований осуществляли сквозную калибровку гидроакустической аппаратуры по образцовой металлической сфере. Обработку полученной информации проводили с помощью программного обеспечения Myriax Echoview v. 5.0.

Средний размер, массу рыб и видовой состав скоплений определяли по траловым уловам. Весь улов обрабатывали в судовой лаборатории согласно общепринятой методике (Правдин, 1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящее время список рыб Рыбинского водохранилища, учитывая виды, вселившиеся в водоем в последнее время, а также виды, обнаруженные по единичным поймам, включает 54 вида. В настоящей работе представлены мате-

риалы по наиболее массовым из них. Эти виды населяли водохранилище задолго до наступления потепления, за исключением черноморско-каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840)). Многие из них играют существенную роль в рыбном промысле с первых лет существования Рыбинского водохранилища и до настоящего времени. По характеру ответной реакции на потепление эти виды разделены на две группы.

Группа I. Виды, на популяции которых потепление оказало прямое воздействие, ставшее основной причиной снижения их численности.

Снеток (жилая форма европейской колюшки (*Osmerus eperlanus* (L., 1758)) – мелкий короткоцикловый вид-вселенец Рыбинского водохранилища. Доминировал в пелагиали Рыбинского водохранилища с 1950-х до середины 1990-х годов.

До зарегулирования на затопленном в настоящее время участке р. Волги снеток периодически появлялся (Арнольд, 1925), но его натурализация в речных условиях не происходила. После зарегулирования первые сведения о появлении снетка в Рыбинском водохранилище поступили от рыбаков в 1943 г., – он появился в первый же год после заполнения водохранилища и стал постоянно отмечаться в контрольных уловах. В 1949 г. был организован промышленный лов снетка с применением мелкоячейных орудий лова (Васильев, 1951). За весь период его обитания в Рыбинском водохранилище трижды наступали периоды, когда популяция снетка резко снижала свою численность. Причиной этого были аномально жаркие летние месяцы или низкие уровни заполнения водохранилища. Влияние температуры обусловлено тем, что снеток – холодноводный вид, его верхняя летальная температура 26–27°C (Иванова, Лапкин, 1982). В аномально жарком 1972 г. в течение летних месяцев температура в водохранилище не опускалась ниже 25°C, т. е. среднемесячная температура в июле превысила многолетнюю “норму” (19.6°C) почти на 6°C (Буторин, Смирнов, 1973; Буторин и др., 1982). Столь высокие для Рыбинского водохранилища того периода летние температуры привели к гибели большей части популяции снетка. Уловы сократились в 35 раз (Пермитин, Половков, 1977; Иванова, 1982).

Для популяции снетка, который является псаммофилом, критичны и очень низкие уровни заполнения водохранилища, когда остаются необводненными песчаные мелководья, нерестилища снетка. Так, в 1952 г. на период нереста снетка уровень был ниже среднего многолетнего на 1.58 м. Незалитыми оказались >700 км² прибрежья. В результате численность популяции резко сократилась, уловы упали в 10 раз – со 150 т в 1952 г. до 15 т в 1953 г. (Васильев, 1955). В мае 1996 г. при еще более низком уровне (ниже среднего многолетнего на 1.70 м), чем в 1952 г., неза-

литыми оказались 854 км² мелководий. В результате осенью в контрольных уловах было отмечено всего 19 особей в возрасте 1+ и 2+, сеголетки вообще отсутствовали. Уловы снетка уменьшились с 1045–2117 экз./10 мин траления в 1994–1995 г. до 37 экз./10 мин траления в 1996 г.

В конце 1990-х годов сочетанное действие низкого уровня 1996 г. и прогрессирующее потепление к началу 2000-х годов привело к постепенному исчезновению снетка из Рыбинского водохранилища. В 1998 г., на фоне снижения численности, изменилось и его распределение – впервые за несколько предшествующих десятилетий снеток был обнаружен лишь на 50% контрольные траловых станций. В 2002 г. он полностью исчез из Рыбинского водохранилища и до настоящего времени так и не восстановил свою численность (Рыбы..., 2015).

В начале 2000-х годов опустевшую нишу заняла черноморско-каспийская тюлька (*Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840)) – как и снеток, мелкий короткоцикловый вид-вселенец. Снеток доминировал в пелагиали Рыбинского водохранилища с 1950-х до середины 1990-х годов, тюлька – с начала 2000-х годов по настоящее время.

После полного исчезновения снетка в Рыбинском водохранилище (в 2002 г.) в последующие годы отмечены два периода, когда снеток опять появлялся в водохранилище (табл. 1). Оба раза этому предшествовало появления снетка в верховьях Шекснинского плеса, поскольку водоемом-донором в 1950-е (Васильев, 1950; Поддубный, 1971) и в 2000-е годы было Белое озеро, из которого снеток проникал в Рыбинское водохранилище по р. Шексна. В последующие годы снеток постепенно расселялся до центрального плеса водохранилища, но в годы с аномально высокой среднемесячной температурой воды в июле (в 2010 г. и 2021 г.), превышавшей 25°C, опять полностью исчезал (Герасимов и др., 2023). Это согласуется с многолетними данными (с 1950-х по 1990-е годы)

Таблица 1. Улов снетка за 10 мин траления пелагическим тралом за период с 2000 по 2021 гг.

Годы	Улов, экз.	Годы	Улов, экз.
2000	23	2011	0
2001	2	2012	1
2002	0	2013	19
2003	0	2014	5
2004	0	2015	6
2005	2	2016	2
2006	3	2017	49
2007	1	2018	122
2008	5	2019	28
2009	8	2020	0
2010	0	2021	0

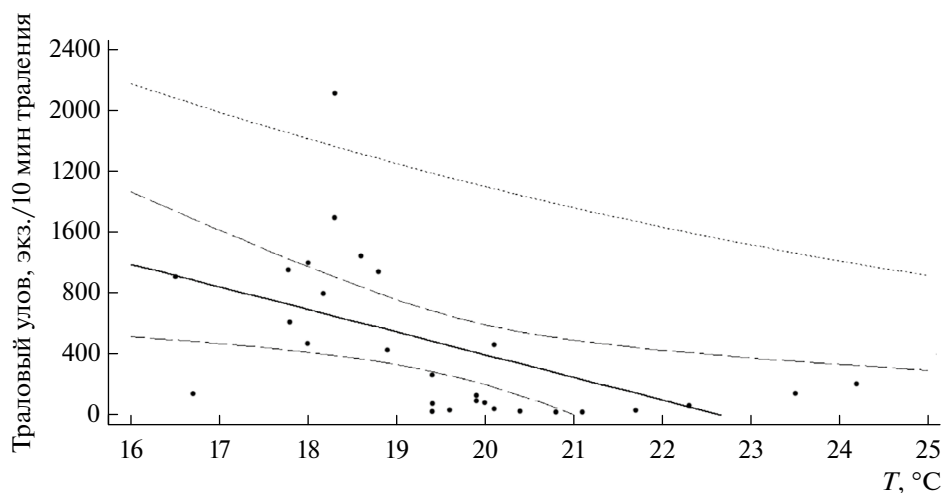


Рис. 1. Зависимость урожайности популяции снетка Рыбинского водохранилища от среднемесячной температуры воды (T) в июле ($r = -0.43$, $p = 0.01$).

по зависимости урожайности популяции снетка Рыбинского водохранилища от июльской температуры воды (рис. 1). За период с 1940-х и до середины 1990-х годов максимальные уловы регистрировались в годы, когда среднемесячная температура воды в июле была в диапазоне 18–19°C.

Европейская ряпушка (*Coregonus albula* (L., 1758)). Первое обнаружение ряпушки в водохранилище относится к 1940-м годам, Л.И. Васильев (1952), ссылаясь на сообщения рыбаков, указывает 1943 г., по данным А.А. Световидовой (1962), она появилась в 1948 г. По мнению всех исследователей (Васильев, 1950, 1952; Носков, 1956; Световидова, 1962), единственный возможный путь ее проникновения в Рыбинское водохранилище через р. Шексна из Белого озера (Вологодская обл.).

Ряпушка в Рыбинском водохранилище никогда не достигала промысловых скоплений, но присутствовала в уловах пелагического трала со 100%-ной встречаемостью. Будучи, как и снеток, холодноводным видом и псаммофилом, ряпушка в конце 1990-х годов в результате сочетанного действия низкого уровня 1996 г. и прогрессирующего потепления резко снизила свою численность. В 1997 г. в контрольных уловах сеголетки ряпушки отсутствовали. Но, в отличие от снетка, с начала 2000-х годов началось постепенное восстановление ее популяции (коэффициент регрессии $b = 0.37$; коэффициент корреляции $r = 0.51$; $p < 0.05$), в настоящее время численность ряпушки находится на уровне 1960-х годов. Устойчивость ряпушки к воздействию потепления обусловлена тем, что в годы с аномально высокими температурами отмечали увеличение доли ряпушки в уловах учетных донных тралов, т. е. ряпушка переживала неблагоприятные периоды с высокими температурами в придонных горизонтах. Так, даже в аномально теплом 2010 г. в открытой акватории

мелководного (средняя глубина 5 м) Рыбинского водохранилища разница температур была 3°C (у поверхности 29°C, у дна – 26°C) (Лазарева и др., 2012, 2014). В периоды аномально высокого прогрева воды в уловах пелагического трала ряпушка отсутствовала, однако в уловах донного трала ее отмечали в значительных количествах, и она была представлена всеми размерными группами (рис. 2). В том числе и особи с размерами <80 мм, которые в годы с “нормальными” для Рыбинского водохранилища температурами в придонных горизонтах не встречаются. В такие периоды ряпушка может переходить с планктонного питания на бентос (Королева и др., 2014).

Налим (*Lota lota* (L., 1758)). До образования Рыбинского водохранилища численность и промысловое значение налима в р. Волге с притоками были невелики (Кулемин, 1944). До заполнения Рыбинского водохранилища вид обитал на каменисто-галечных участках русел и поймы рек, и численность его популяций была низкой (Сергеев, 1959). В первые пять лет существования водохранилища налим не составлял существенной доли в промысловых уловах. Численность популяции начала заметно увеличиваться с середины 1940-х годов, в 1950-х его уловы уже превышали 200 т в год (Васильев, 1950). Максимальные уловы налима зарегистрированы в начале 1960-х годов (до 500 т, >17% общего вылова рыбы), затем начали снижаться и в 1970-е года были в ~2 раза ниже максимальных (153 ± 41 т).

Налим, как ряпушка и снеток, – холодноводный псаммофил. На численность более длиннопериодного, чем снеток и ряпушка, налима неблагоприятные условия нереста в 1996 г. повлияли в меньшей степени. Основным негативным фактором оказалось существенное потепление воды Рыбинского водохранилища. Именно с началом быстрого повышения температуры в начале 2000-х годов

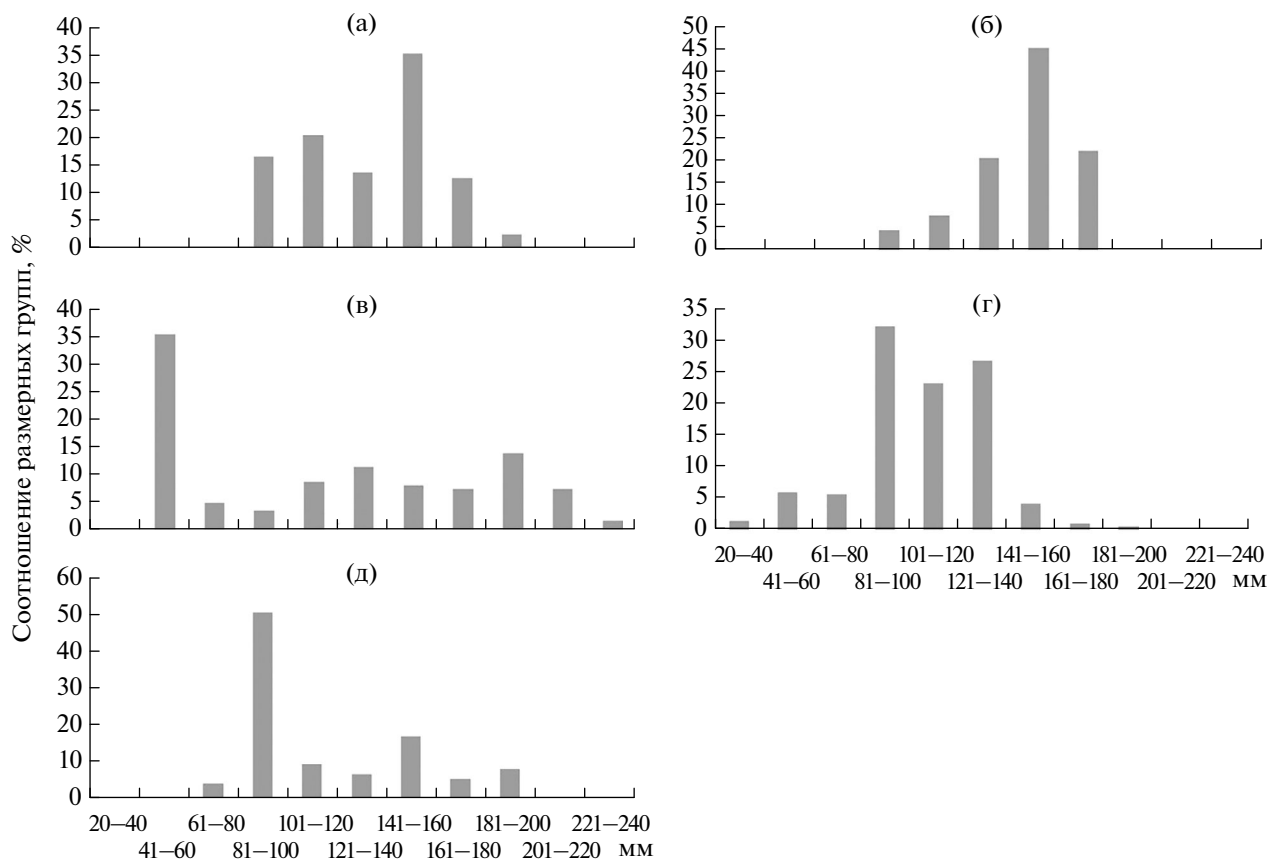


Рис. 2. Динамика размерной структуры ряпушки Рыбинского водохранилища из уловов донных тралов: а – 1960-е; б – 1980-е (с “нормальными температурами”); в – 1970-е; г – 1990-е; д – 2000-е (с экстремальными летними температурами) годы.

произошло резкое снижение численности популяции налима, что негативно сказалось на его учетных траловых и промысловых уловах (рис. 3).

Численность популяции налима держалась на низком уровне до 2005 г. В 2006 г. было зарегистрировано увеличение численности популяции налима (рис. 3а). Официальные промысловые уловы не показали этого увеличения, поскольку были ограничены установленной в период понижения его численности величиной допустимого улова (рис. 3б). В зимних промысловых уловах налима в этот период встречались особи семи возрастных групп. По численности доминировали особи в возрасте 3 и 4 года, т. е. поколения 2005–2006 годов. Но, в 2010 г. лето оказалось аномально жарким, температура воды в Рыбинском водохранилище в самый жаркий период в придонных слоях достигала 28°C (Лазарева и др., 2012, 2014). В популяции налима произошло очередное снижение численности (рис. 3а). В настоящее время пока нет определенных данных относительно последующей динамики развития популяции налима.

Помимо значительного снижения численности, у налима в 2000-е годы отмечено и снижение темпа роста по сравнению с предыдущими годами. Это

подтверждают результаты анализа уловов промысловых ловушек (рис. 4).

В уловах из ловушек наибольшая разница отмечена между особями в возрасте 3+ ... 4+, наименьшая – между особями более старших возрастных групп. Объясняется это тем, что особи в возрасте 5+ и старше – остатки поколений, появившихся до 2005–2006 годов при самой низкой численности популяции (рис. 4). Особи в возрасте младше 5+ – рыбы первых относительно урожайных поколений, появившиеся от производителей, переживших потепление начала 2000-х годов, которые и обеспечили увеличение численности популяции в период с 2006 по 2009 гг.

Снижение темпа роста холодноводных рыб при повышении температуры воды в последнее время отмечают и у других представителей арктического фаунистического комплекса (Wrona et al., 2006; Rijnsdorp et al., 2009).

Щука (*Esox lucius* L., 1758). Существует множество работ, в которых показано, что распределение щуки необязательно связано с зоной распространения водных макрофитов. В тех водоемах, где у нее в течение летних месяцев есть возможность выбора местообитания, крупные

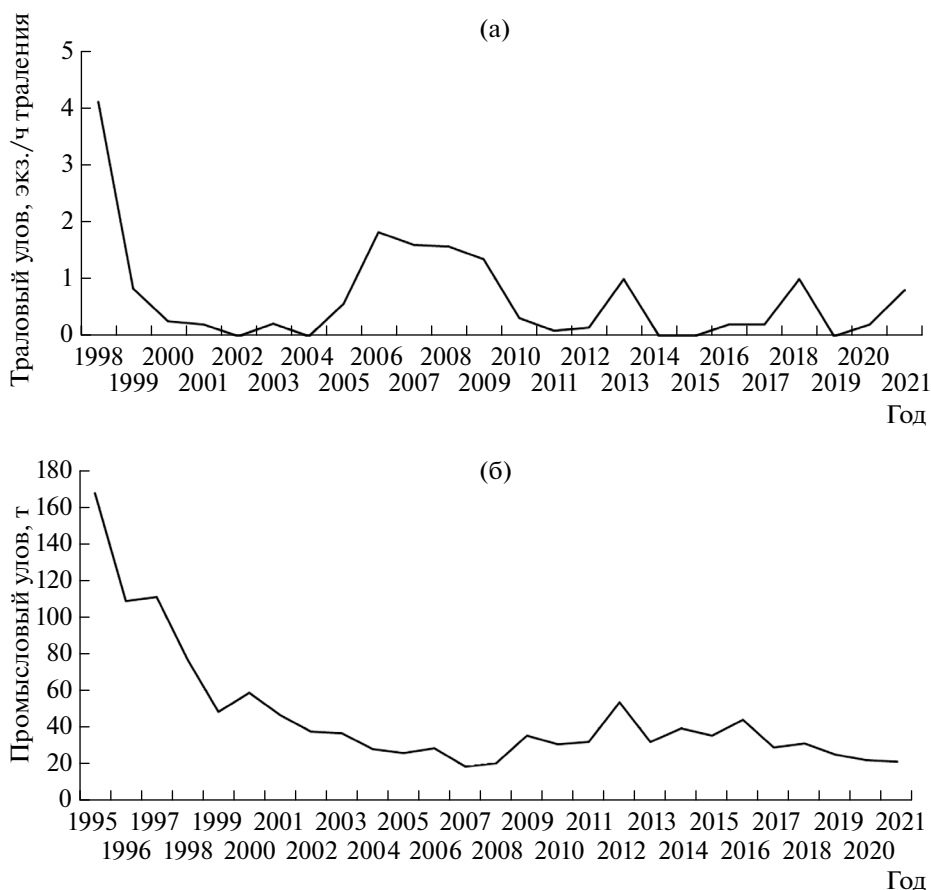


Рис. 3. Динамика вылова налима: а – улов учетным тралом, б – годовые промысловые уловы (сети, ловушки) в Рыбинском водохранилище с 1995 по 2021 гг.

особи предпочитают более глубокие зоны, где температура ниже, чем на мелководьях (Воронин, 1973; Chapman, Mackay, 1984; Neumann et al., 1994; Casselman, Lewis, 1996; Diana, 1996; Иванова, Свирская, 2005; Pierce et al., 2013).

Верхняя летальная температура для неполовозрелых особей в лабораторных условиях составляет 29.4°C (Casselman, 1978), в естественной среде – 30°C (Ridenhour, 1957), для сеголетков – 35°C (Голованов и др., 2012). По утверждению некоторых авторов (Casselman, Harvey, 1975; Grimm, 1983), указанные параметры среды могут быть факторами отбора. Тепловая устойчивость у щуки снижается с возрастом (McCauley, Huggins, 1979), летний прогрев воды $>28^{\circ}\text{C}$ ведет к гибели крупных рыб, и это может стать фактором, лимитирующим численность крупных особей в популяции (Neumann et al., 1994).

Различия в пространственном распределении размерных групп щуки Рыбинского водохранилища в летний период обуславливают неодинаковую их доступность для разных орудий лова. Мелкие щуки (SL 10–30 см), обитающие на прибрежных мелководьях, наиболее доступны для облова закидными неводами. Крупные щуки (SL

40–70 см), предпочитающие участки с глубинами >10 м на пойме и руслах затопленных рек, встречаются в уловах исследовательского трала. Наиболее широкий размерный диапазон наблюдается в уловах сетями, которые устанавливают на затопленной пойме с глубинами 4–10 м. Это подтверждается различиями в частоте встречаемости щук разного размера в исследовательских неводных, сетных и траловых уловах (рис. 5). В неводных уловах встречаются особи SL 10–70 см, основу составляют рыбы SL 20–45 см; в траловых уловах – SL 30–100 и 40–55 см соответственно; в сетных уловах – SL 15–100 и 40–55 см соответственно.

Многолетние данные по уловам показывают, что начиная с 1990-х годов количество щук в траловых уловах снижается ($b = 0.36$; $r = 0.58$; $p < 0.05$) (Герасимов и др., 2018). В значительной мере это обусловлено повышением температуры воды в водохранилище, обусловленное климатическими изменениями. Механизм данного явления заключается в том, что у щуки Рыбинского водохранилища существует внутривидовая дифференциация по отношению к температуре, которая проявляется уже в первые годы жизни. Установ-

лено (Иванова, Свирская, 2000, 2002), что общее число позвонков у сеголетков щуки Рыбинского водохранилища варьирует от 57 до 62, при низ-

кой температуре воды в период эмбрионального развития в потомстве повышается доля многопозвонковых особей, при высокой – малопозвонковых. У сеголетков со средним числом позвонков 61.33 ± 0.13 (инкубация икры в холодной воде) показатели тепловой устойчивости (окончательно предпочитаемой температуры и критического термического максимума) ниже, чем у особей со средним числом позвонков 60.20 ± 0.15 (инкубация икры в теплой воде) (Иванова, Свирская, 2000, 2002). Среди исследованных крупных щук с наиболее высоким темпом линейного роста 45.5% имеют в осевом скелете 61 и 62 позвонка (Герасимов и др., 2018).

Для щук Рыбинского водохранилища характерен растянутый нерест, который может длиться с апреля по май. За этот период температура на нерестилищах меняется от 7.5 до 14.0°C. Нерест щуки в некоторые годы из-за позднего наполнения водохранилища до отметки, когда заливаются нерестовые растительные субстраты, часто сдвигался на более поздние сроки и проходил при более высокой температуре воды. До 2000-х годов, когда средние значения температуры в мае достигали в разные годы 8.0–8.8°C, это не оказывало заметного влияния на численность глубоководной (многопозвонковой) части популяции щуки. Но в 2000-е гг., когда среднемесячная температура мая повысилась до 10.6°C, подобные сдвиги во время нереста привели к доминированию малопозвонковых особей в пополнении популяции щуки Рыбинского водохранилища и соответственно к снижению численности пополнения глубоководной части популяции щуки.

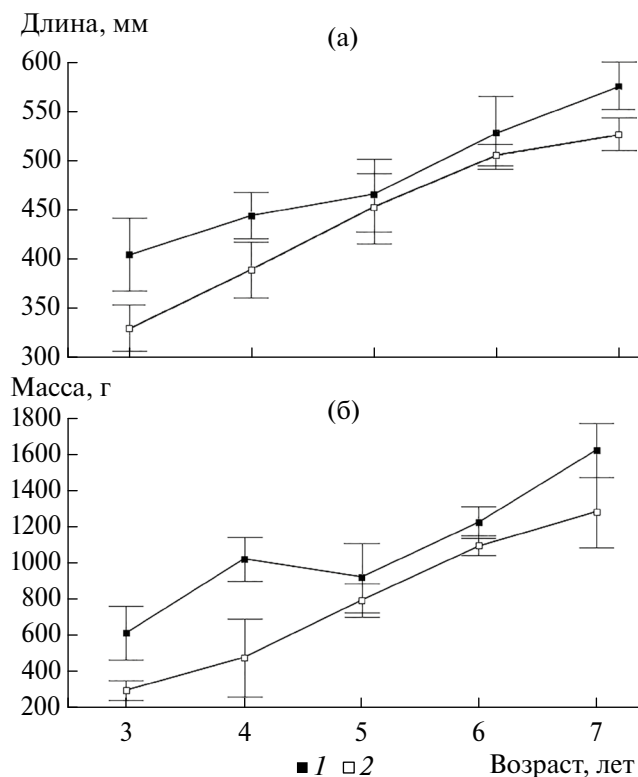


Рис. 4. Длина (а) и масса (б) особей налима различных возрастных групп в уловах из промысловых ловушек в 1980-х (1) и 2000-х (2) годах.

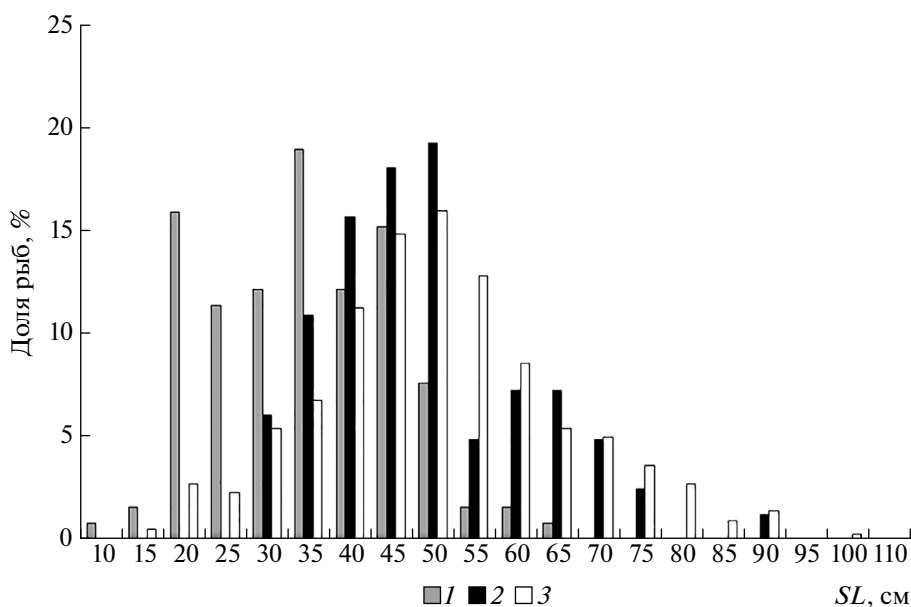


Рис. 5. Размерный состав щуки (SL, см) в уловах неводом (1), тралом (2) и сетями (3) в Рыбинском водохранилище в 1953–2015 гг.

Потепление климата в 2000-е гг. значительно повлияло и на характер роста крупных щук. Годовые приросты длины (ΔSL) крупных особей щуки в Рыбинском водохранилище в годы с температурной нормой (11.4 ± 1.7 см) и на современном этапе (8.8 ± 1.5 см) по расчисленным данным достоверно различаются (критерий Манна–Уитни, $p < 0.05$).

Группа II. Виды, на популяции которых потепление оказало опосредованное воздействие, что, в первую очередь, было обусловлено изменениями в кормовой базе этих видов или дефицитом кислорода. Большинство видов, для которых критическими были изменения в кормовой базе, нагуливались в пелагиали водохранилища. Основная причина этих изменений – появление в Рыбинском водохранилище в начале 1990-х годов черноморско-каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840)). Вселившись в водоем в период депрессивного состояния популяции снетка, она с 2002 г. и до настоящего времени остается доминирующим видом в пелагиали Рыбинского водохранилища, достигая в некоторые годы до 99% общей численности рыб в уловах пелагического трала. Наиболее часто в уловах пелагического трала вместе с тюлькой встречается молодь леща и плотвы (63–74% тралений). Реже в скоплениях тюльки присутствуют синец, ряпушка, молодь окуня и судака (46–55% тралений).

Снеток и тюлька – короткоцикловые виды рыб, для которых характерны годовые колебания численности. Если в период доминирования снетка корреляция между его численностью и общей численностью других видов в улове пелагического трала отсутствовала ($r = 0.06$, $p = 0.72$), то после появления тюльки увеличение ее численности всегда сопровождалось достоверным снижением общей численности других видов ($r = -0.73$, $p < 0.04$). Тюлька оказалась более сильным конкурентом, чем снеток. В уловах пелагическим тралом при численности доминирующего вида от 100 до 300 экз./за 10 мин траления примесь других видов при доминировании снетка в среднем достигала 77 ± 58 экз./на 100 экз. снетка, при доминировании тюльки – 41 ± 28 экз./на 100 экз. тюльки. При уловах от 300 до 700 экз./за 10 мин траления этот показатель в скоплениях снетка был 34 ± 18 экз./на 100 экз. снетка, в скоплениях тюльки – 6 ± 3 экз./на 100 экз. тюльки. Лишь в уловах >900 экз. снетка/за 10 мин траления количество рыб

других видов снижалось до единичной встречаемости (10 ± 5 экз./на 100 экз. снетка). Следовательно, появление тюльки в 2000-е годы при ее высокой конкурентной способности послужило одной из причин снижения плотности молоди других видов в пелагических скоплениях.

Речной окунь (*Perca fluviatilis* L., 1758). Молодь окуня в Рыбинском водохранилище в первый год жизни образует два типа скоплений: прибрежные и пелагические.

Прибрежные скопления образуются за счет молоди, которая после выклева остается в прибрежье. В уловах мальковой волокушей доля окуня достигает в среднем $20.2 \pm 9.2\%$, занимая по численности второе место после молоди плотвы.

Пелагические скопления молоди окуня образуются за счет ее выноса в центральный плес водохранилища из притоков и заливов. В 1980-е годы, когда численность молоди окуня в водохранилище достигала максимальных значений, плотность рыб в скоплениях варьировала в пределах от 0.02 до 10 экз./м³ (Конобеева, 1983). За 10 мин траления учетным мальковым тралом в этих скоплениях вылавливали до 4 тыс. сеголетков окуня (Поддубный, 1971; Конобеева и др., 1980).

До 1990-х годов доля молоди окуня в уловах пелагического малькового трала составляла до 33 ± 12%, но с 1990-х годов началось резкое снижение ее численности (табл. 2). Поскольку у прибрежной молоди подобного снижения численности не отмечено (табл. 2), это не связано с ухудшением условий нереста или снижением численности нерестового стада, а вызвано иными причинами. Основной причиной такого снижения может быть ухудшение условий питания в пелагиали из-за потепления.

В пелагических скоплениях окуня Рыбинского водохранилища всегда присутствовала определенная доля физиологически ослабленной молоди окуня, у которой высока вероятность естественного отхода. Доля таких особей в годы с климатической температурной нормой в июне может достигать 33%, в июле – 11%, при этом в годы с аномально теплым летом их доля возрастает (Халько и др., 1985). Связано это с ухудшением условий питания, обусловленное невозможностью части молоди (особенно отстающей в росте) перейти с питания планктоном на питание молодью других видов рыб, у которых в условиях повышенной температуры наблюдается увеличе-

Таблица 2. Доля молоди окуня (%) в уловах учетного пелагического малькового трала (пелагические скопления) и учетного малькового невода (прибрежные скопления) в разные периоды существования Рыбинского водохранилища

Скопления молоди	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-е	2000-е	2010-е
Прибрежные	37.51	8.796	14.16	23.49	16.89	27.47	13.22
Пелагические	41.47	29.89	23.95	37.12	8.20	9.30	1.18

ние темпа роста, способствующее быстрому ее выходу из-под пресса молоди окуня (рис. ба–бв). Высокий темп роста, присущий молоди окуня, который еще больше ускоряется в годы с аномально теплым летом (рис. бг), не обеспечивается рационом, основанном на мелких планктонных организмах, а молодь других рыб становится для него недоступной. Это приводит к истощению и высокой естественной смертности молоди окуня на первом году жизни (Халько и др., 1985). Следовательно, наблюдаемое общее потепление воды Рыбинского водохранилища могло послужить причиной резкого снижения численности сеголетков окуня в пелагических скоплениях.

К а р п о в ы е. Как и молодь окуня, молодь массовых видов карповых образует в Рыбинском водохранилище и прибрежные и пелагические скопления. Пелагические скопления образуются за счет выноса молоди в центральный плес водохранилища с нерестилищ в притоках и заливах. К этим видам относятся синец (*Abramis ballerus* (L., 1758)), уклея (*Alburnus alburnus* (L., 1758)), плотва (*Rutilus rutilus* (L., 1758)), густера (*Blicca bjoerkna* (L., 1758)), лещ (*Abramis brama* (L., 1758)), чехонь (*Pelecus cultratus* (L., 1758)).

В последние годы потепление климата и высокая промысловая нагрузка привели к снижению в Рыбинском водохранилище численности массовых видов хищников (окуня, судака, щуки). Это, а также хорошее состояние кормовой базы создали условия для появления в 1980-е и 2010-е годы высокоурожайных поколений массовых видов карповых и способствовало увеличению их темпа роста (рис. 6). Но это, в первую очередь, относится к прибрежным скоплениям молоди этих рыб.

В пелагических скоплениях молодь входит в конкурентные отношения с доминирующим видом – тюлькой, чем и обусловлено снижение количества особей массовых видов (рис. 7а–7в) и общей численности молоди карповых (рис. 7г) в уловах пелагического трала в 2000-е годы.

П л о т в а. Ежегодный дефицит кислорода в придонных слоях в конце летнего периода, спровоцированный потеплением, – основная причина уменьшения численности моллюсков *Dreissena polymorpha* в донных сообществах водохранилища. Следствием этого стало снижение численности и темпа роста моллюсковой части популяции плотвы. В Рыбинском водохранилище *D. polymorpha* появилась в 1950-е годы.

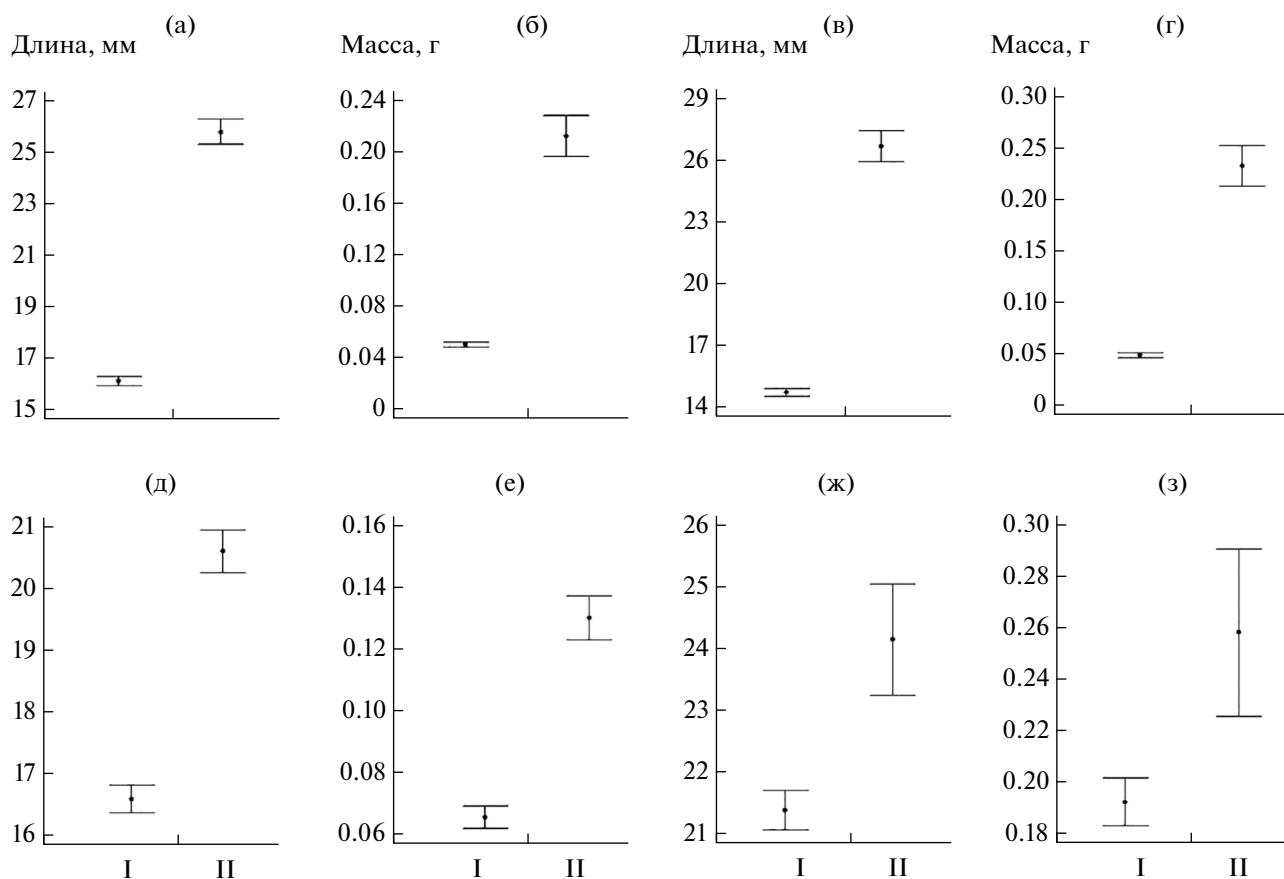


Рис. 6. Рост молоди в прибрежных скоплениях: уклеи (а, б), густеры (в, г), плотвы (д, е), окуня (ж, з) в 1980-е (I) и 2010-е (II) годы.

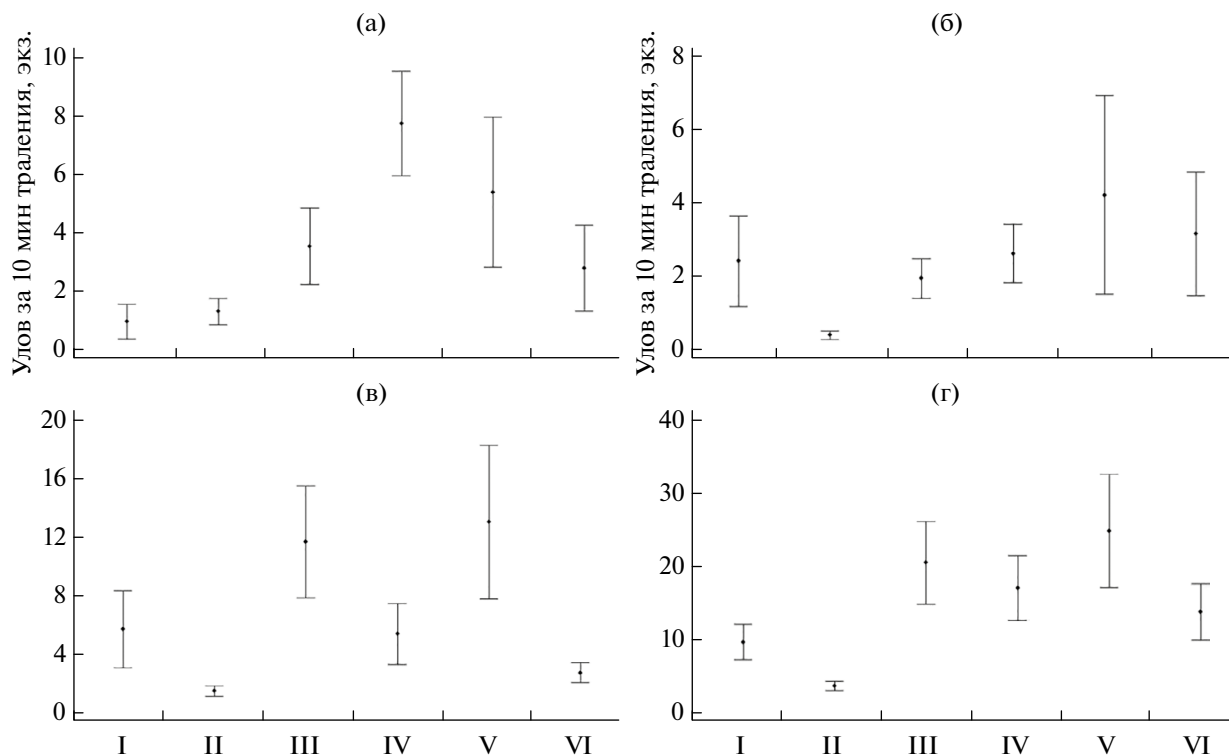


Рис. 7. Динамика численности молоди массовых видов карповых рыб в тралевых уловах в Рыбинском водохранилище с 1950-х по 2000-е годы (I–VI): а – синец, б – лещ, в – плотва, г – карповые.

В период 1960–1965 гг. плотва повсеместно перешла на потребление этого моллюска (Поддубный, 1966). Появление *D. polymorpha* в пищевом рационе плотвы способствовало ее дивергенции на две экологические расы: прибрежную (со смешанным спектром питания) и пойменно-придонную (преимущественно моллюскоядную), различающиеся по комплексу морфологических признаков. При этом пойменно-придонная форма обладает более высоким темпом роста по сравнению с прибрежной формой (Изюмов и др., 1982).

По мнению ряда авторов (Изюмов, 1981; Изюмов и др., 1982), молодь пойменно-придонной и прибрежной плотвы нагуливается в прибрежье, питаясь одной и той же пищей. Лишь достигнув возраста 5–6 лет (Касьянов и др., 1981), пойменно-придонная плотва уходит на глубины 4–8 м и переходит на питание моллюсками, и с этого возраста у нее значительно повышается темп роста. Прибрежная же плотва остается на мелководьях, продолжая питаться растительностью и зарослевой фауной.

Снижение численности *D. polymorpha* послужило причиной снижения темпа роста плотвы, причем разница между темпом роста плотвы в 1980-е и 2000-е годы становится достоверной с возраста 6 лет, когда плотва начинает активно питаться этим моллюском (табл. 3).

Таблица 3. Средние размеры плотвы (длина по Смиуту (*FL*), мм) в сетных уловах в 1980-е и 2000-е годы

Возраст	1984 г.	2007 г.	<i>p</i> -value
5+	200 ± 7	208 ± 4	<i>p</i> = 0.11
6+	235 ± 4	219 ± 3	<i>p</i> < 0.001
7+	252 ± 2	242 ± 2	<i>p</i> < 0.001
8+	277 ± 3	255 ± 2	<i>p</i> < 0.001
9+	293 ± 2	270 ± 2	<i>p</i> < 0.001
10+	304 ± 4	285 ± 5	<i>p</i> < 0.001

Обыкновенный ерш (*Gymnocephalus cernuus* (L., 1758)). Причины массовой гибели ерша и, соответственно, сокращения численности в Рыбинском водохранилище до конца не определены. По одной из версий причина этого – паразитарные инвазии, которые повторяются с периодичностью раз в 32–33 года (Жохов и др., 2006). На Верхней Волге впервые инвазия отмечена в 1931–1933 гг. После заполнения Рыбинского водохранилища инвазии наблюдали в 1963–1965 и в 1996–1998 гг. После последней эпизоотии (1996–1998 гг.) с 2003 г. численность ерша в водохранилище начала очень медленно восстанавливаться из небольших групп рыб, сохранившихся в верховьях рек и плесов (Жохов и др., 2006; Герасимов и др., 2009).

По другой версии (Экологические..., 2001), основной причиной его гибели ежегодно ста-

новится наблюдаемый в последние десятилетия дефицит кислорода в придонных слоях водохранилища, особенно на его русловых участках. Это обусловлено гниением отмирающих и оседающих на дно водорослей, масса которых резко возросла в годы потепления климата (Лазарева и др., 2018). То, что это может быть основной причиной сокращения численности популяции ерша, подтверждается его хроническим отсутствием в уловах донным тралом в 1990-е и 2000-е годы (Герасимов, Новиков, 2001) и ежегодно наблюдаемыми на поверхности погибшими особями. Их гибель совпадает по срокам с ежегодными периодами массового отмирания водорослей, вызывающих интенсивное “цветение” воды в водохранилище. Ежегодная гибель ерша сильно замедляет восстановление его популяции после массовой гибели в конце 1990-х годов.

С у д а к (*Sander lucioperca* (L., 1758)). В южных естественных водоемах мальки судака при длине тела 25–30 мм переходят на питание придонными ракообразными — гаммаридами и мизидами, а затем уже становятся типичными хищниками (Романова, 1958). В Рыбинском водохранилище, где крупные ракообразные малочисленны и малодоступны молоди судака, эта переходная фаза питания отсутствует, и на хищное питание в первое лето переходит только часть наиболее крупной молоди. Другая часть сеголетков судака очень долго, вплоть до октября, питается исключительно зоопланктоном. Соотношение планктофагов и хищников в популяции во многом зависит от климатических условий. В отдельные годы доля хищников к осени возрастает до 60% (Романова, 1958). В годы с жарким летом доля особей, перешедших на хищное питание, всегда ниже. Причина заключается в быстром росте молоди кормовых видов при повышении температуры воды, в результате чего она быстрее становится недоступной для молоди судака, темп роста которой при этом снижается (Поддубный, 1971). Быстрорастущие хищники к осени обгоняют планктофагов в росте почти в 2 раза. Дальнейшая судьба планктофагов неизвестна, хотя, по данным В.В. Барсукова (1959), они вполне жизнестойки, и их обнаруживали при обратном расчислении роста судаков, достигших промысловых размеров.

До середины 1990-х годов в питании сеголетков судака доминировали сеголетки окуня, плотвы и снетка. Известно, что соотношение длин сеголетков судака и его кормовых объектов тесно связано с формой тела последних (Романова, 1958). Так, у судака длиной 25 мм длина жертв (окуня, плотвы и снетка) достигает 50, 73 и 96% длины хищника соответственно. Это указывает на то, что наибольшую относительную длину имели рыбы прогонистые, с наименьшей высотой тела, то есть снеток, который был доступен для большей части молоди судака в течение всего лета. Во второй половине 1990-х годов в результате потепления снеток ис-

чез, и одновременно с его исчезновением в пелагических скоплениях произошло резкое снижение численности молоди окуня. Кроме того, повышение температуры воды; способствовало увеличению темпа роста других потенциальных жертв — сеголетков других видов карповых и окуневых.

С 2000 г. доминирующим в пелагиали водохранилища становится новый для водохранилища вид — каспийская тюлька. Ее средняя численность в уловах в начале 2000-х годов достигала 223 ± 159 экз./10 мин траления или ~90% улова пелагического трала (Экологические..., 2001). Однако появление тюльки не сняло проблемы с переходом ранней молоди судака на питание рыбной пищей, поскольку тюлька значительно более высокотелая, чем снеток (отношение длины к высоте тела 3.3 против 6.4). Кроме того, тюлька оказалась более сильным конкурентом, чем снеток, в том числе и в отношении молоди судака. Корреляция между численностью тюльки и численностью молоди судака в улове пелагического трала имеет высокое отрицательное значение ($r = -0.76, p < 0.05$).

Все вышеперечисленное стало причиной ухудшения условий питания молоди судака в пелагиали Рыбинского водохранилища. Так, в период доминирования в пелагических скоплениях снетка доля сеголетков судака, перешедших на хищное питание, варьировала от 30 до 87%, в их желудках, кроме снетка, встречалась ранняя молодь еще четырех видов рыб — уклей, плотвы, окуня и синца (Романова, 1958; Иванова, 1966; Половкова, Халько, 1981). В 2000-е гг. этот показатель не превышал 10% (например, в 2008 г. — 7, в 2009 г. — 9%), а жертвы были представлены всего двумя видами — тюлькой (80) и сеголетками окуня (20%). В аномально жаркое лето и осень 2010 г. молодь судака, перешедшая на хищное питание, не была отмечена.

Все эти факторы (исчезновение снетка, снижение численности окуня, увеличение темпа роста других потенциальных жертв) и послужили причиной снижения темпа роста молоди судака, начиная со второй половине 1990-х годов (рис. 8).

Рост судака старших возрастных групп также определялся, в первую очередь, условиями питания в разные периоды формирования водохранилища. Так, поколения судака 1950-х годов росли значительно хуже, чем последующие. Это происходило на фоне натурализации в водохранилище снетка, проникшего из Белого озера. В середине 1950-х годов снеток занимал третье место по численности в пелагических скоплениях рыб, уступая только молоди плотвы и окуня. К концу десятилетия он стал массовым видом, доминируя в пелагиали водохранилища. В этот период судак в основном питался молодью окуня (51), ерша (15) и снетка (13%) (Романова, 1958). В 1960–1970-е годы продолжала расти численность основных кормовых видов рыб: окуня, снетка и ерша, кото-

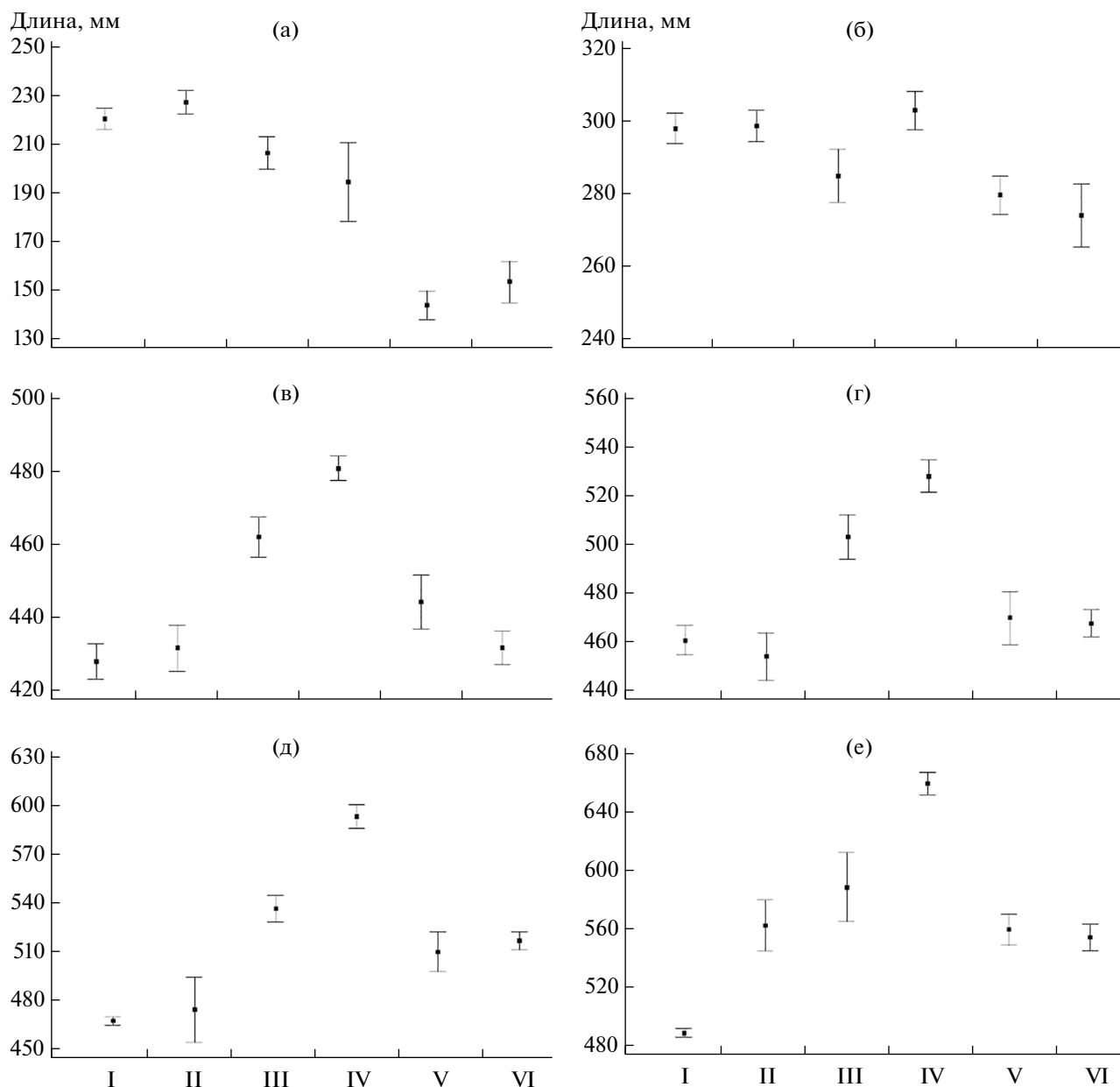


Рис. 8. Динамика средней длины судака разных возрастных групп с 1950-х по 2000-е годы (I–VI): а – 1+; б – 2+; в – 5+; г – 6+; д – 7+; е – 8+.

рый в 1970-е годы занимал третье место по численности в уловах донным тралом (до 20% общей численности) (Экологические..., 1993). На долю окуня в питании судака приходилось 27–36, ерша – 20–27, снетка – 12–20, плотвы – 6–11%. Совместно эти четыре вида кормовых объектов достигали 77–88% всего числа съедаемых судаками рыб (Иванова, 1966). Рост судака в эти годы был высоким, а в 1980-е – максимальным.

Характерно, что в 1950–1980-е годы в питании судака отсутствовала его собственная молодежь, хотя численность сеголетков судака постоянно увеличивалась и в 1980-е годы достигла максимума. Это, по мнению ряда авторов (Барсуков, 1959;

Остроумов, 1959; Ильина, Поддубный, 1961), указывает на хорошие условия его нагула.

В 1990-е гг. рост всех возрастных групп судака начинает снижаться. В первой половине 1990-х годов изменения в спектре питания судака были еще не очень заметны. В это время резко сократилась только популяция ерша: он фактически исчез из уловов донного трала (Экологические..., 2001). Соответственно, происходило уменьшение его доли в питании судака с 14 до 7%, при этом возрастала доля карповых: плотвы до 20% и синца до 7%. Основными объектами питания оставались окунь (40%) и снеток (20%). Наиболее глубокие изменения произошли во второй половине 1990-х годов.

Снижение общей плотности пелагических скоплений рыб, а также значительные перестройки в их видовой структуре (исчезновение снетка и снижение численности окуня) вызвали существенные изменения в рационе судака. Сократились доли всех до этого основных кормовых объектов: окуня до 28, ерша до 2%. Из пищевого спектра полностью исчез снеток, но появились тюлька (9) и собственная молодь (38%) в количестве, которое не фиксировали за все время наблюдений в водохранилище. Уровень потребления собственной молоди судаком, по мнению В.В. Барсукова (1959) и А.А. Остроумова (1959), служит показателем ухудшения условий питания.

В 2000-е годы исчезновение снетка и ерша из спектра питания судака компенсируется появлением тюльки, поскольку судак в первый же год перешел на ее интенсивное потребление. Так, с 2000 по 2003 годы тюлька доминировала в питании взрослого судака — до 61% числа съеденных рыб (Степанов, Кияшко, 2008). В 2004 г., после окончания процесса натурализации, численность тюльки в Рыбинском водохранилище стабилизировалась на более низком уровне, и ее значение в пищевом спектре судака уменьшилось до 48%. Переход половозрелого судака на питание тюлькой не привел к восстановлению темпа его роста до уровня 1980-х годов, что, как и в случае с неполовозрелыми особями, стало следствием существенных негативных изменений условий питания — смене спектра питания в результате снижения численности основных кормовых объектов (ерша и молоди окуня). Исчезновение снетка и снижение доступности рыб-жертв в результате ускорения их роста в большей мере повлияло на рост неполовозрелой части популяции.

Б е р ш . Сходное с судаком снижение темпа роста наблюдали и у берша (рис. 9), что обусловлено теми же причинами, что и у судака. Основная причина — потепление климата, наиболее ярко проявляющееся в 2000-е годы. Следствием этого стало повышение темпа роста молоди кормовых видов, в результате чего она быстро становилась недоступной для молоди берша. Эта проблема для берша, как более мелкого по сравнению с судаком хищника, оказалась более острой.

Кроме этого, повышение температуры способствовало снижению численности основных объектов питания берша — молоди окуня и ерша. Снеток, третий по встречаемости в питании берша вид исчез, его заменила тюлька — более высокотелый и подвижный вид, требующий больших энергетических затрат при поимке. Эти факторы (исчезновение снетка, снижение численности окуня и ерша), послужили причиной снижения темпа роста половозрелых особей берша в 2000-е годы.

О б ы к н о в е н н ы й с о м (*Silurus glanis* (L., 1758)), очевидно, единственный вид, на популяцию которого потепления климата не оказало негативного воздействия. Этот вид всегда был от-

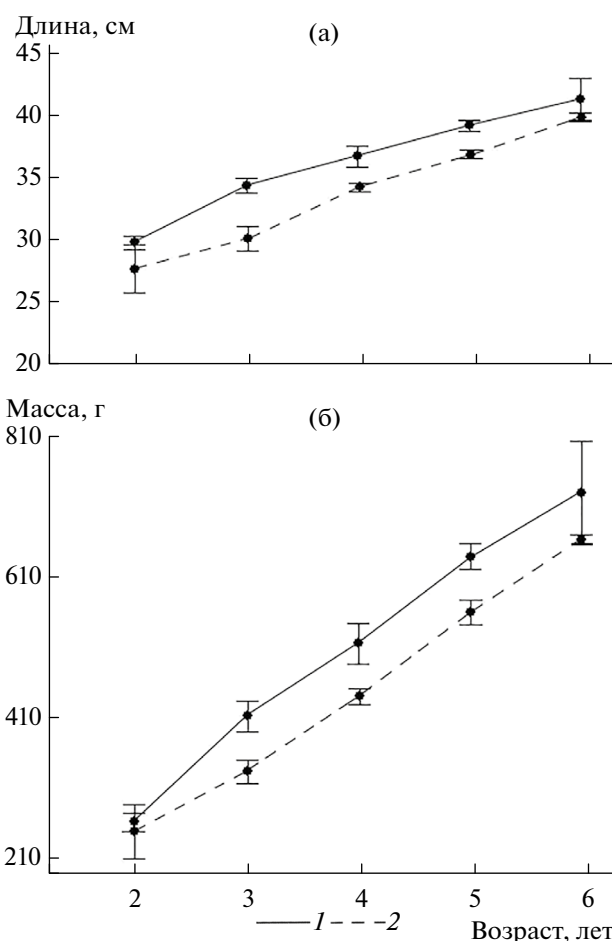


Рис. 9. Темп роста берша Рыбинского водохранилища. 1 — 1970-е, 2 — 2000-е годы.

носителем редок на Верхней Волге, Рыбинское водохранилище — северная граница его ареала. В настоящее время, с потеплением наметилась тенденция к некоторому увеличению его численности. На это указывает промысловая статистика (рис. 10а), а также данные учетного лова Института биологии внутренних вод РАН (рис. 10б).

Первые относительно большие учетные уловы сома (по 22 экз. в год) были получены в 1988–1989 годы (Зеленецкий, 2008). Основу уловов в эти годы составили сомы в возрасте 5–7 лет со средней массой 1.641–3.029 кг. Очевидно, именно это поколение дало новые высокоурожайные поколения, которые к 1999–2001 гг. сформировали популяцию с максимальной за все время существования водохранилища численностью. В этот период были зафиксированы самые высокие уловы на усилии: в Дарвинском государственном заповеднике (ставные сети — 34 экз. сома за год) и Института биологии внутренних вод РАН (9 сомов за 10 мин траления). Выловленные тралом сомы имели массу ~1.5 кг, промысловую длину ~50 см и возраст 5+. Доминирование в уловах сомов в возрасте 5+ — 7+ связано с тем, что в этом возрасте они

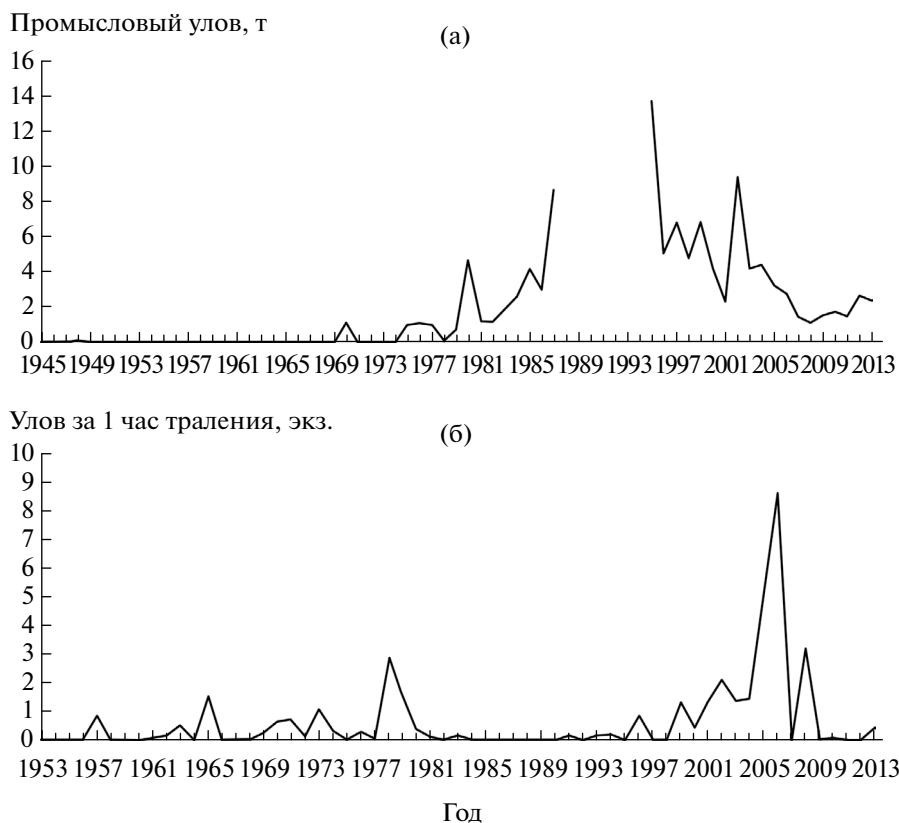


Рис. 10. Динамика промысловых (а) и учетных (б) уловов сома Рыбинского водохранилища.

достигают половой зрелости и начинают участвовать в нересте, и именно в нерестовый период с повышением двигательной активности становятся наиболее доступными для отлова.

В содержимом желудков сомов отмечено семь видов рыб, из них наиболее часто встречались ерш, лещ, плотва и густера (от 21.5 до 25.5%). На другие виды (окунь, синец, тюлька) приходилось лишь по 2%. Все указанные виды карповых и тюлька остаются многочисленными в Рыбинском водохранилище, т. е. в настоящее время сохраняется обильная кормовая база для сома. Увеличившийся в настоящее время темп роста молоди карповых и окуневых не препятствует успешному питанию сома, обладающего большими размерами рта. Следовательно, основной фактор, способствующий современному увеличению численности сома на фоне благоприятных условий для его питания — температура, определяющая эффективность воспроизводства и продолжительность периода для активного нагула.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Потепление климата оказало заметное и неодолимое влияние на большую часть популяций рыб, населяющих водоемы умеренной зоны и Рыбинское водохранилище в частности (Рыбы...,

2015). По характеру ответной реакции виды разделились на две группы. В первую группу вошли виды (снеток, ряпушка, налим и щука), на которых потепление оказало прямое воздействие, т. е. максимальные температуры прогрева воды в летний период (аномальные для Рыбинского водохранилища) достигали для них критических значений. В результате у этих видов произошло резкое уменьшение численности и снижение темпа роста (ряпушка, налим и щука), а снеток полностью выпал из ихтиофауны водохранилища. Во вторую группу вошли виды (окунь, берш и судак), на которые потепление повлияло опосредованно. Основной причиной стали негативные изменения в их кормовой базе, связанные с исчезновением или снижением численности основных кормовых видов, в первую очередь, ерша, снетка и молоди окуня. Из-за периодически развивающегося в летне-осенний период дефицита кислорода в придонном слое снизилась численность ерша; в результате высоких температур, достигающих летальных значений, исчез снеток; ухудшение условий питания привело к снижению численности молоди окуня в пелагических скоплениях.

Появление и быстрое увеличение численности каспийского вселенца — черноморско-каспийской тюльки, занявшей опустевшую нишу снетка и ставшей вместо него доминирующим видом

в пелагиали водоемов Верхней Волги, полностью не компенсировало негативных изменений в кормовой базе. Особенно это обострило проблему с переходом на хищное питание молоди судака, берша и окуня в первое лето жизни, поскольку более высокотелая (по сравнению со снетком) тюлька быстро становилась недоступной для молоди этих хищников, а питание планктоном снижало жизнестойкость их молоди на первом году жизни и, особенно, в зимний период.

Благоприятное воздействие по всем показателям потепление оказало на популяцию сома Рыбинского водохранилища. Температура воды в водохранилище в годы с климатической нормой лимитировала развитие его популяции, поскольку Рыбинское водохранилище – северная граница распространения сома Волжского бассейна, а с наступлением потепления его численность и темп роста увеличились. Благоприятным можно считать воздействие потепления и на популяции массовых бати-пелагических карповых: леща, густеры, синца и плотвы. Растянутый вегетационный период, хорошее состояние кормовой базы и снижение численности хищников способствует формированию урожайных поколений. Но это относится только к их молоди, подрастающей в прибрежье. Молодь, которую с нерестилиц выносит в пелагиаль, с вселением тюльки растет в условиях жесткой пищевой конкуренции. Однако судьба пелагической молоди этих видов и в годы доминирования снетка была неизвестна. По-видимому, она полностью выедалась хищниками и не участвовала в формировании пополнения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках государственного задания Регистрационный № НИОКТР 121051100104-6 “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольд И.И. 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере // Изв. отд. прикл. ихтиологии и научно-пром. исследований. Т. 3. Вып. 1. С. 5.
- Барсуков В.В. 1959. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохр. АН СССР. М.: Наука. Вып. 1(4). С. 188.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. 1982. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука.
- Буторин Н.В., Смирнов А.М. 1973. Особенности распределения температуры воды в Рыбинском водохранилище летом 1972 г. // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л. № 20. С. 50.
- Васильев Л.И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение I. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища // Тр. биол. ст. “Борок”. Вып. 1. С. 236.
- Васильев Л.И. 1951. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение II. Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. “Борок”. Вып. 1. С. 256.
- Васильев Л.И. 1952. О ряпушке Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. Т. IV. С. 106.
- Васильев Л.И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Тр. биол. ст. “Борок”. Вып. 2. С. 142.
- Воронин Ф.Н. 1973. О двух экологических формах обыкновенной щуки // Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин: Изд-во Ин-та зоологии и ботаники АН ЭССР. С. 116.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Стрельников А.С. 2009. Динамика пелагических скоплений рыб и изменения в составе пищи окуневых на разных этапах формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск. С. 142.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Сви́рская А.Н. 2018. Пространственное распределение и внутривидовая структура щуки (*Esox lucius* L.) Рыбинского водохранилища в период потепления климата // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 31.
- Герасимов Ю.В., Комарова А.С., Тарлева А.Ф., и др. 2023. Динамика численности и распределение снетка – формы европейской корюшки (*Osmerus eperlanus* L.) – и черноморско-каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris*) в Рыбинском водохранилище в период их совместного обитания. // Вопр. ихтиологии. Т. 63, № 5. С. 554–566
<https://doi.org/10.1134/S0032945223040057>.
- Герасимов Ю.В., Новиков Д.А. 2001. Ихтиомасса и распределение рыб в Рыбинском водохранилище // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та. С. 194.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшаев Д.С. 2012. Сравнительный анализ окончательной избираемой и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Тр. Карельск. науч. центра РАН. Сер. эксперим. биология. № 2. С. 70.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н., Молодожникова Н.М., Мироновский А.Н. 2006. Гельминтофауна ерша *Gymnocephalus cernuus* L. (Perciformes, Percidae) Рыбинского водохранилища: восстановление после депрессии численности хозяина // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 702.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. 2016. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. № 75(78). С. 16.
- Зеленецкий Н.М. 2008. Краткие данные по сому (*Silurus glanis* L.) Рыбинского водохранилища // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы

- поддержания разнообразия: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием “Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований”. Вологда. С. 290.
- Иванова М.Н. 1966. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 17 с.
- Иванова М.Н. 1982. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск: Б.и.
- Иванова М.Н., Лапкин В.В. 1982. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 55. С. 37.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2000. Число позвонков и некоторые биологические показатели молоди щуки *Esox lucius* // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 606.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2002. Изменчивость числа позвонков, длины и массы тела сеголетков щуки *Esox lucius* в зависимости от условий обитания родителей // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 4. С. 503.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2005. Влияние температурного режима на особенности распределения и роста щуки *Esox lucius* в Рыбинском водохранилище // Матер. Междунар. конф. “Поведение рыб”. Борок. М.: Изд-во Акварос. С. 185.
- Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н. 1982. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 222.
- Изюмов Ю.Г. 1981. Экологические морфы плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 50. С. 65.
- Ильина Л.К., Поддубный А.Г. 1961. О некоторых закономерностях динамики стад промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. Совещание по динамике численности рыб // Тр. совещ. ихтиологической комиссии АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 13. С. 374.
- Касьянов А.Н., Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Жгарева Н.Н. 1981. Изменчивость глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 4. С. 595.
- Конобеева В.К. 1983. О группировках молоди рыб в Рыбинском водохранилище // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука. С. 193.
- Конобеева В.К., Конобеев А.Г., Поддубный А.Г. 1980. О механизме образования скоплений молоди окуня *Perca fluviatilis* L. в открытой части водохранилищ озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища) // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 2(121). С. 258.
- Королева И.М., Терентьев П.М., Кашулин Н.А. 2014. Популяционные характеристики европейской ряпушки в водоемах Мурманской области. Современное состояние биоресурсов внутренних вод // Матер. докл. II Всерос. конф. с междунар. участием. 6–9 ноября 2014 г. М.: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС. С. 305.
- Кулемин А.А. 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна р. Волга в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища // Уч. зап. Ярослав. пед. ин-та. Вып. 2. С. 64.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2012. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экол. журн. № 4. С. 394.
- Лазарева В.И. 2014. Потепление климата и его влияние на зоопланктон водохранилищ Волги // Экологический мониторинг. Часть VIII. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем: учебное пособие. Нижний Новгород: Нижегород. ун-т. С. 182.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. № 81(84). С. 47.
- Лазарева В.И., Копылов А.И., Соколова Е.А., Пряничникова Е.Г. 2015. Велигеры дрейссенид (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в трофической сети планктона Рыбинского водохранилища // Поволжский экол. журн. № 1. С. 42.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 2014. Экологические условия в Рыбинском водохранилище при потеплении климата // Географ. вестн. № 2(29). С. 41.
- Литвинов А.С., Законнова А.В., Поддубный С.А. 2018. Климат и гидрологический режим // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. М.: РАН. С. 32.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. и др. 2012. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. докл. Всерос. конф. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С. 167.
- Носков А.С. 1956. Ряпушка Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 11 с.
- Остроумов А.А. 1959. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии вдхр. АН СССР. Вып. 1(4). С. 211.
- Пермитин И.Е., Половков В.В. 1977. Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука. С. 78.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н. 2018. Появление и распределение вселенцев в макрозообентосе водохранилищ Верхней Волги // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 11. № 4. С. 41.
- Поддубный А.Г. 1966. Об адаптивном ответе популяций плотвы на изменение условий обитания // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 10(13). С. 131.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяции рыб в водохранилищах. Л.: Наука.
- Половкова С.Н., Халько В.В. 1981. О питании сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 49. С. 39.

- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Романова Г.П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. "Борок". Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР. С. 273.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань.
- Световидова А.А. 1962. Некоторые биологические данные о рыбах северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вып. VI. С. 29.
- Сергеев Р.С. 1959. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. Вып. 1(4). С. 235.
- Степанов М.В., Кияшко В.И. 2008. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordman)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 86.
- Халько В.В., Базаров М.И., Дергачева Н.Г. 1985. О жизнестойкости молоди окуня различных экологических группировок. 2. Встречаемость ослабленных особей среди сеголетков окуня литоральных и пелагических нагульных скоплений // Биология внутр. вод: Информ. бюл. № 68. С. 37.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. 1993. СПб.: Гидрометеоиздат.
- Diana J.S. 1996. Energetics // Pike: biology and exploitation. L.: Chapman and Hall. P. 103.
- Casselman J.M. 1978. Effects of environmental factors on growth, survival, activity, and exploitation of northern pike // Amer. Fish. Soc. Spec. Publ. V. 11. P. 114.
- Casselman J.M., Harvey H.H. 1975. Selective fish mortality resulting from low winter oxygen // Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. V. 19. P. 2418.
- Casselman J.M., Lewis C.A. 1996. Habitat requirements of northern pike (*Esox lucius*) // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 3. Suppl. 1. P. 161.
- Chapman C.A., Mackay W.C. 1984. Direct observation of habitat utilization by northern pike // Copeia. № 1. P. 255.
- Grimm M.P. 1983. Regulation of biomass of small (<41 cm) northern pike (*Esox lucius* L.), with special reference to the contribution of individuals stocked as fingerlings // Aquacult. Res. V. 14. P. 115.
- McCaughey R.W., Huggins N.W. 1979. Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preferenda of fish // Amer. Zool. V. 19. P. 267.
- Neumann R.M., Willis D.W., Sammons S.M. 1994. Seasonal growth of Northern Pike (*Esox lucius*) in a South Dakota Glacial Lake // J. Freshwater Ecol. V. 9. № 3. P. 191.
- Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M. 2009. Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes // Great Lakes Fish. Comm. Spec. Pub. 09-01.
- Pierce R.B., Carlson A.J., Carlson B.M., Staples D.F. 2013. Depths and thermal habitat used by large versus small northern pike in three Minnesota lakes // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 142. P. 1629.
- Ridenhour R.L. 1957. Northern pike, *Esox lucius* L., population of Clear Lake, Iowa // Iowa State Coll. J. V. 32. P. 1.
- Rijnsdorp A.D., Peck M.A., Engelhard G.H. et al. 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations // ICES J. Mar. Sci. V. 66. P. 1570.
- Simmonds J., MacLennan D. 2005. Fisheries Acoustics: Theory and Practice. Fish and Aquat. Res. Ser. 10. Blackwell Science.
- Wrona F.J., Prowse T.D., Reist J.D. et al. 2006. Climate impacts on Arctic freshwater ecosystems and fisheries: background, rationale and approach of the Arctic Climate Impact Assessment (ACIA) // J. Human Environment. V. 35. P. 326.

Effect of Global Warming on the Fish Population Parameters in the Upper Volga Reservoirs

Yu. V. Gerasimov^{1,*}, Yu. I. Solomatin¹, M. I. Bazarov¹, O. M. Lapshin², A. I. Tsvetkov¹

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

²Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

*e-mail: gu@ibiw.ru

As a result of global warming, the average annual water temperature has significantly increased in the Upper Volga reservoirs. Warming and the subsequent deterioration of the oxygen regime had a significant effect on most of the fish populations inhabiting temperate waters. This led to changes in the population structure of many fish species. Such phenomena as the disappearance or a sharp decline in the abundance of cold-water species (European smelt, vendace, burbot and pike) in the Rybinsk reservoir coincided with the period of warming. The disappearance of European smelt in the Rybinsk Reservoir and the favorable temperature regime contributed to the appearance and rapid increase in the abundance of the Caspian invader, the Black Sea sprat, which occupied the empty niche of the European smelt and became instead the dominant species in the pelagic zone of the Upper Volga reservoirs. Warming resulted in a decrease in the abundance and the growth rate of burbot and pike. Climate warming had an indirect effect on many species through oxygen deficiency or transformation of the forage base (ruff, zander, perch, roach), which also led to a decrease in abundance and the growth rate.

Keywords: global warming, Upper Volga basin, Rybinsk Reservoir, water temperature rise, cold-loving fish, abundance, growth rate, feeding

УДК 639.2.081.7(470)(282.2)

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕЩА *Abramis brama* ИЗ ОЗЕРНОЙ СИСТЕМЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “СЕБЕЖСКИЙ”

© 2024 г. Ф. С. Лобырев^а, А. В. Семенова^{а, б}, М. Н. Мельникова^а,
Е. А. Пивоваров^а, С. Д. Павлов^а, В. Р. Хохряков^с, Е. А. Кислица^а

^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^бИнститут общей генетики Российской академии наук им. Н.И. Вавилова, Москва, Россия

^сНациональный парк “Себежский”, Псковская обл., Себежский р-н, Россия

*e-mail: lobyrev@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2023 г.

После доработки 28.11.2023 г.

Принята к публикации 01.12.2023 г.

Впервые проведен анализ генетической изменчивости микросателлитной ДНК на основании пяти локусов у леща *Abramis brama* (L.) из озер Себежское и Нечерица Национального парка “Себежский”, Себежского р-на Псковской обл., входящих в озерную систему. Полученные результаты демонстрируют однородность оценок генетической изменчивости леща в озерной системе. Оценки аллельного разнообразия микросателлитных локусов и ожидаемой гетерозиготности локальных группировок леща достоверно не различались. Общая генетическая дифференциация леща составила $\theta = 0.004$, 95% CI (–0.01; 0.01) и была достоверно незначимой. Популяционно-генетическая структура на основании исследованных мультилокусных генотипов методом анализа Байеса не выявлена. Полученные данные свидетельствуют о высоком уровне потока генов между локальными группировками леща и дают возможность предположить наличие генетически единой панмиксной популяции в системе себежских озер.

Ключевые слова: популяционно-генетическая структура, микросателлиты, номадизм, плотность, миграция

DOI: 10.31857/S0320965224040087, **EDN:** YJTHBQ

ВВЕДЕНИЕ

Концепция озера как обособленной единицы на протяжении более чем столетия была фундаментальным принципом лимнологии при исследовании пресноводных экосистем (Forbes, 1925; Magnuson et al., 1998). Неявно допускалось, что даже при наличии связи озера с другими водоемами, озерная биота остается функционально обособленной, а сами организмы ведут оседлый образ жизни (Gerking, 1959). Убеждение в неделимости озерного сообщества до определенного момента оставалось весьма привлекательной точкой зрения, поскольку в этом случае существенно упрощалась интерпретация исследовательских данных (Fausch, Young, 1995; Gowan, Fausch, 1995; Magnuson, Kratz, 2000). Однако по мере накопления эмпирического материала взгляд на проблему менялся, сформировав текущее представление о популяции вида в пределах нескольких связанных между собой озер как о единой динамической системе (Turbek et al., 2018; Whitlock et al., 2018).

Одним из важнейших направлений популяционной ихтиологии становится изучение пространственно-временной структуры популяции гидробионтов, неразрывно связанной с движением. Конкретные условия формируют поведенческие экотипы, характеризующиеся спектром различных типов передвижения, позволяющие виду распределяться по водоему и эффективно использовать ресурсы (Grabowski et al., 2011; Turbek et al., 2018; Whitlock et al., 2018; Novoselov et al., 2023). Миграционные стратегии одного и того же вида могут варьировать в широких пределах в зависимости от генетически детерминированных особенностей поведения и общей экологической обстановки (Brodersen et al., 2011; Hodge et al., 2016; Debes et al., 2020); сама же поведенческая изменчивость проявляется в продолжительности миграционных циклов и в “выборе” районов миграции с характерными параметрами среды, что формирует уникальную пространственно-временную структуру популяции вида (Brodersen et al., 2014).

К основным методам изучения пространственно-временного распределения рыб относятся ме-

Сокращения: НП – Национальный парк.

тоды гидроакустической телеметрии (Cooke et al., 2004; Базаров, 2011), телеметрии с использованием трекеров (Huuskonen et al., 2012; Brodersen et al., 2019), мечения и повторного облова (Риккер, 1979; Goethel et al., 2011) и методы генетического анализа (Гордеева, 2014; Evans et al., 2017; Семёнова и др., 2021). Каждый из подходов обладает своими достоинствами и недостатками, баланс которых определяет выбор того или иного метода для решения конкретной задачи. Важная роль в современных исследованиях отводится изучению внутривидовой изменчивости с использованием молекулярно-генетических маркеров. Данный методический подход является важнейшим для оценки степени генетической дивергенции и репродуктивной изоляции природных популяций (Алтухов, 2003), позволяя с высокой долей уверенности идентифицировать дискретные единицы разнообразия и устанавливая критерии различия внутривидовых группировок (Животовский, 2013).

Один из традиционных объектов популяционных исследований – лещ *Abramis brama* (L.) – ценный промысловый вид с высокой степенью неоднородности внутривидовой структуры на всем ареале, где лещ из различных популяций демонстрирует многообразие особенностей миграционного поведения (Backiel, Zawisza, 1968; Lyons, Lucas, 2002; Skov et al., 2011). Пространственно-временная структура популяций леща в различных водоемах помимо естественных факторов среды формируется под комплексным воздействием промысла и загрязнения, что особенно актуально в индустриально развитых регионах (Баранов, 1971; Лапинова, Заботкина, 2010). В этой связи изучение леща в водоемах, находящихся на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), минимально подверженных антропогенному воздействию, может дать ценную информацию о естественных, не измененных негативным воздействием поведенческих особенностей этого вида, а также составить более детальное представление о его природных генофондах. Информация о генетической изменчивости популяций леща в российской части ареала немногочисленна, исследования популяционной структуры вида с использованием микросателлитных локусов проведены в основном для нескольких группировок леща Каспийского бассейна (Ghasemi et al., 2007; Zeinab et al., 2014; Hosseinnia et al., 2015).

Национальный парк “Себежский” – природоохранное и научно-исследовательское учреждение, где в полной мере совмещаются как культурно-просветительская и рекреационная активность, так и интересы академической и прикладной науки (Любырев и др., 2023). В 115 озерах парка, расположенных на площади ~50 020 га, обитают ~30 видов рыб и один вид круглоротых (Александров, Курьянович, 2001). Лещ населяет все крупные озера парка и является важным ком-

понентом ихтиоценоза и привлекательным объектом любительского рыболовства. Особый интерес представляет изучение леща из крупнейшей системы себежских озёр Себежское – Орано – Глыбочно – Белое – Озерявки – Нечерица с привлечением методов генетического анализа, позволяющих выявить степень генетической дифференциации и репродуктивных взаимоотношений отдельных группировок вида на исследуемой территории.

Цель настоящего исследования – оценить уровень генетической изменчивости леща в себежской озёрной системе на основе двух выборок, взятых из наиболее удаленных друг от друга озёр Себежское и Нечерица.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве модельных выбраны две группировки леща из озёр Себежское (39 экз.) и Нечерица (54 экз.) – крупнейших озёр НП “Себежский”, входящих в единую озёрную систему. Максимальные длина и ширина оз. Себежское 7.6 и 3.4 км соответственно, площадь 15.8 км², протяженность береговой линии ~26 км; озеро состоит из двух неравных частей площадью 4.3 и 11.5 км². На берегу оз. Себежское расположен г. Себеж, береговая линия урбанизирована. Длина оз. Нечерица 8.6 км, максимальная ширина 3.2 км; озеро состоит из трех частей с площадью 2.3 км², 2.1 км² и 7.7 км² соответственно, протяженность береговой линии ~25 км. Озеро соединяется через реки Свольна и Дрисса с р. Северной Двиной. Озеро почти полностью окружено лесом.

Материал собирали в период 22 сентября – 2 октября 2022 г. на озерах Себежское и Нечерица из двух локальностей, удаленных друг от друга на расстояние по прямой ~12 км (рис. 1). Лов проводили жаберными сетями ячеи 35, 40, 45, 50, 60, 70 и 80 мм. Средняя глубина лова 3.5–4 м, продолжительность лова в среднем 10 ч. Для биологического анализа использовали стандартную методику (Правдин, 1966). Первичный анализ материала включал измерение массы и длины по Смитту (*FL*) каждой особи, определение пола и оценку возраста по чешуе. Для генетического анализа у рыб непосредственно после вылова брали кусочек грудного плавника, фиксировали и хранили в 96%-ном этиловом спирте.

Для выделения тотальной ДНК использовали набор реактивов QIAGEN DNeasy™ (QIAGEN, Германия) согласно протоколу производителя. Для исследования генетической изменчивости тестировали семь микросателлитных локусов: *Rser10*, *IC₆₅₄*, *MFW₇*, *MFW₂₆*, *BI₂-114*, *BI₁-153*, *M₄*, описание которых дано в работах (Hosseinnia et al., 2014, 2015). При ПЦП – амплификации использовали 5 мкл готовых смесей 5X ScreenMix-HS (Евроген, Россия) с добавлением 10 мкл воды, 5 мкл смеси прайме-

аллелей, аллельного разнообразия (A), ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности (H_E , H_O) степени дифференциации популяций θ (аналог F_{ST}) (Вейр, 1995). Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга тестировали с использованием коэффициента инбридинга F_{IS} в программе GENEPOP v. 3.4 (Raymond, Rousset, 1995), достоверность оценивали с применением точных тестов Фишера. Оценки аллельного разнообразия, скорректированные по минимальному размеру выборки (A_R), получены в программе FSTAT v. 2.9.3 (Goudet, 2001). Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) проводили в программе Excel для оценки различий A_R и H_E между выборками. Уровень статистической значимости для множественных тестов корректировали с использованием процедуры Бонферрони (Rice, 1989).

Для оценки возможного влияния демографических изменений (снижения эффективной численности, так называемое “горлышко бутылки”) на генетическое разнообразие в популяциях леща использовали программу BOTTLENECK со стандартными параметрами. Проводили тестирование гипотезы об избытке гетерозиготности, поскольку в процессе уменьшения размера популяции потеря числа аллелей происходит быстрее, чем уменьшение гетерозиготности (Piry et al., 1999).

Поток генов оценивали по показателю эффективного числа мигрантов Nm (Slatkin, 1985) в программе GENEPOP v. 3.4, а также как число действительных иммигрантов на поколение $N_e m$ на основании формулы $F_{ST} = 1/4N_e m + 1$ (Wright, 1951; Weir, Hill, 2002).

Для определения возможной генетической структуры леща на основании мультилокусных генотипов была использована программа STRUCTURE v. 2.3.4 (Pritchard, 2000). Использовали модель, допускающую генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров, с 10^5 первоначальными (впоследствии отброшенными) и 10^6 MCMC (Метод Монте-Карло для марковских цепей) итерациями, для K от 1 до 4, по 10 повторов для каждой величины K .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размерно-возрастной состав леща в выборках из оз. Себежское и оз. Нечерица имеет значительные различия, несмотря на одинаковое промысловое усилие. Средняя выборочная длина леща L_{sm} оз. Себежское ($n = 39$) была 31.0 ± 4 см, средняя выборочная масса 356 ± 79 г. Средний возраст особей 6 лет, диапазон возрастных групп 4–8 лет, доля самцов и самок 0.51 и 0.49 соответственно. Средняя выборочная длина леща L_{sm} оз. Нечерица ($n = 54$) достигала 39.0 ± 10 см, средняя выборочная масса – 712 ± 511 г. Средний возраст особей в выборке 10 лет, диапазон возрастных групп 5–16

лет, доля самцов и самок 0.44 и 0.56 соответственно. Существенное различие размерно-возрастных характеристик выборочных совокупностей из двух озер объясняется случайными причинами на фоне небольших объемов выборок, тем не менее, достаточных для достоверных оценок генетической изменчивости изучаемых группировок.

Все исследованные микросателлитные локусы были полиморфны, за исключением локуса Bl_1-153 , число аллелей в остальных локусах варьировало от двух ($Rser10$) до 15 (IC_{654}), всего обнаружено 36 различных аллелей. Распределение частот аллелей полиморфных локусов в выборках представлено на рис. 2. Наибольшую изменчивость в выборках наблюдали по локусам IC_{654} ($A = 16$, $H_E = 0.887$) и Bl_2-114 ($A = 13$, $H_E = 0.781$). Возможных ошибок генотипирования и нуль-аллелей не обнаружено. Тесты на соответствие наблюдаемых генотипических распределений теоретическому распределению Харди–Вайнберга достоверно значимых отклонений после применения коррекции Бонферрони не выявили. Основные характеристики генетической изменчивости в выборках леща представлены в табл. 1.

Тестирование выборок леща на сокращение численности популяции в недавнем прошлом не показало достоверного избытка гетерозиготности ($0.156 < p < 0.937$) и, соответственно, свидетельств о прохождении “горлышка бутылки”. Средние значения аллельного разнообразия и ожидаемой гетерозиготности в выборках леща из оз. Нечерица и оз. Себежское достоверно не различались (A_R : $F = 0.122$, $p = 0.735$; H_E : $F = 0.0009$, $p = 0.976$). Оценка общей генетической дифференциации в величинах θ была низкой и достоверно незначимой: $\theta = 0.004$ с 95%-ным доверительным бутстреп–интервалом, CI (–0.01; 0.01). Поток генов ($N_e m$) между группировками леща исследуемых озер, исходя из оценки генетической дифференциации θ (F_{ST}), составляет 62.3 экз., эффективное число мигрантов (Nm) по алгоритму Слаткина (Slatkin, 1985) равно 15.0 экз. Тест на определение генетической структуры внутри выборок в программе STRUCTURE не подтвердил ее наличие.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изученные генетические особенности выборок леща из разных локальностей демонстрируют средний уровень генетической изменчивости по микросателлитным локусам, которые в целом, соответствуют оценкам генетической дифференциации, полученным для пресноводных рыб ($H_0 = 0.54 \pm 0.25$, $N_a = 9.1 \pm 6.1$; Dewoody, Avise, 2000). Показатели изменчивости микросателлитных локусов были сходны в изученных выборках и достоверно не различались, однако у леща оз. Себежского аллельное разнообразие (A_R) в численном выражении несколько ниже, чем у рыб из оз. Нечерица

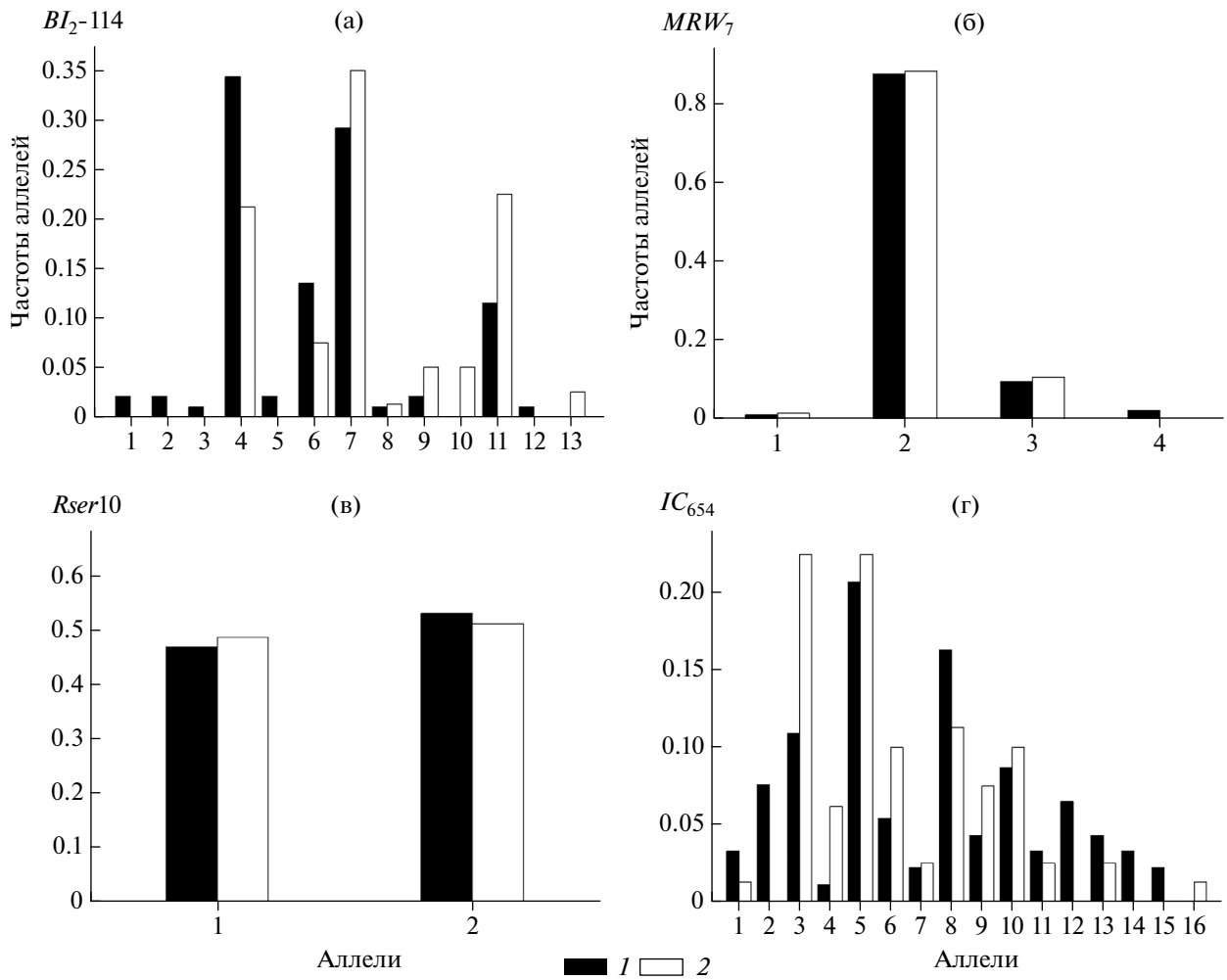


Рис. 2. Гистограммы распределения частот аллелей полиморфных локусов в выборках леща оз. Нечерица (1) и оз. Себежское (2).

Таблица 1. Генетическая изменчивость в выборках леща озер Нечерица и Себежское

Выборки/локусы	BI_1-153	MFW_7	IC_{654}	$Rser10$	BI_2-114	Среднее в выборках
оз. Нечерица						
n	48	48	46	48	48	47.6
A/A_R	1/1	4/3.75	15/14.7	2/2	11/10.2	6.6/6.3
H_E	0.000	0.227	0.900	0.503	0.771	0.480
H_O	0.000	0.250	0.996	0.437	0.890	0.516
оз. Себежское						
n	40	38	40	40	40	39.6
A/A_R	1/1	3/3	12/11.9	2/2	8/7.9	5.2/5.2
H_E	0.000	0.214	0.865	0.506	0.780	0.516
H_O	0.000	0.236	0.990	0.575	0.910	0.547
Среднее в локусах						
A/A_R	1/1	4/3.38	16/14.6	2/2	13/10.1	—
H_E	0.000	0.220	0.887	0.501	0.781	—
H_O	0.000	0.244	0.994	0.500	0.905	—

Примечание. n – число исследованных особей, A – число аллелей, A_R – число аллелей, скорректированное на объем выборки, H_E – ожидаемая гетерозиготность, H_O – наблюдаемая гетерозиготность.

(табл. 1). Оценки наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности у леща в исследуемых локальностях при этом были весьма близки. Возможно, наблюдаемое небольшое снижение аллельного разнообразия является следствием варьирования вклада в воспроизводство отдельных поколений леща, и некоторых флуктуаций генетической структуры в связи с этим. Кроме того, число аллелей в большей степени зависит от эффективного размера популяции, чем показатели гетерозиготности (Nei et al., 1975), что может быть следствием снижения репродуктивной численности группировки оз. Себежское в определенный период времени. При этом тест BOTTLENECK на снижение эффективной численности в прошлом не показал вероятности этого события. Следует отметить, что микросателлиты менее “чувствительны” к событиям редукции численности, поскольку популяции теряют значительно больше генетической изменчивости по митохондриальным генам по сравнению с ядерными (Avice, 1994). Не исключено, однако, что наблюдаемое явление случайно и отражает ошибки выборочности.

Результаты анализа изменчивости микросателлитных локусов показали низкий недостоверный уровень генетической дифференциации группировок леща оз. Себежского и оз. Нечерица, что с высокой долей уверенности позволяет говорить о значительном обмене генами и принадлежности локальных группировок к одной панмиксной популяции. Это подтверждается и высокими расчетными оценками потока генов (N_m , Nm) косвенно указывающими на отсутствие тенденции к дивергенции исследуемых группировок (Holsinger, Weir, 2009). Справедливым будет допустить, что если генетическая однородность показана для групп леща, существенно различающихся по среднему размеру и возрасту, то тем более следует ожидать генетической однородности для рыб из одновозрастных или одноразмерных группировок. Кроме того, если генетическая однородность группировок наблюдается в двух максимально удаленных друг от друга точках озерной системы, то с высокой вероятностью она будет иметь место в любых других точках, находящихся между ними.

Генетическое сходство леща из озер, удаленных друг от друга на расстоянии ~12 км, свидетельствует о миграции вида по всей системе себежских озер, что согласуется с поведенческими особенностями данного вида в озерных системах (Grift et al., 2001; Lammens et al., 2002; Brodersen et al., 2019; Winter et al., 2021a, 2021b). Индивидуальные перемещения гидробионтов между отдельными водоемами – так называемый номадизм, или “кочевничество” (Myers, 1949; Brodersen et al., 2019) – являются краеугольным камнем теории метапопуляции и затрагивают все уровни организации водной биоты (Schmutz, Jungwirth, 1999; Richard, Armstrong, 2010; Салменкова, 2018).

Данным типом перемещения характеризуются преимущественно потамодромные миграции, совершаемые некоторыми видами рыб, в частности лещом, в пределах одной пресноводной системы (Lyons, Lucas, 2002; Brodersen et al., 2019; Данилов и др., 2020).

Межозерные перемещения леща – явление многогранное, инициируемое комплексом факторов среды, степень влияния каждого из которых остается вопросом дискуссионным. Однако имеется ряд общих моментов, характерных для большинства озерных популяций. Мигрирующие особи – почти всегда крупные производители, способные перемещаться на значительные расстояния и при наличии подходящих условий вступать в нерест в том из озер, где по ряду причин они оказались (Brodersen et al., 2019; Winter et al., 2021a, 2021b). Одним из ключевых стимулов, инициирующих межозерные миграции, оказывается трофический фактор. Показано, что номадизм часто ассоциируется с доступностью кормового ресурса (Schulz, Berg, 1987), когда при уменьшении биомассы корма возрастает активность поискового поведения леща и увеличивается вероятность перехода из одного озера в другое (Brodersen и др., 2019; Winter и др., 2021a, 2021b). Важным фактором является температура воды; отмечено, что значительная доля межозерных перемещений приходится на весну и осень, в периоды значительных колебаний температуры, хотя в той или иной мере номадизм имеет место в течение всего года (Brodersen et al., 2019; Winter et al., 2021a, 2021b). Межозерные перемещения могут стимулироваться наличием течения в протоках между озерами, что связано с переносом кормовых организмов и локальным изменением кислородного режима (Lyons, Lucas, 2002). Это, в частности, актуально для системы себежских озер, где уклон рельефа создает течение в протоках порядка ~0.2 м/с.

Согласно отчету Псковского отделения ГОСНИИ озерного и речного рыбного хозяйства “Биологическое обоснование любительского и спортивного рыболовства на водоемах государственного национального природного парка “Себежский”¹ лещ в достаточном количестве обитает во всех озерах системы, что свидетельствует о наличии в каждом из озер локальной популяции с характерными плотностными параметрами: оз. Себежское – 107 кг/га, оз. Орано – 108 кг/га, оз. Глыбочно – 100 кг/га, оз. Белое – 39 кг/га, оз. Озерявки – 93 кг/га, оз. Нечерица – 141 кг/га (данные на 1990 г). Таким образом, каждое из озер имеет свою емкость среды, определяемую совокупностью конкретных величин абиотических и биотических факторов (Зайка, 1981), способную “вместить” определенное количество

¹ Feodor1974/Sebezhsky-fish-biomass-1990year

леща в составе других видов и имеющую определенную “упругость” по отношению к количеству мигрантов из смежных озер. С учетом фактора номадизма численность леща в любом из озер к концу данного момента времени, например, года, складывается из количества (i) родившихся особей, (ii) элиминированных, (iii) зашедших в озеро и (vi) вышедших из него. Отсюда, в любой промежуток времени совокупность леща в любом озере системы можно представить как сумму *статичной* (“оседлой”) и *динамической* (мигрирующей) групп, доли которых находятся в равновесии, а особи в этих группах взаимозаменяемы. Динамическая доля популяции леща существенно меньше доли статичной — в противном случае лещ периодически накапливался бы в одних озерах и исчезал в других, а также в больших количествах скапливался бы в узких протоках, чего не было отмечено биологами парка в ходе многолетних наблюдений (источник: Хохряков В.Р.). Тем не менее, оценки генетической дифференциации $\theta (F_{ST}) = 63.2$ экз. и эффективного числа мигрантов $Nm = 15.0$ экз. показывают, что обмен особями между озерами весьма значительный. Вектор направления миграции леща здесь обусловлен вытянутой формой озерной системы, хотя в пределах каждого озера лещ перемещается случайным образом (чем характеризуется номадизм), причем средняя продолжительность жизни леща себежских озер такова (>16 лет), что любая мигрирующая особь теоретически способна вступить в нерест в любом из озер системы.

Факт перемещения леща по озерной системе, с одной стороны, и стабильность плотностных параметров в каждом из озер, с другой стороны, дают основание рассматривать метапопуляцию леща в экосистеме себежских озер как своего рода *буферную* систему, способную поддерживать на определенном уровне численность собственного вида в любом из смежных озер. Регуляторные свойства такой системы будут проявляться особо, например, при точечном негативном воздействии, приводящем к локальному падению численности вида; в этом случае переход леща в места с вынужденно низкой плотностью можно расценивать как миграцию собственного вида со смежных территорий, не затронутых или в меньшей степени затронутых воздействием. Наименее подвергающееся внешнему воздействию озеро в системе озер, таким образом, может служить резерватом размерно-возрастного разнообразия леща и иметь потенциал для выравнивания количественных показателей испытывавшей негативное воздействие локальной популяции в любом из озер системы. В этом случае пострадавшая экосистема будет восстанавливать численность популяции вида не только за счет своих собственных резервов, но и благодаря естественному притоку особей из смежных озер, что повышает в целом устойчивость всей системы ко внешнему воздействию.

По данным биологов парка (источник: Хохряков В.Р.), популяция леща оз. Себежское испытывает определенную промысловую нагрузку вследствие браконьерства и частично подвержена влиянию органического загрязнения, чему в небольшой степени способствует урбанизация береговых территорий. Наоборот, оз. Нечерица, удаленное от оз. Себежское на ~12 км, почти полностью окружено лесом, а на восточном берегу расположена единственная и малонаселенная (~8–10 домов) д. Волоцня. Соответственно, локальную популяцию леща оз. Нечерица, в минимальной степени затронутую негативным воздействием, можно рассматривать как “донорскую” по отношению к группировкам леща в других озерах Себежской системы, в большей степени испытывающих антропогенную нагрузку.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты демонстрируют однородность генетической структуры популяции леща в Себежской озерной системе, свидетельствуют о высоком уровне потока генов между локальными популяциями и дают основание предполагать наличие генетически единой популяции леща в системе Себежских озер. Поток генов (N_m) между группировками леща исследуемых озер, исходя из оценки генетической дифференциации $\theta (F_{ST})$, равен 62.3 экз., эффективное число мигрантов (Nm) — 15.0 экз.; тест на определение генетической структуры внутри выборок не подтвердил ее наличие. Локальные озерные популяции можно рассматривать как динамические компоненты, тесно взаимодействующие друг с другом и вносящие свой вклад в целостность единой метапопуляции, в совокупности определяя ее характерные свойства. Комплексный анализ популяционных параметров, генетической структуры вида и факторов среды необходим для выявления особенностей функционирования метапопуляции, что дает возможность эффективно управлять биоресурсами как в стабильных условиях среды, так и меняющихся под действием антропогенных нагрузок. Особого внимания требует анализ уровня генетического разнообразия как одного из критериев оценки состояния популяций совместно с другими критериями, такими как численность, плотность, возрастной спектр. Совокупность данных характеристик позволяет объективно оценивать состояние популяций, определять перспективы их развития и рекомендовать меры охраны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Н.Н. Подоплекиной за всестороннюю поддержку исследований, а также всем инспекторам и со-

трудникам Национального парка “Себежский”, участвовавшим в полевых работах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета федерального государственного бюджетного учреждения “Национальный парк “Себежский”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Ю.В., Курьянович В.И. 2001. Миноги (*Petromyzonidae*, *Cyclostomata*) и рыбы (*Pisces*) // Тр. Санкт-Петербург. общества естеств. Т. 4. С. 199.
- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”.
- Базаров М.И. 2011. Суточные вертикальные миграции леща *Abramis brama* // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 828.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211050031>
- Баранов Ф.И. 1971. Избранные труды. Теория рыболовства. Т. 3. М.: Пищ. пром-ть.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир.
- Гордеева Н.В. 2014. Филогеография, генетическая изоляция и миграция у глубоководных рыб южной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 6. С. 654.
<https://doi.org/10.7868/S004287521406006X>
- Данилов М.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. и др. 2020. Динамика популяции леща *Abramis brama* Псковско-Чудского озера // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 4. С. 426. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040050>
- Животовский Л.А. 2013. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 371.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213030144>
- Заика В.Е. 1981. Емкость среды – содержание понятия и его применение в экологии // Экология моря. Т. 7. С. 3.
- Лапирова Т.Б., Заботкина Е.А. 2010. Сравнительный анализ показателей иммунофизиологического состояния леща *Abramis brama* (L.) из различных по степени загрязнения участков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 86.
<https://doi.org/10.1134/S1995082910020136>
- Лобырев Ф.С., Пивоваров Е.А., Хохряков В.Р., Павлов С.Д. 2023. Популяционные характеристики плотвы, густеры и окуня в оз. Озерявки (национальный парк “Себежский”) // Тр. ВНИРО. Т. 191. С. 37.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-191-37-52>
- Риккер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Салменкова Е. А. 2018. Популяционные системы, метапопуляции, биокомплексность // Успехи соврем. биол. Т. 138. № 1. С. 3.
<https://doi.org/10.7868/S0042132418010015>
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Рубцова Г.А., Рыбаков М.О. 2021. Генетическая структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 на микрогеографической шкале // Генетика. Т. 57. № 6. С. 682.
<https://doi.org/10.31857/S0016675821060096>
- Avisé J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. N.Y.: Chapman and Hall.
- Backiel T., Zawisza J. 1968. Synopsis of biological data on the bream *Abramis brama* (L.) // FAO Fisheries Synopsis. V. 36. P. 1.
- Brodersen J., Chapman B.B., Nilsson P.A. et al. 2014. Fixed and flexible: coexistence of obligate and facultative migratory strategies in a freshwater fish // PLoS ONE. 9:e90294.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090294>
- Brodersen J., Hansen J.H., Skov C. 2019. Partial nomadism in large-bodied bream *Abramis brama* // Ecol. Freshwater Fish. V. 28(4). P. 650.
<https://doi.org/10.1111/eff.12483>
- Brodersen J., Nicolle A., Nilsson P.A. et al. 2011. Interplay between temperature, fish partial migration and trophic dynamics // Oikos. V. 120. P. 1838.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19433.x>
- Cooke S.J., Finch S.G., Wikelski M. et al. 2004. Biotelemetry: A mechanistic approach to ecology // Trends Ecol. Evol. V. 19(6). P. 334.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.003>
- Debes P.V., Pyavchenko N., Erkinaro J., Primmer C.R. 2020. Genetic growth potential, rather than phenotypic size, predicts migration phenotype in Atlantic salmon // Proc. R. Soc. B. V. 287. 20200867.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0867>
- DeWoody J.A., Avisé J.C. 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals // J. Fish Biol. V. 56(3). P. 461.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00748.x>
- Evans N.T., Shirey P.D., Wieringa J.G. 2017. Comparative cost and effort of fish distribution detection via environmental DNA analysis and electrofishing // Fisheries. V. 42(2). P. 90.
<https://doi.org/10.1080/03632415.2017.1276329>
- Fausch K.D., Young M.K. 1995. Evolutionary significant units and movement of resident stream fishes: A cautionary tale // Am. Fish. Soc. Symp. V. 17. P. 360.
- Forbes S.A. 1925. The lake as a microcosm // INHS Bull. V. 15. P. 537.
- Gerking S.D. 1959. The restricted movement of fish populations // Biol. Rev. V. 34. P. 221.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1959.tb01289.x>
- Ghasemi A., Keyvanshokoh S., Shahriari-Moghadam M. et al. 2007. Genetic comparison of Iranian and Azerbaijani populations of the oriental bream *Abramis brama orientalis* (Berg) using microsatellites // Aqua. Res. V. 38(16). P. 1742.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01848.x>
- Goethel D.R., Quinn T.J., Cadrin S.X. 2011. Incorporating spatial structure in stock assessment: movement modeling in marine fish population dynamics // Rev. Fish Sci. V. 19(2). P. 119.
<https://doi.org/10.1080/10641262.2011.557451>

- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Available from <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>.
- Gowan C., Fausch K.D. 1995. Mobile Brook Trout in two high-elevation Colorado streams: Re-evaluating the concept of restricted movement // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 53. P. 1370. <https://doi.org/10.1139/f96-05>
- Grabowski T.B., Thorsteinsson V., McAdam B.J., Martensdóttir G. 2011. Evidence of segregated spawning in a single marine fish stock: sympatric divergence of ecotypes in Icelandic cod? // *PLoS ONE*. V. 6(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017528>
- Grift R.E., Buijse A.D., Klein J.G. et al. 2001. Migration of bream between the main channel and floodplain lakes along the lower River Rhine during the connection phase // *J. Fish Biol.* V. 59. P. 1033. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00170.x>
- Hodge B.W., Wilzbach M.A., Duffy W.G. et al. 2016. Life history diversity in Klamath River steelhead // *Trans. Amer. Fish Soc.* V. 145. P. 227. <https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1111257>
- Holsinger K.E., Weir B.S. 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting F_{ST} // *Nat. Rev. Genet.* V. 10. P. 639. <https://doi.org/10.1038/nrg2611>
- Hosseinnia Z., Shabani A., Kolangi Miandare H. 2015. Warning of reducing genetic diversity of *Abramis brama* (Berg, 1905) in Gilan Coast using SSR markers // *JCMR*. V. 7(2). P. 108.
- Huuskonen H., Haakana H., Leskelä A., Piironen J. 2012. Seasonal movements and habitat use of river whitefish (*Coregonus lavaretus*) in the Koitajoki River (Finland), as determined by Carlin tagging and acoustic telemetry // *Aquat. Ecol.* V. 46(3). P. 325. <https://doi.org/10.1007/s10452-012-9403-2>
- Lammens E., Van Nes E.H., Mooij W.M. 2002. Differences in the exploitation of bream in three shallow lake systems and their relation to water quality // *Freshwater Biol.* V. 47(12). P. 2435. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.01008.x>
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d 16c). Free program distributed by the authors over the internet from <https://lewis.eeb.unconn.edu/lewishome/software.html>
- Lyons J., Lucas M.C. 2002. The combined use of acoustic tracking and echo sounding to investigate the movement and distribution of common bream (*Abramis brama*) in the River Trent, England // *Hydrobiologia*. V. 483. № 1–3. P. 265. <https://doi.org/10.1023/a:1021364504129>
- Magnuson J.J., Kratz T.K. 2000. Lakes in the landscape: Approaches to regional limnology // *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie*. V. 27. P. 74.
- Magnuson J.J., Tonn W.M., Banerjee A. et al. 1998. Isolation vs. extinction in the assembly of fishes in small northern lakes // *Ecology*. V. 79. P. 2941. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2941:IV EITA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2941:IV EITA]2.0.CO;2)
- Myers G.S. 1949. Usage of Anadromous, Catadromous and Allied Terms for Migratory Fishes // *Copeia*. V. 1949(2). P. 89. <https://doi.org/10.2307/1438482>
- Nei M. 1975. Molecular population genetics and evolution. Front Cover. Masatoshi Nei. North-Holland Publishing Company.
- Novoselov A.P., Lukina V.A., Matveev N.Yu., Matveeva A.D. 2023. Spatial and Age-Related Changes in the Food Spectrum of the Common Bream *Abramis brama* in the Middle and Lower Course of the Northern Dvina River (Russia) // *Inland Water Biol.* V. 16. P. 97. <https://doi.org/10.1134/S199508292301011X>
- Piry S., Luikart G., Cornuet J.M. 1999. Computer note. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data // *J. Heredity*. V. 90. P. 502.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. V. 155. P. 945.
- Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism // *J. of Heredity*. V. 8. P. 248.
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests // *Evolution*. V. 43. P. 223.
- Richard Y., Armstrong D.P. 2010. The importance of integrating landscape ecology in habitat models: isolation-driven occurrence of north island robins in a fragmented landscape // *Landsc. Ecol.* V. 25. P. 1363. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9488-8>
- Schulz U., Berg R. 1987. The migration of ultrasonic-tagged bream, *Abramis brama* (L), in Lake Constance (Bodensee-Untersee) // *J. Fish Biol.* V. 31. P. 409. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05245.x>
- Schmutz S., Jungwirth M. 1999. Fish as indicators of large river connectivity: the Danube and its tributaries // *Arch. Hydrobiol. Supply*. V. 115. P. 329.
- Skov C., Baktoft H., Brodersen J. et al. 2011. Sizing up your enemy: individual predation vulnerability predicts migratory probability // *Proc. Royal Soc. B. Biol. Sci.* V. 278. P. 1414. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2035>
- Slatkin M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow // *Evolution*. V. 39(1). P. 53.
- Turbek S.P., Scordato E.S., Safran R.J. 2018. The role of seasonal migration in population divergence and reproductive isolation // *Trends Ecol. Evol.* V. 33. P. 164. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.11.008>
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes*. V. 4. P. 535. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Weir B.S., Hill W.G. 2002. Estimating F-statistics // *Annu. Rev. Genet.* V. 36. P. 721.
- Whitlock S.L., Campbell M.R., Quist M.C., Dux A.M. 2018. Using genetic and phenotypic comparisons to evaluate apparent segregation among kokanee spawning groups // *Trans. Amer. Fish Soc.* V. 147. P. 43. <https://doi.org/10.1002/tafs.10017>

- Winter E.R., Hindes A.M., Lane S., Britton J.R. 2021a. Acoustic telemetry reveals strong spatial preferences and mixing during successive spawning periods in a partially migratory common bream population // *Aquat. Sci.* V. 83. № 52. <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00804-9>
- Winter E.R., Hindes A.M., Lane S.J., Britton R. 2021b. Movements of common bream *Abramis brama* in a highly connected, lowland wetland reveal sub-populations with diverse migration strategies // *Freshwater Biol.* V. 66. P. 1410. <https://doi.org/10.1111/fwb.13726>
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations // *Ann. Eugenics.* V. 15. P. 323.
- Zeinab Z., Shabany A., Kolangi-Miandare H. 2014. Comparison of genetic variation of wild and farmed Bream (*Abramis brama orientalis*; Berg, 1905) using microsatellite markers // *Mol. Biol. Res. Commun.* V. 3(3). P. 187.

Genetic Features of the Bream *Abramis brama* from the Lake System of the Sebezhsy National Park

F. S. Lobyrev^{1, *}, A. V. Semenova^{1, 2}, M. N. Melnikova¹, E. A. Pivovarov¹, S. D. Pavlov¹, V. R. Khokhryakov³, E. E. Kislitsa¹

¹Moscow State University, Moscow, Russia

²Institute of General Genetisc of the Russian Academy of Sciences named after N.I. Vavilov, Moscow, Russia

³Sebezhsy National Park, Pskov Region, Sebezhsy District, Russia

*e-mail: lobyrev@mail.ru

For the first time, the analysis of the genetic variability of microsatellite DNA for five loci in the bream *Abramis brama* (L.) from lakes Sebezhskiye and Necheritsa of the Sebezhsy National Park, Sebezhsy district of the Pskov region, included in the lake system, was carried out. The results obtained demonstrate the uniformity of estimates of the genetic variability of bream in the lake system. Estimates of the allelic diversity of microsatellite loci and the expected heterozygosity of local bream groups did not differ significantly. The total genetic differentiation of bream was $\theta = 0.004$. 95% CI (-0.01; 0.01) and was significantly insignificant. The population-genetic structure based on the studied multilocus genotypes has not been revealed by the Bayesian analysis method. The result indicate a high level of gene flow between local bream groupings and make it possible to assume the presence of a genetically unified panmixed population in the Sebezhsy lakes system.

Keywords: population-genetic structure, microsatellites, nomadism, density, migration

УДК 597.2/.5:502.743:575.174.015.3

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ СТЕРЛЯДИ *Acipenser ruthenus* (Acipenseridae) БАССЕЙНОВ НИЖНЕГО ИРТЫША И СРЕДНЕЙ ОБИ

© 2024 г. Г. И. Волосников^а, О. Н. Жигилева^{б,*}, А. А. Стафеева^б

^аТобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук, Тобольск, Россия

^бЛаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

*e-mail: zhigileva@mail.ru

Поступила в редакцию 14.04.2023 г.

После доработки 07.10.2023 г.

Принята к публикации 17.10.2023 г.

Изучен полиморфизм межмикросателлитных последовательностей стерляди *Acipenser ruthenus* нижнего течения р. Иртыша и среднего течения р. Оби. Дана оценка внутри- и межпопуляционной изменчивости и генетической дифференциации популяций вида. У *A. ruthenus* центральной части Обь-Иртышского бассейна выявлен высокий уровень ISSR полиморфизма: доля полиморфных локусов достигала 0.966, показатель генетического разнообразия – 0.355, среднее наблюдаемое число аллелей на локус – 1.97. Наибольшие показатели полиморфизма характерны для стерляди, обитающей в месте впадения р. Тобол в р. Иртыш. Генетическая дифференциация между группами стерляди рек Иртыша и Оби хорошо выражена, на межпопуляционную составляющую приходится 42% изменчивости ($G_{st} = 0.42$), поток генов ограничен ($N_m = 0.67$). Группировки стерляди, обитающие на участке Нижнего Иртыша от устья р. Тобол до устья р. Конда, генетически не различаются между собой и формируют единую популяцию ($G_{st} = 0.08–0.12$, $N_m = 3.76–5.55$). Стерлядь из р. Иртыша в пределах Вагайского р-на генетически отличается от остальных иртышских выборок ($G_{st} = 0.22$, $N_m = 1.68$) и принадлежит к другой популяционной группировке. Степень дифференциации между выборками стерляди из бассейна р. Оби выше, чем между выборками из бассейна р. Иртыша. Группировки стерляди р. Оби и протоки Юганская Обь генетически различаются между собой ($G_{st} = 0.30$, $N_m = 1.19$) и образуют отдельные субпопуляции. В формировании популяционной структуры стерляди на изученной части ареала определяющую роль играют нерестовые миграции, а также приуроченность к зимовальным ямам. Выявленные популяционные группировки стерляди следует рассматривать как отдельные единицы природоохранного и хозяйственного управления.

Ключевые слова: стерлядь, *Acipenser ruthenus*, генетическая дифференциация, ISSR маркеры, Обь-Иртышский бассейн

DOI: 10.31857/S0320965224040092, **EDN:** YJJKWO

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая и хозяйственная ценность рыб широко признана, однако многим представителям данной группы позвоночных угрожает локальное, региональное или глобальное исчезновение (Arthington et al., 2016). Рыбы сталкиваются со множеством угроз, вызванных браконьерским переловом, влиянием топливно-энергетического комплекса, водопотреблением и влиянием других отраслей (Gordon et al., 2018). Перечисленные угрозы актуальны и для представителей сем. осетровых Acipenseridae, причем на протяжении всего их ареала (Billard, Lecointre, 2000; Hildebrand et al., 2016; Hilton et al., 2016; Крохалевский и др., 2018; Huang, Wang, 2018; Vasilyeva et al., 2019; Kubala et al., 2021).

Осетровые встречаются в северном полушарии. Долголетие, позднее половое созревание и, как правило, нечастый нерест – типичные особенности жизненного цикла, которые поддерживали их эволюцию на протяжении всей истории, но сделали уязвимыми перед истреблением, когда численность популяции сократилась в результате чрезмерного вылова и деградации среды обитания (Anderson et al., 2022; Orlov et al., 2022). В акваториях Волго-Каспийского и Обь-Иртышского бассейнов спад численности осетровых рыб наблюдается с конца 80-х годов XX в., главным образом, из-за сооружения плотин и браконьерства (Крохалевский и др., 2018; Vasilyeva et al., 2019; Быков, Бражник, 2022). При этом, фактор браконьерства оказывает влияние не только на крупных представителей семейства осетровых.

Так, в водных объектах Обь-Иртышского бассейна мелкий представитель осетровых стерлядь (*Acipenser ruthenus* L., 1758) в численном отношении больше страдает от браконьерского лова, чем более крупный обитатель данного бассейна — сибирский осетр (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) (Чемагин, 2021).

В настоящее время в бассейне р. Оби стерлядь почти утратила промысловое значение из-за критического снижения численности. В Средней Оби объемы добычи этого вида имеют минимальные значения за весь период наблюдений, также отмечено снижение размерных характеристик стерляди по сравнению с таковыми прошлого века (Интересова и др., 2018). В бассейне нижнего течения р. Иртыша вид тоже находится в критическом состоянии (Третьякова, 2014). В специальных исследованиях показано (Зайцев и др., 2022), что в р. Оби в границах Новосибирской и Томской областей, а также в р. Иртыше в границах Омской обл., несмотря на гидростроительство, добычу песчано-гравийной смеси и другие формы антропогенного воздействия на среду обитания, сохранились условия для естественного воспроизводства стерляди.

Общепринято мнение, что разведение осетровых в аквакультуре с последующим выпуском в естественную среду — эффективный метод поддержания природных популяций (Jarić et al., 2018; Vasilyeva et al., 2019; Булгакова и др., 2022; Быков, Бражник, 2022). Однако зарыбление местообитаний может привести к непреднамеренному переносу генов между генетически различными популяциями, а также исказить местные генофонды в результате изъятия генотипов производителей, отобранных в маточные стада, что в свою очередь может повлечь за собой снижение приспособленности диких популяций (Lochmann, 2019; Mikheev et al., 2022). К подобным негативным последствиям для продуктивности и необратимым сдвигам в генетической структуре и разнообразии может приводить и браконьерский перелов (Carvalho et al., 2016). Поэтому мониторинг и поддержание генетической целостности популяций стерляди являются высоко приоритетными задачами.

Следует учесть, что стерлядь имеет широкий ареал распространения, в Обь-Иртышском бассейне вид встречается от рек Белый Иртыш, Бия и Катунь до Обской губы (Экология..., 2006). Стерлядь — потанадромный вид (Billard, Lecointre, 2000), при этом она не совершает протяженных миграций (максимум для отдельных экземпляров 200–250 км в р. Волге и 300 км в р. Дунае), что служит предпосылкой для изолированности (Калмыков и др., 2010; Lenhardt et al., 2010). Кроме того, стерлядь способна образовывать четко выраженные популяционные группировки, которые могут различаться по морфологическим, экологическим, территориально-географическим и генетическим

особенностям (Михеев и др., 2014; Комарова и др., 2018; Пелеева и др., 2018). Подобные группировки могут иметь разный статус с точки зрения охраны вида и использования его ресурсов (Животовский и др., 2022).

В связи с коммерческой ценностью осетровых рыб, а также их широким использованием в аквакультуре, для этой группы рыб разработаны разнообразные молекулярно-генетические маркеры (Тимошкина и др., 2010). Микросателлиты, аллозимные локусы, участки мтДНК, мультилокусные ДНК маркеры широко применяют для паспортизации и генетического мониторинга аквакультурных стад (Шишанова, Павлов, 2013; Cvijanović et al., 2015), выявления источников происхождения интродуцированных и доместичированных рыб (Слуквин и др., 2008), идентификации видов и межвидовых гибридов (Рожкован и др., 2008; Барминцева, Мюге, 2013). Маркеры мтДНК с успехом используют для изучения генетического полиморфизма и филогеографии природных популяций стерляди (Pobeditseva et al., 2018). Для генетического мониторинга природных популяций наиболее доступны высокополиморфные мультилокусные ДНК маркеры, которые можно применять и для характеристики генофондов, и для идентификации популяций, включая искусственные (Zhigileva et al., 2013; Комарова и др., 2018; 2021; Пелеева и др., 2018; Bielikova et al., 2021; Алямки и др., 2022).

Цель работы — дать оценку генетического полиморфизма и выявить популяционные группировки стерляди в нижнем течении р. Иртыша и среднем течении р. Оби.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили рыбы, отловленные в 2019–2021 гг. в нижнем течении р. Иртыша в пределах Тобольского и Уватского районов Тюменской обл. и среднем течении р. Оби в пределах Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО-Югра) (рис. 1). В качестве орудий лова использовали ставные и плавные разноячейные сети с размером ячеи 24–38 мм из пятиметровых отрезков, с шагом ячеи 2 мм, длина ставной сети — 40 м, длина плавной сети — 60 м, высота — 2 м. Образцы были получены в результате отловов в научно-контрольных целях, часть образцов предоставлена для судебной ихтиологической экспертизы органами линейного отдела МВД России на транспорте Тюменской обл. Всего изучено 169 экземпляров стерляди *A. ruthenus* из девяти локальностей (табл. 1).

Определение пластических признаков и возраста рыб по шлифованным спилам маргинальных лучей грудных плавников проводили в соответствии с общепринятыми методиками (Чугунова, 1959; Рыжков и др., 2013). Измеряли

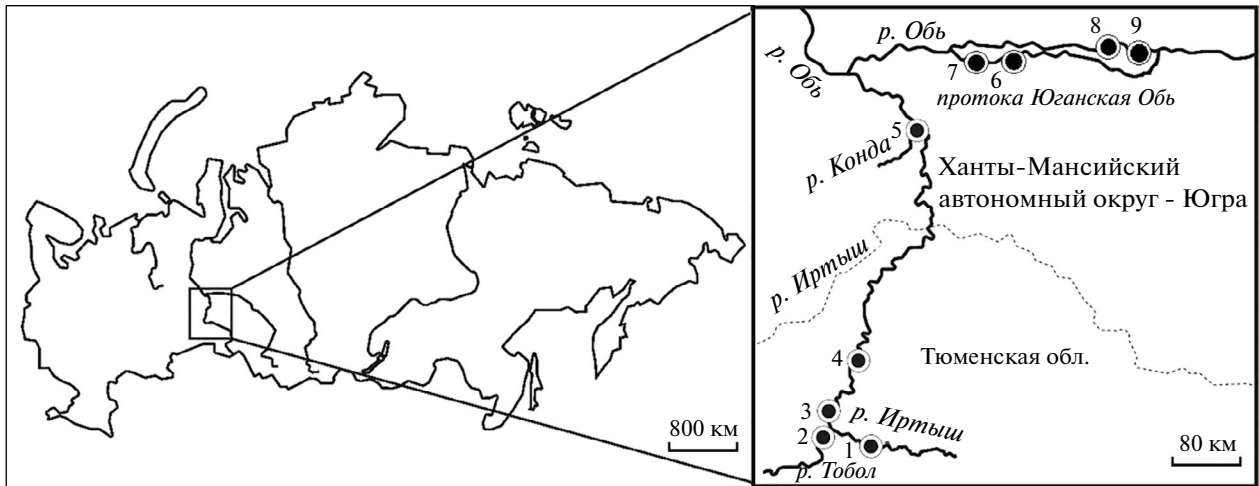


Рис. 1. Карта-схема мест отлова рыб. 1 – р. Иртыш, Вагайский р-н (865–868 км); 2 – р. Тобол, Тобольский р-н (0–30 км); 3 – р. Иртыш, пос. Сузгун (644–671 км); 4 – р. Иртыш, Уватский р-н (Горнослинкинская русловая яма); 5 – место впадения р. Конда в р. Иртыш (Кондинская русловая яма, 90–91 км); 6 – протока Юганская Обь, Нефтеюганский р-н, пос. Чеускино (1353 км); 7 – протока Юганская Обь, Нефтеюганский р-н, пос. Высокий Мыс; 8 – р. Обь, Сургутский р-н (до моста); 9 – р. Обь, Сургутский р-н (за мостом).

Таблица 1. Характеристика исследованных выборок стерляди

Выборка	Место вылова	Координаты		Год вылова	n
		с.ш.	в.д.		
1	р. Иртыш, Вагайский р-н	58°01'	69°58'	2021	17
2	р. Тобол, Тобольский р-н	58°09'	68°12'	2019	22
3	р. Иртыш, пос. Сузгун	58°16'	68°13'	2019	24
4	р. Иртыш, Уватский р-н	58°43'	68°40'	2021	14
5	устье р. Конда	60°42'	69°40'	2019	13
6	протока Юганская Обь, Нефтеюганский р-н, с. Чеускино	61°06'	72°27'	2020	30
7	протока Юганская Обь, Нефтеюганский р-н, с. Высокий Мыс	61°10'	72°07'	2021	30
8	р. Обь, Сургутский р-н, до моста	61°14'	73°15'	2021	9
9	р. Обь, Сургутский р-н, за мостом	61°13'	73°27'	2021	12

Примечание. n – количество экземпляров.

абсолютную длину рыбы от вершины рыла до конца хвостового плавника (TL), расстояние ab по Правдину (1966, с. 33). Данные изменчивости морфологических признаков статистически обработаны с использованием программного пакета STATISTICA v.12.

Для проведения генетических исследований у всех особей брали образцы мышечной ткани, которые фиксировали в 70%-ном этаноле. ДНК экстрагировали методом щелочного лизиса (Bender et al., 1983). Для изучения полиморфизма применяли метод полимеразной цепной реакции последовательностей, ограниченных простыми повторами (inter-simple sequence repeats – ISSR). В качестве праймеров для ISSR анализа исполь-

зовали последовательности с динуклеотидными повторами (табл. 2).

Аmplификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей ПЦР буфер (0.01 М трис- HCl , 0.05M KCl , 0.1%-ный тритон X-100), 4 мМ $MgCl_2$, 0.2 мМ каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной ДНК, 2.5 мМ праймера и 0.2 ед./мкл Taq-полимеразы в следующем режиме: 95°C – 7 мин; затем 94°C – 30 с, 52°C – 45 с, 72°C – 2 мин (30 циклов); 72°C – 7 мин. Ампликоны разделяли в 2%-ном агарозном геле. Длины фрагментов определяли с помощью маркера молекулярных длин ДНК 100 bp. Гели документировали с помощью системы VersaDoc (Bio-Rad).

ISSR-маркеры обозначали по номеру праймера (p1–p7, табл. 2) с добавлением порядкового но-

Таблица 2. Характеристика ISSR-праймеров, использованных в исследовании

Международный код	Последовательность	Обозначение
UBC-808	5'-(AG) ₈ C-3'	p1
UBC-807	5'-(AG) ₈ T-3'	p3
UBC-825	5'-(AC) ₈ T-3'	p6
UBC-823	5'-(TC) ₈ C-3'	p7

Примечание. Температура отжига 52 °С

мера фракции на электрофореграмме в направлении от катода к аноду. По электрофореграммам составляли бинарные матрицы, где наличие фрагмента обозначали “1”, а отсутствие – “0”. Далее в программе POPGEN (Yeh et al., 1999), используя модель для доминантных маркеров, рассчитывали частоты аллелей, долю полиморфных локусов (P_{99}), показатель генетического разнообразия (h), среднее число аллелей на locus – наблюдаемое (n_a) и эффективное (n_e), индекс генетического сходства (I_N) и генетическую дистанцию Нея (D), межпопуляционную составляющую генетической изменчивости (Gst) и поток генов (Nm). Для построения дендрограммы применяли метод UPGMA. Для оценки генетической подразделенности выборок использовали программу STRUCTURE v. 2.3.4. (Pritchard et al., 2000) со следующим набором параметров: число итераций 5000, период 5000, admixture model; выявляя наиболее вероятное число групп K в диапазоне от 2 до 9.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выборки стерляди р. Иртыша представлены экземплярами в возрасте от 0 до 4 лет, в р. Оби

встречаются отдельные особи до 7 лет, но преобладают младшевозрастные группы. Анализ размерно-массовых показателей демонстрирует неоднородность изученных групп стерляди (табл. 3). В частности, значения коэффициента вариации (CV) массы тела стерляди бассейна р. Иртыша были 9–45%, в бассейне р. Оби встречались более крупные экземпляры, вариабельность по массе была выше – 21–60%. Показатель CV общей длины тела в выборках из обоих бассейнов варьировал от незначительной до средней степени (5.2–20.4%).

В полимеразной цепной реакции с применением четырех видов микросателлитных праймеров был получен 51 ампликон, по каждому из праймеров идентифицировали от 9 до 16 ампликонов. Число полиморфных ампликонов на выборку варьировало от 2 (50%) по праймеру UBC-823 до 11 (85%) по праймеру UBC-808. Количество редких вариантов с частотой <5% было наибольшим по праймеру UBC-808 (табл. 4).

Из всех изученных выборок наибольшие показатели ISSR полиморфизма характерны для стерляди, обитающей в месте впадения р. Тобол в р. Иртыш (выборка № 2). Доля полиморфных локусов (P_{99}) стерляди из рек Тобол (№ 2) и Иртыша (№ 3) достигала 0.721–0.744, генетическое разнообразие (h) – 0.26–0.29. В выборке стерляди из р. Тобол наблюдали и самое высокое число аллелей на locus ($n_a = 1.74, n_e = 1.51$). По мере удаления от этого участка вниз и вверх по течению показатели генетического разнообразия уменьшались. Наименьшие показатели зафиксировали у стерляди р. Иртыша в пределах Вагайского р-на (№ 1) ($P = 0.581, h = 0.22$). В р. Оби показатели полиморфизма стерляди, в среднем, были соп-

Таблица 3. Размерно-массовые показатели исследуемых выборок стерляди

Выборки	n	Возраст, лет	Масса, г	TL
1	17	1–3	$\frac{126.2 \pm 52.9}{72-242}$ (41.9)	$\frac{30.9 \pm 2.9}{26.5-36.0}$ (9.3)
2	22	0–2	$\frac{73.8 \pm 7.2}{30-136}$ (45.5)	$\frac{27.0 \pm 1.0}{19.8-34.7}$ (16.6)
3	24	1–3	$\frac{187.3 \pm 8.8}{128-290}$ (23)	$\frac{36.2 \pm 0.7}{31.1-45.5}$ (9.4)
4	14	1–4	$\frac{185.1 \pm 12.1}{108-228}$ (9.2)	$\frac{33.9 \pm 0.7}{31.1-39.2}$ (7.2)
5	13	1–4	$\frac{188.5 \pm 10.9}{134-262}$ (20.8)	$\frac{39.6 \pm 0.7}{35.6-44.1}$ (6.1)
6	30	1–7	$\frac{185.1 \pm 11.9}{100-422}$ (35.9)	$\frac{36.0 \pm 0.6}{30.6-42.5}$ (8.6)
7	30	1–7	$\frac{384.5 \pm 42.4}{116-920}$ (60.9)	$\frac{36.9 \pm 0.6}{33.0-46.5}$ (20.4)
8–9	21	1–4	$\frac{189.6 \pm 43.5}{110-265}$ (22.9)	$\frac{34.0 \pm 1.8}{30.2-36.8}$ (5.2)

Примечание. n – объем выборки; TL – абсолютная длина, см; над чертой – среднее значение со стандартной ошибкой; под чертой – пределы колебания признака; в скобках – коэффициент вариации (CV), %. Представлены объединенные данные, поскольку между выборками 8 и 9 не было статистически значимых различий.

Таблица 4. Характеристика ISSR маркеров стерляди в выборках

Праймер	Число ампликонов		Число редких вариантов				
	всего	полиморфных	р. Конда	р. Тобол	р. Иртыш	р. Юганская Обь	р. Обь
p1	13	13	3	1	3	0	0
p3	13	10	0	2	3	1	0
p6	9	9	0	0	3	0	0
p7	16	9	0	0	2	2	0
Всего	51	39	3	3	8	3	0

Примечание. Обозначения праймеров даны в табл. 2, редкий вариант – с частотой <5%.

Таблица 5. Показатели генетического разнообразия изученных выборок (1–9) стерляди

№	P_{99}	h	n_a	n_e
Бассейн Нижнего Иртыша				
1	0.581	0.22	1.58	1.38
2	0.744	0.29	1.74	1.51
3	0.721	0.26	1.72	1.45
4	0.651	0.23	1.65	1.40
5	0.628	0.23	1.63	1.41
$M \pm m$	0.665 ± 0.030	0.25 ± 0.01	1.67 ± 0.03	1.43 ± 0.02
Всего	0.977	0.36	1.98	1.64
Бассейн Средней Оби				
6	0.706	0.25	1.71	1.43
7	0.647	0.25	1.65	1.45
8	0.667	0.24	1.67	1.42
9	0.608	0.23	1.61	1.41
$M \pm m$	0.657 ± 0.020	0.24 ± 0.00	1.66 ± 0.02	1.43 ± 0.01
Всего	0.954	0.35	1.95	1.64

Примечание. Местонахождение выборок дано в табл. 1. P_{99} – доля полиморфных локусов; h – генетическое разнообразие; n_a – наблюдаемое число аллелей; n_e – эффективное число аллелей; $M \pm m$ – среднее значение со стандартной ошибкой.

ставимы с таковой иртышской выборки. Полиморфность варьировала в пределах 0.608–0.706, генетическое разнообразие – 0.23–0.25 (табл. 5).

Наибольшее генетическое сходство (0.949) наблюдается между выборками стерляди русла Нижнего Иртыша в Уватском р-не (№ 4) и у пос. Сузгун (№ 3). Такие же высокие показатели генетического сходства (0.929–0.931) выявлены между выборками стерляди из р. Конда (№ 5) и из рек Иртыша (№ 3) и Тобол (№ 2). В то же время, стерлядь из р. Иртыша выше по течению (Вагайский р-н, № 1) имеет высокие генетические дистанции (≥ 0.20) и низкое генетическое сходство (0.810–0.821) со всеми остальными выборками бассейна р. Иртыша. Генетическое сходство обских и иртышских выборок низкое (0.620–0.742), дистанции – значительные (0.298–0.478) (табл. 6).

При кластерном анализе изученные выборки стерляди распадаются на две группы. Один кластер формируют популяции р. Иртыша и его притоков (реки Конда и Тобол), другой образован особями из р. Оби. “Иртышский” кластер, в свою

очередь, подразделен на три подгруппы: в первую объединяются выборки стерляди из рек Конда (№ 5) и Тобол (№ 2), во вторую – стерлядь, отловленная в р. Иртыше в районе пос. Сузгун (№ 3) и в пределах Уватского р-на (№ 4). Стерлядь из р. Иртыше в пределах Вагайского р-на (№ 1) занимает обособленное положение на дендрограмме и составляет третью популяционную группировку (рис. 2). В “обском” кластере выборки из р. Оби в районе Сургута (№ 6, 7) образуют один кластер, к которому примыкает популяция стерляди из протоки Юганская Обь у пос. Чеускино (№ 6). Вторая юганская выборка – Высокий мыс (№ 7) – дистанцируется от всех изученных (рис. 2). Она также характеризуется более высокими показателями массы рыб при сходных параметрах длины тела и большей вариабельностью размерно-массовых характеристик по сравнению с другой выборкой из протоки Юганская Обь (Чеускино, № 6) (табл. 3).

Генетическая дифференциация между выборками стерляди бассейнов Нижнего Иртыша и

Таблица 6. Показатели генетического сходства (над диагональю) и генетической дистанции между выборками стерляди (1–9) из разных участков Обь-Иртышского бассейна

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	–	0.821	0.810	0.814	0.812	0.689	0.633	0.657	0.623
2	0.198	–	0.860	0.841	0.928	0.742	0.643	0.648	0.670
3	0.211	0.150	–	0.949	0.931	0.697	0.652	0.662	0.638
4	0.206	0.173	0.051	–	0.891	0.678	0.654	0.665	0.622
5	0.208	0.074	0.071	0.116	–	0.700	0.620	0.673	0.658
6	0.368	0.298	0.361	0.389	0.356	–	0.808	0.837	0.839
7	0.457	0.441	0.428	0.425	0.478	0.213	–	0.754	0.713
8	0.421	0.433	0.412	0.408	0.396	0.178	0.283	–	0.916
9	0.472	0.401	0.449	0.475	0.419	0.176	0.339	0.088	–

Примечание. Местонахождение выборок дано в табл. 1.

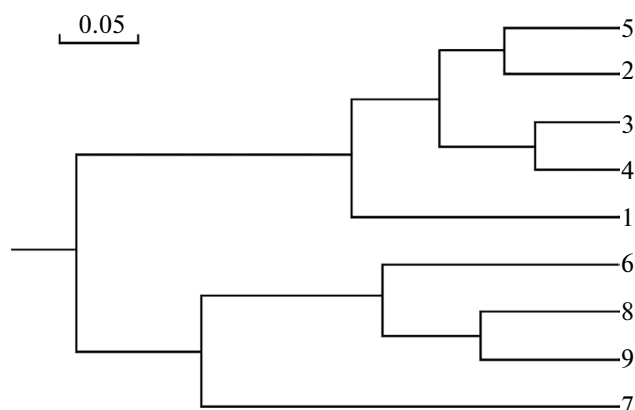


Рис. 2. Дендрограмма генетических дистанций выборок стерляди из разных участков Обь-Иртышского бассейна. Местонахождение выборок дано в табл. 1.

Таблица 7. Показатели генетической дифференциации стерляди из разных мест отлова

№ выборки	№ выборки	Gst	Nm
2	1, 3, 4	0.12	3.76
5	1, 3, 4	0.09	4.81
3	1	0.22	1.68
3	4	0.08	5.55
6	7	0.21	1.88
8	9	0.12	3.75
8, 9	6, 7	0.30	1.19
6–9	1–5	0.42	0.67
7	5	0.38	0.82

Примечание. *Gst* – показатель подразделенности популяций; *Nm* – число мигрантов на поколение (*Nm* >4 соответствует панмиксии); номера сравниваемых выборок даны в соответствии с табл. 1.

Средней Оби высокая (*Gst* = 0.42), поток генов незначительный (*Nm* = 0.67). Даже между “соседними” выборками, ближе всего расположенными к месту слияния рек Оби и Иртыша – Юганская

Обь (№ 7) и р. Конда (№ 5) – генетическая дифференциация хорошо выражена (табл. 7). Наблюдаются статистически значимые (*p* < 0.001) различия частот аллелей по 20 (>40%) изученным локусам, что свидетельствует о наличии изоляции между обскими и иртышскими популяционными группировками стерляди.

Уникальных маркеров, характерных для той или иной группы стерляди, не выявлено. Однако между популяциями стерляди из бассейнов Средней Оби и Нижнего Иртыша зарегистрированы статистически значимые (*p* < 0.001) различия частот аллелей по 26 (60%) изученным локусам. В бассейне р. Оби у стерляди с низкой частотой (<5%) встречаются ампликоны р1-4 (длиной ~800 н.о.), р3-5 (~700 н.о.), р3-9 (~400 н.о.) и р7-10 (~200 н.о.), широко распространенные у иртышской стерляди, и широко распространены ампликоны р1-10 (~300 п.н.) и р7-12 (~120 н.о.), которых в бассейне р. Иртыша у стерляди почти нет. Эти ампликоны могут использоваться как диагностические для определения принадлежности выборок стерляди к обской или иртышской популяциям.

Между выборками стерляди рек Тобол и Иртыша наблюдаются статистически значимые (*p* < 0.001) различия частот аллелей по 11 (20%) изученным локусам, между выборками из р. Конда и р. Иртыша – только по 4 (7%) локусам. Генетическая дифференциация между выборками стерляди из русла р. Иртыша и его притоков (Конда, Тобол) в местах их впадения в р. Иртыш почти не выражена (*Gst* = 0.094–0.12), поток генов высок, значение этого показателя (*Nm* = 3.8–4.8) характерно для панмиксии.

Выборки стерляди из р. Иртыша в пределах Тобольского (№ 3) и Уватского районов (№ 4) почти не отличаются по частотам аллелей (статистически значимые (*p* < 0.001) различия есть только по одному локусу), генетически сходны на >95%. Дифференциация между ними не выражена, по-

ток генов высокий ($Nm = 5.5$), и фактически эти выборки принадлежат к одной панмиктической популяции.

Среди иртышских выборок наибольший уровень дифференциации ($Gst = 0.22$) выявлен между выборками Сузгун (№ 3) и Вагай (№ 1). Между этими группировками стерляди зарегистрированы статистически значимые ($p < 0.001$) различия частот аллелей по 13 (24%) изученным локусам, поток генов ($Nm = 1.68$) ограничен. Учитывая высокие генетические дистанции вагайской выборки стерляди, в 2–3 раза превышающие дистанции между остальными выборками (табл. 6), и обособленное положение этой выборки на дендрограмме (рис. 2), можно считать ее принадлежащей к отдельной популяции.

Две обские выборки (№ 8, 9) из р. Оби в окрестностях г. Сургута (до моста и за мостом) не дифференцируются между собой и принадлежат к одной популяции. Напротив, между двумя выборками из протоки Юганская Обь (№ 6 и 7), а также между группировками стерляди из р. Оби (№ 8, 9) и протоки Юганская Обь (№ 6, 7) генетическая дифференциация довольно высокая ($Gst = 0.21–0.30$), а поток генов ограничен.

Результаты кластеризации выборок стерляди с использованием алгоритма STRUCTURE подтверждают выделение как минимум трех популяционных групп ($K = 3$): вагайской, нижеиртышской и обской (рис. 3). При этом, выборка из устья р. Тобол характеризуется гетерогенностью, остальные выборки Нижнего Иртыша генетически однородны.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В целом у *A. ruthenus* бассейна Нижнего Иртыша выявлен высокий уровень генетического полиморфизма ($P = 0.977$; $h = 0.36$; $n_e = 1.64$). Показатели полиморфизма стерляди в пределах среднего течения р. Обь несколько ниже ($P = 0.954$; $h = 0.35$; $n_e = 1.64$), полученные нами значения показателей ISSR полиморфизма стер-

ляди – самые высокие по сравнению с данными для других естественных и искусственно воспроизводимых популяций этого вида. В частности, по данным работы (Пелеева и др., 2018), у *A. ruthenus* из р. Сухона в Вологодской обл. и среднего течения р. Камы Пермского края доля полиморфных локусов была 0.910, ожидаемая гетерозиготность 0.296, а эффективное число аллелей 1.52. Л.В. Комарова с соавт. (2018) выявили у *A. ruthenus* из рек Камы, Оби и Вятка долю полиморфных локусов 0.938, причем наибольшие показатели генетического разнообразия были обнаружены в популяции стерляди р. Вятка ($P = 0.876$; $h = 0.232$; $n_e = 1.402$), наименьшие – в популяции р. Оби ($P = 0.634$; $h = 0.100$; $n_e = 1.175$). По нашим данным, доля полиморфных локусов в разных выборках стерляди из бассейна р. Оби варьировала в пределах 0.608–0.706 (среднее 0.657 ± 0.020), что согласуется с данными Л.В. Комаровой с соавт. (2018), но, по нашим данным, генетическое разнообразие обской стерляди было в среднем в 2.4 раза выше.

В пределах бассейна р. Иртыша минимальные показатели генетического полиморфизма, генотипического разнообразия и числа аллелей выявлены в вагайской выборке стерляди, максимальные – у стерляди р. Тобол. В целом можно сказать, что показатели полиморфизма постепенно увеличиваются в направлении к устью р. Тобол. Вероятно, это связано с заходом стерляди в р. Тобол с различных акваторий в результате нерестовых миграций, где она перемешивается, а зимой из-за заморных явлений расходится по местам зимовки. Возможно, этим объясняется и относительно более низкий уровень полиморфизма стерляди р. Оби, которая не мигрирует дальше устья р. Иртыша. То же самое касается и стерляди из р. Иртыша выше по течению – в пределах Вагайского р-на, где рыбы мигрируют на нерест против течения, то есть в противоположную сторону от устья р. Тобол.

Важное значение сезонных миграций и кочевков в пространственном распределении рыб показано в работах (Павлов, Мочек, 2009; Борисенко и др., 2013). Для рыбного населения

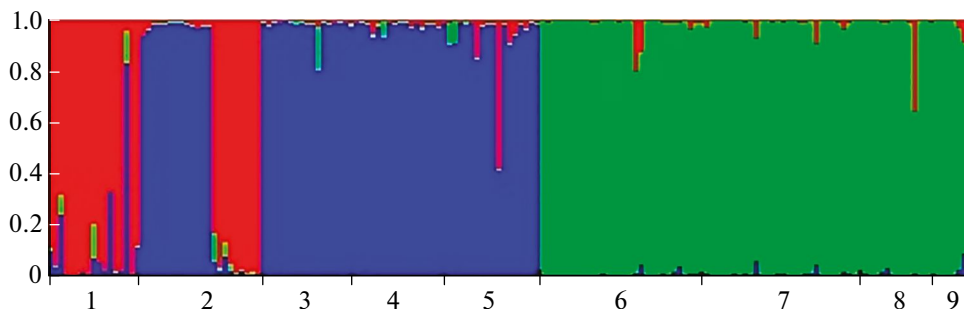


Рис. 3. Дифференциация выборок стерляди по результатам алгоритма STRUCTURE ($K = 3$). Разные цвета – принадлежность выборок к разным группам. Местонахождение выборок (1–9) дано в табл. 1. По оси ординат – частота генотипа, доли.

Обь-Иртышского бассейна, характеризующегося обширными и длительными зимними заморами, чрезвычайно важны также зимовальные ямы (Павлов, Мочек, 2006; Павлов и др., 2011). По-видимому, нерестовые миграции и зимние скопления играют определяющую роль не только в поддержании генетической гетерогенности, но и в формировании структуры популяций стерляди центральной части Обь-Иртышского бассейна. Эти предположения подтверждают показатели генетических дистанций, а также результаты кластерного анализа. Группировки стерляди, обитающие на участке Нижнего Иртыша от устья р. Тобол до устья р. Конда, генетически не различаются между собой и формируют единую популяцию ($G_{st} = 0.08-0.12$, $N_m = 3.76-5.55$). Вероятно, стерлядь, обитающая в районе пос. Сузгун, зимует в акватории уватской стерляди, поскольку там располагается крупнейшая русловая зимовальная яма (Чемагин, 2020).

В то же время, генетическая дифференциация между группировками стерляди рек Иртыша и Оби хорошо выражена, на межпопуляционную составляющую приходится 42% изменчивости ($G_{st} = 0.42$). Хотя полной изоляции не наблюдается, поток генов между обской и иртышской группировками стерляди резко ограничен ($N_m = 0.67$). Степень дифференциации между выборками бассейна р. Оби выше, чем между выборками бассейна р. Иртыша. Группировки стерляди р. Оби и протоки Юганская Обь генетически различаются между собой ($G_{st} = 0.30$, $N_m = 1.19$) и, по-видимому, образуют отдельные популяции.

Кластерный анализ с использованием алгоритма STRUCTURE позволил обнаружить скрытую гетерогенность в выборках из р. Тобол и р. Оби (у пос. Чеускино), которую не выявили с помощью стандартных популяционно-генетических параметров. В частности, часть выборки из р. Тобол, отловленная в зимний период и представленная особями младшего возраста, при кластерном анализе проявила сходство с вагайской выборкой (рис. 3). По-видимому, она принадлежит к вагайской популяции, которая заходит на зимовку в р. Тобол. Хотя нерестовая миграция этой популяции происходит в противоположном направлении, что обуславливает ее генетическое своеобразие по сравнению с другими иртышскими выборками. С одной стороны, это показывает, что далеко не всегда рыбы, выловленные на одном и том же участке в одно и то же время, принадлежат к одной популяции; с другой стороны, это подчеркивает потенциал примененного приема — анализа генетического полиморфизма с использованием STRUCTURE — для понимания распределения генотипических группировок рыб в акватории.

Несмотря на сезонные миграции, стерлядь формирует довольно выраженные генетически

обособленные локальные группировки. В частности, на изученном участке Обь-Иртышского бассейна можно выделить, по нашим данным, четыре такие группировки: вагайская, уватская (все нижнее течение р. Иртыша от пос. Сузгун до устья р. Конда), сургутская и юганская. Понимание популяционно-генетической подразделенности стерляди чрезвычайно важно для рациональной, научно обоснованной организации мероприятий по планированию промысла, мониторинга и восстановления запасов этого вида. В частности, при компенсационном рыбоводстве места отлова производителей и последующего выпуска молоди должны совпадать с ареалами популяций. При этом популяция стерляди, обитающая в месте слияния рек Тобол и Иртыш, отличается наибольшей генетической гетерогенностью и может служить источником наиболее разнообразного в генетическом отношении материала для обогащения искусственных популяций. Кроме того, учитывая слабую дифференциацию стерляди на участке р. Иртыша от устья р. Тобол до устья р. Конда, подрощенную молодь можно выпускать на всем протяжении Нижнего Иртыша.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Группировки стерляди, обитающей в нижнем течении р. Иртыша и среднем течении р. Оби, характеризуются высоким уровнем полиморфизма и генетически дифференцированы друг от друга. Генетическая дифференциация внутри обской и иртышской группировок выражена слабо. На основе данных о полиморфизме мультилокусных ДНК-маркеров можно выделить четыре популяционные группировки стерляди, формирование которых обусловлено, по-видимому, направлением нерестовых миграций, а также приуроченностью к зимовальным ямам. Выявленные популяционные группировки стерляди следует рассматривать как отдельные единицы природоохранного и хозяйственного управления.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.Г. Селюкову (Тюменский государственный университет) за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование было выполнено при поддержке Правительства Тюменской обл. в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алямкин Г.В., Жигилева О.Н., Жохов А.Е. 2022. Генетическая изменчивость ротана *Perccottus glenii* и его паразита, цестоды *Nippoetaenia togurndae*, за пределами естественного ареала // Биология внутр. вод. № 2. С. 181–191.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222010028>
- Барминцева А.Е., Мюге Н.С. 2013. Использование микросателлитных локусов для установления видовой принадлежности осетровых (*Acipenseridae*) и выявления особей гибридного происхождения // Генетика. Т. 49. № 9. С. 1093.
<https://doi.org/10.7868/S0016675813090038>
- Борисенко Э.С., Мочек А.Д., Павлов Д.С., Чемагин А.А. 2013. Распределение рыб в речной системе Нижнего Иртыша // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 31.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213010049>
- Булгакова Т.И., Кульба С.Н., Пятинский М.М. 2022. Моделирование сценариев восстановления запаса русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря при отсутствии естественного воспроизводства // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 2. С. 198.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222020047>
- Быков А.Д., Бражник С.Ю. 2022. Современное состояние запасов и искусственного воспроизводства стерляди в России // Вопр. рыболовства. Т. 23. № 3. С. 5.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-3-5-30>
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Каев А.М. и др. 2022. Эколого-географическая и генетическая дифференциация – единицы запаса кеты *Oncorhynchus keta* южных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 335.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222030249>
- Жайцев В.Ф., Балацкий П.С., Визер А.М. и др. 2022. Исследование нерестилищ стерляди *Acipenser ruthenus* в реках Новосибирской, Томской и Омской областей // Рыбоводство и рыбное хозяйство. Т. 16. № 6(197). С. 386.
<https://doi.org/10.33920/sel-09-2206-03>
- Интересова Е.А., Бабкина И.Б., Суляев В.В. и др. 2018. Стерлядь *Acipenser ruthenus* L. в бассейне Средней Оби (в пределах Томской области). Распространение, динамика промысла, возраст и рост // Вестник рыбохоз. науки. Т. 5. № 2(18). С. 60.
- Калмыков В.А., Рубан Г.И., Павлов Д.С. 2010. Миграции и запасы стерляди *Acipenser ruthenus* (*Acipenseridae*) нижнего течения реки Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 48.
- Комарова Л.В., Костицына Н.В., Боронникова С.В., Мельникова А.Г. 2018. Генетическая структура естественных популяций стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) в бассейнах рек Кама и Обь на основании полиморфизма ISSR маркеров // Сельскохозяйственная биология. Т. 53. № 2. С. 348.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.2.348rus>
- Комарова Л.В., Пелеева А.Р., Костицына Н.В. и др. 2021. Полиморфизм ДНК, генетическая оригинальность и идентификация популяций и ремонтно-маточных стад стерляди (*Acipenser ruthenus*) // Вестн. Пермск. ун-та. Серия: Биология. № 1. С. 53.
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2021-1-53-60>
- Крохалевский В.Р., Бабкина И.Б., Визер А.М. и др. 2018. Состояние запасов осетровых рыб в водных объектах Сибири // Вопр. рыболовства. Т. 19. № 3. С. 269.
- Мухеев П.Б., Петренко Н.Г., Огородов С.П., Мухеева О.И. 2014. Об изменчивости числа жучек стерляди *Acipenser ruthenus* в ареале и аквакультуре // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 10. С. 25.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2006. Рыбные ресурсы Обь-Иртышского бассейна и роль зимовальных ям в их формировании // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 132.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2009. Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи соврем. биол. Т. 129. № 6. С. 528.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д., Борисенко Э.С. и др. 2011. Распределение рыб в пойменно-русловом комплексе Нижнего Иртыша // Биология внутр. вод. № 2. С. 71.
- Пелеева А.Р., Комарова Л.В., Васильева Ю.С. 2018. Анализ генетического разнообразия естественных популяций и ремонтно-маточных стад стерляди на основании полиморфизма межмикросателлитных маркеров // Бюллетень науки и практики. Т. 4. № 4. С. 20.
<https://doi.org/10.5281/zenodo.1218207>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Рожкован К.В., Челомина Г.Н., Рачек Е.И. 2008. Молекулярная идентификация и особенности генетического разнообразия межвидовых гибридов амурского осетра (*Acipenser schrenckii* × *A. baerii*, *A. baerii* × *A. schrenckii*, *A. schrenckii* × *A. ruthenus*, and *A. ruthenus* × *A. schrenckii*) по данным изменчивости мультилокусных RAPD-маркеров // Генетика. Т. 44. № 11. С. 1453.
- Рыжков Л.П., Дзюбук И.М., Кучко Т.Ю. 2013. Ихтиологические исследования на водоемах. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ.
- Слуквин А.М., Конева О.Ю., Лесюк М.И. 2008. Генетическая идентификация стерляди (*Acipenser ruthenus* L.), выращенной в ОАО “Рыбхоз “Полесье” Пинского района Брестской области, по микросателлитным маркерам // Молекулярная и прикладная генетика: Сб. науч. тр. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси. Минск: Право и экономика.
- Тимошкина Н.Н., Водолажский Д.И., Усатов А.В. 2010. Молекулярно-генетические маркеры в исследовании внутри- и межвидового полиморфизма осетровых рыб (*Acipenseriformes*) // Экологическая генетика. Т. 8. № 1. С. 12.
<https://doi.org/10.17816/ecogen8112-24>
- Третьякова Т.В. 2014. Анализ размерно-возрастной структуры стерляди нижнего течения реки Иртыш в аспекте сохранения ее запасов // Фундаментальные исследования. № 11–6. С. 1306.
- Чемагин А.А. 2020. Локалитет формирующейся зимовальной ямы в реке Иртыш // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Серия: Рыбное хозяйство. № 4. С. 7.
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2020-4-7-21>
- Чемагин А.А. 2021. Структура незаконных уловов осетровых рыб р. Иртыш в 2013–2020 гг. (по данным

- ихтиологических экспертиз // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Серия: Рыбное хозяйство. № 4. С. 17. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-4-17-23>
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР.
- Шишанова Е.И., Павлов А.Д. 2013. Генетическая изменчивость стерляди (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus, 1758) в процессе domestикации в условиях установки замкнутого водоснабжения // Естественные и технические науки. № 1(63). С. 85.
- Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. 2006. М.: Тов-во научн. изданий КМК.
- Anderson W.G., Schreier A., Crossman J.A. 2022. Chapter 2 – Conservation aquaculture – A sturgeon story // Fish Physiol. V. 39. Part B. P. 39. <https://doi.org/10.1016/bs.fp.2022.04.013>
- Arthington A.H., Dulvy N.K., Gladstone W., Winfield I.J. 2016. Fish conservation in freshwater and marine realms: status, threats and management // Aquat. Conserv.: Mar. and Freshwater Ecosystems. V. 26(5). P. 838. <https://doi.org/10.1002/aqc.2712>
- Bender W., Pierre S., Hognes D.S. 1983. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from Ace and rosy loci of bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // J. Mol. Biol. V. 168. P. 17. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(83\)80320-9](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(83)80320-9)
- Bielikova O.Y., Mariutsa A.E., Mruk A.I. et al. 2021. Genetic structure of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes, Salmonidae) from aquaculture by DNA-markers // Biosystems Diversity. V. 29. № 1. P. 28. <https://doi.org/10.15421/012104>
- Billard R., Lecointre G. 2000. Biology and conservation of sturgeon and paddlefish // Reviews in Fish Biol. and Fish. V. 10. № 4. P. 355. <https://doi.org/10.1023/A:1012231526151>
- Carvalho G.R., Hauser L., Martinsohn J., Naish K. 2016. Fish, genes and genomes: contributions to ecology, evolution and management // J. Fish Biol. V. 89. № 6. P. 2471. <https://doi.org/10.1111/jfb.13228>
- Cvijanović G., Adnadević T., Lenhardt M., Marić S. 2015. New data on sterlet (*Acipenser ruthenus* L.) genetic diversity in the middle and lower Danube sections, based on mitochondrial DNA analyses // Genetika. V. 47. № 3. P. 1051. <https://doi.org/10.2298/GENSR1503051C>
- Gordon T.A.C., Harding H.R., Clever F.K. et al. 2018. Fishes in a changing world: learning from the past to promote sustainability of fish populations // J. Fish Biol. V. 92. № 3. P. 804. <https://doi.org/10.1111/jfb.13546>
- Hildebrand L.R., Drauch Schreier A., Lepla K. et al. 2016. Status of White Sturgeon (*Acipenser transmontanus* Richardson, 1863) throughout the species range, threats to survival, and prognosis for the future // J. Appl. Ichthyol. V. 32 (S1). P. 261. <https://doi.org/10.1111/jai.13243>
- Hilton E.J., Kynard B., Balazik M.T. et al. 2016. Review of the biology, fisheries, and conservation status of the Atlantic Sturgeon (*Acipenser oxyrinchus oxyrinchus* Mitchell, 1815) // J. Appl. Ichthyol. V. 32 (S1). P. 30. <https://doi.org/10.1111/jai.13242>
- Huang Z., Wang L. 2018. Yangtze Dams Increasingly Threaten the Survival of the Chinese Sturgeon // Current Biol. V. 28. № 22. P. 3640. e18. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.032>
- Jarić I., Riepe C., Gessner J. 2018. Sturgeon and paddlefish life history and management: Experts' knowledge and beliefs // J. Appl. Ichthyol. V. 34. P. 244. <https://doi.org/10.1111/jai.13563>
- Kubala M., Farský M., Krajč T., Pekárik L. 2021. Bayesian modelling suggests that the sterlet (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus 1758) population is ageing in the middle Danube River // Aquat. Conserv: Mar. and Freshwater Ecosystems. V. 31. № 3. P. 469. <https://doi.org/10.1002/aqc.3515>
- Lenhardt M., Jarić I., Cvijanović G. et al. 2010. Sterlet (*Acipenser ruthenus* L.) as an object of research, fishery and aquaculture in Serbia: 38th Conference of the International Association for Danube Research. June 2010, Dresden, Germany.
- Lochmann S.E. 2019. Introduction to a Special Section: Captive Propagation of Imperiled Species // North Am. J. Aquaculture. V. 81 (4). P. 279. <https://doi.org/10.1002/naaq.10121>
- Orlov A.M., Interesova E.A., Dylidin Yu.V., Romanov V.I. 2022. The Endangered Eurasian Freshwater Sturgeons // Imperiled: The Encyclopedia of Conservation, Elsevier. P. 541. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00135-5>
- Mikheev P.B., Kazarinov S.N., Melnikova A.G. et al. 2022. Artificial enhancement of sturgeon stock in freshwater reservoirs: A case study on sterlet *Acipenser ruthenus* of the Kama reservoir // Aquaculture and Fisheries. (Available online 11 May 2022). <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2022.04.004>
- Pobedintseva M.A., Makunin A.I., Kichigin I.G. et al. 2018. Population genetic structure and phylogeography of sterlet (*Acipenser ruthenus*, Acipenseridae) in the Ob and Yenisei River basins // Mitochondrial DNA. Part A. V. 30. № 1. P. 156. <https://doi.org/10.1080/24701394.2018.1467409>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. V. 155. № 2. P. 945. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x>
- Vasilyeva L.M., Elhetawy A.I.G., Sudakova N.V., Astafyeva S.S. 2019. History, current status and prospects of sturgeon aquaculture in Russia // Aquaculture Res. V. 50. № 4. P. 979. <https://doi.org/10.1111/are.13997>
- Yeh F.C., Yang R., Boyle T. 1999. POPGENE. Version 1.31. University of Alberta and Centre for International Forestry Research.
- Zhigileva O.N., Baranova O.G., Pozhidaev V.V. et al. 2013. Comparative analysis of using isozyme and ISSR-PCR markers for population differentiation of cyprinid fish // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 13. P. 159. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_1_19

Genetic Polymorphism and Differentiation of Populations of Sterlet *Acipenser ruthenus* (Acipenseridae) in the Lower Irtysh and Middle Ob Basins

G. I. Volosnikov¹, O. N. Zhigileva^{2, *}, A. A. Stafeeva³

¹Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Tobolsk, Russia

²AquaBioSafe Laboratory, University of Tyumen, Tyumen, Russia

*e-mail: zhigileva@mail.ru

The article presents data on polymorphism of intermicrosatellite sequences in the sterlet *Acipenser ruthenus* of the lower reaches of the Irtysh River and the middle reaches of the Ob River. We assessed intra- and inter-population variability and genetic differentiation of *A. ruthenus* and revealed a high ISSR polymorphism in the species from the central part of the Ob-Irtysh basin. The proportion of polymorphic amplicons was 0.966, genetic diversity was 0.355, and the average number of alleles per locus was 1.97. The highest polymorphism was typical for the sterlet from the Tobol River at the confluence with the Irtysh River. Genetic differentiation between the sterlet groups of the Irtysh and Ob rivers is well pronounced, the interpopulation component accounts for 42% of variability ($G_{st} = 0.42$), gene flow is limited ($N_m = 0.67$). The sterlet groups inhabiting the Lower Irtysh from the mouth of the Tobol River to the mouth of the Konda River do not differ genetically and form one population ($G_{st} = 0.08-0.12$, $N_m = 3.76-5.55$). The sterlet from the Irtysh River within the Vagay region is genetically different from the other Irtysh samples ($G_{st} = 0.22$, $N_m = 1.68$) and belongs to a different population group. The differentiation between samples of sterlet from the Ob basin is higher than between samples from the Irtysh basin. Groups of sterlet from the Ob River and the Yuganskaya Ob canal are genetically different ($G_{st} = 0.30$, $N_m = 1.19$) and form various subpopulations. Spawning migrations, as well as confinement to wintering pits, play a decisive role in the formation of the sterlet population structure in the studied part of the distribution area. The identified sterlet population groups should be considered as separate units of environmental and economic management.

Keywords: sterlet, *Acipenser ruthenus*, genetic differentiation, ISSR markers, Ob-Irtysh basin

УДК 597.2.5. 574.58

СОСТОЯНИЕ ТЕПЛОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛ. СООБЩЕНИЕ 1. ФОРМИРОВАНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

© 2024 г. А. П. Новоселов^{а*}, Г. А. Дворянкин^а

^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаврова
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 19.04. 2022 г.

После доработки 01.02.2022 г.

Принята к публикации 05.02.2024 г.

Приведены материалы, определяющие возможные пути освоения арктической зоны представителями теплолюбивой ихтиофауны. Проработана и подтверждена высказанная ранее авторами гипотеза, что обитавшие в бассейне Белого моря в суббореальный период рыбы тепловодного комплекса (стерлядь, синец, красноперка, белоглазка, жерех) и считавшиеся вымершими при последующем похолодании в субатлантическом периоде, приспособились к изменившимся условиям, сохранились в отдельных частях ареала и в ограниченном количестве вошли в состав современной ихтиофауны. Рассмотрены возможные пути саморасселения каспийских теплолюбивых видов – белоглазки и жереха в северодвинский бассейн. В озерах Кенозерского национального парка обнаружены и исследованы популяции редких для региона теплолюбивых видов – красноперки и синца. Красноперка, реликтовый вид времен голоценового температурного максимума, ранее была отмечена лишь в нескольких пойменных озерах среднего течения р. Северная Двина. Кенозерская популяция красноперки – первый случай обнаружения представителей этого вида в бассейне р. Онега. Таким же реликтом можно считать синца, который встречается на территории области только в одной озерной системе Кенозерского парка и нескольких небольших озерах Сийского природного заказника.

Ключевые слова: рыбы теплолюбивого комплекса, стерлядь, синец, красноперка, белоглазка, жерех, Архангельская обл., водоемы-рефугии, климатические изменения

DOI: 10.31857/S0320965224040104, EDN: YJFTGT

ВВЕДЕНИЕ

В историческом аспекте наиболее важным фактором, определившим современный облик ихтиофауны в водоемах Палеоарктики, был природный (естественно-исторический). Он обусловил периодические колебания климата в Северном полушарии, перестройку рельефа, гидросети региона, значительные изменения уровня океана, гляциацию и дегляциацию обширных территорий (Квасов, 1975; Гросвальд, 1983; Черешнев, 1996). В пресноводных экосистемах Палеоарктики природные факторы формируют филогенетические связи и пути расселения рыб, оказывают влияние на многие экологические и биологические стороны их жизни. Жизненные циклы многих видов имеют явно выраженную временную периодичность, приуроченную, как правило, к сезонной периодичности климата Земли. Долгопериодные изменения климата и, как следствие, динамики отдельных процессов в гидросфере, приводят к смещению районов массового распространения

различных видов рыб и колебанию численности их отдельных популяций. В результате происходит изменение границ и размеров биотопов, определяющих “экологические ниши” рыб в процессе их онтогенеза (Никольский, 1974).

Климатические изменения на Европейской части России в послеледниковый период выражались в уменьшении общей водности, повышении температуры и последующем ее снижении. Под влиянием колебаний климата в фауне рыб происходили соответствующие изменения, имевшие часто локальный характер. Изучение остатков рыб из раскопок от древнейших палеолитических стоянок до городов средневековья свидетельствует, что воздействие климата на видовой состав ихтиофауны проявлялось не на всей территории Восточной Европы и Северной Азии, а лишь в отдельных регионах (Никольский, 1935, 1943; Лебедев, 1960; Решетников и др., 1982; Цепкин, 1995, 1999).

Цель данной работы – проанализировать и оценить состояние популяций тепловодных ви-

дов рыб Европейского Северо-Востока России (стерляди, красноперки, синца, белоглазки, жереха) и выявить возможные пути расселения этих видов в бассейне Северного Ледовитого океана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для настоящей работы послужили результаты многолетних исследований ихтиофауны Архангельской обл. за период с 1980-х годов до настоящего времени. Систематический статус рыб представлен в соответствии с “Атласом пресноводных рыб России” (Атлас..., 2003). Исследуемые виды рыб отлавливали в ходе комплексных ихтиологических съемок активными и пассивными орудиями лова. Использовали закидной невод длиной 80 м с размером ячеи в кутке 16–20 мм и набор ставных жаберных сетей в количестве 10 штук с размером ячеи от 15 до 70 мм. Анализ выловленной рыбы включал выявление соотношения видов в составе контрольных уловов, распределения рыб во временном (разные годы) и пространственном (различные водные объекты)

аспектах, а также изучение биологических параметров их популяций, с особым вниманием к чужеродным видам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В среднем голоцене холодный и влажный бореальный климат сменился теплым атлантическим и суббореальным. В водоемах северной части европейской территории России в этот период обитали представители теплолюбивого комплекса (Щепкин, 1999). Г.В. Никольский (1935, 1943), работая с раскопками неолитических стоянок на оз. Лача (в бассейне р. Онега) (рис. 1), обнаружил среди 10 видов ископаемых остатков трех видов рыб, отсутствующих, по его мнению, в бассейне Белого моря в настоящее время. Это рыбы семейства карповых – синец *Abramis ballerus* (L., 1758), жерех *Aspius aspius* (L., 1758) и красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758), которые относятся к типичным представителям средиземноморской фауны, обитающим в бассейнах Каспийского и Черного морей. Судя по ископаемым остаткам,

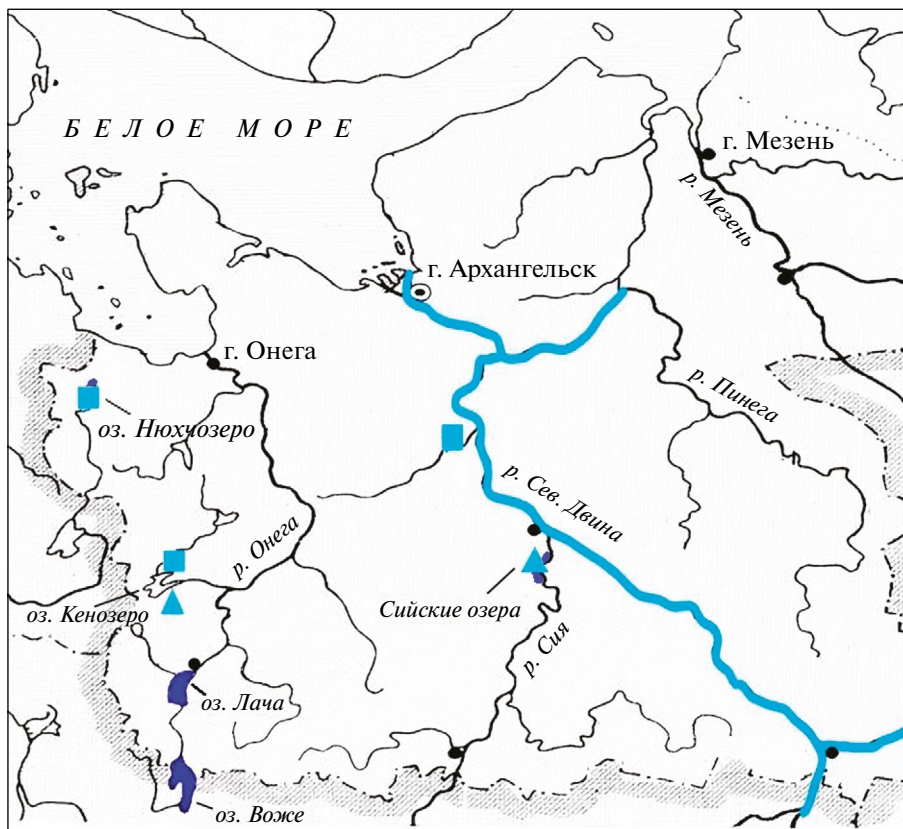


Рис. 1. Местонахождения ископаемых остатков теплолюбивых видов рыб в бассейне р. Онега (бассейн Белого моря) (по: Никольский, 1943) и места отлова теплолюбивых видов рыб в бассейне Белого моря на территории Архангельской обл. (наши данные). ■ – места обитания синца; ▲ – красноперки; ■ – стерляди, белоглазки и жереха.

синец и красноперка были широко распространены в бассейне Белого моря в неолите и служили массовыми объектами добычи, жерех встречался единично. В бассейне р. Северная Двина (протока Кузнечиха) в раскопках позднего неолита были найдены остатки леща *Abramis brama* (L., 1758), щуки *Esox lucius* L., 1758 и окуня *Perca fluviatilis* L., 1758. Г.В. Никольским было обращено внимание на значительный удельный вес остатков ископаемого леща, что не соответствовало его доле в составе ихтиофауны р. Северная Двина в 30–40-х годах прошлого века (Никольский, 1935, 1943).

В бассейне оз. Воже перечень ископаемых видов из стоянок конца суббореального и начала субатлантического периодов включал 11 видов. Здесь отсутствующие в составе современной ихтиофауны теплолюбивые рыбы были представлены только двумя видами — все тем же синцом и сомом *Silurus glanis* L., 1758, в то же время в раскопках не были обнаружены красноперка и жерех. Проанализировав полученные материалы, Г.В. Никольский пришел к выводу, что ихтиофауна бассейна Белого моря в суббореальное, а возможно еще и в атлантическое время, была более теплолюбивой и содержала ~40% видов, в настоящее время здесь не встречающихся. Во время неолита в бассейне Белого моря водились такие теплолюбивые виды как синец, красноперка, жерех, сом, стерлядь, что было связано с более теплым климатом до конца суббореального времени. С похолоданием в субатлантическое время эти виды, по мнению авторов, исчезли, сформировалась современная фауна в озерах и реках с преобладанием лососевых и сиговых рыб, при этом вымирание теплолюбивых форм произошло на рубеже ~I и II тыс. лет до н.э. С мнением Г.В. Никольского был согласен Л.С. Берг, отмечавший, что названные южные рыбы могли проникнуть в бассейн Белого моря в одну из теплых послеледниковых эпох (Берг, 1935, 1945; Никольский, 1935, 1943).

В конце 1980-х годов археологические экспедиции в бассейне р. Онега продолжили и на древнейших стоянках человека собрали коллекцию рыб, датируемую VII–IV тыс. лет до н.э. Однако ни одного представителя теплолюбивого комплекса (синца, красноперки, жереха, сома и стерляди *Acipenser ruthenus* (L., 1758), за исключением линя *Tinca tinca* (L., 1758), в рассматриваемый период не обнаружили (Цепкин, 1999). На основании опубликованных материалов (Берг, 1935, 1945; Никольский, 1935, 1943) и полученных в результате раскопок данных, Е. А. Цепкин приходит к заключению, что "... в хронологических рамках всего голоцена теплолюбивому комплексу рыб в бассейне р. Онега был отведен только один период — суббореальный. Красноперка, жерех, синец, сом и стерлядь проникли в бассейн этой северной реки в самом конце атлантического — начале суббореального периода, и просуществовав здесь до

конца II тыс. лет до н.э., исчезли вследствие похолодания в наступившем субатлантическом периоде" (Цепкин, 1999).

Можно согласиться с тем, что рыбы теплолюбивого комплекса распространились в бассейне Белого моря в конце атлантического — начале суббореального периодов. Однако постулат о том, что эти виды просуществовали здесь до конца II тыс. лет до н.э., а затем исчезли вследствие похолодания и в настоящее время в рассматриваемом регионе не встречаются, вызывает возражение. Результаты многолетних сборов материалов по видовому составу рыб в водоемах Архангельской обл., а также анализ имеющейся научной литературы, позволяют нам высказать несколько иную точку зрения. По-видимому, рыбы тепловодного комплекса, попав в период потепления в северные водоемы, постепенно приспособились к существующим условиям обитания. В силу этого, в период очередного похолодания в субатлантическом периоде адаптивные механизмы позволили отдельным популяциям этих видов сохраниться на отдельных участках ареала (Новоселов, 2000, 2012).

По полученным нами данным, почти все теплолюбивые виды рыб, отмечаемые исследователями в атлантический (Цепкин, 1999) и суббореальный (Берг, 1935, 1945; Никольский, 1935, 1943; Цепкин, 1999) периоды (за исключением сома и линя из бассейна оз. Воже в Вологодской обл.), в настоящее время встречаются в водоемах Европейского Севера России (табл. 1, рис. 1).

Стерлядь — единственный вид осетровых рыб, распространенный во внутренних водных объектах Европейского Севера. Долгое время появление стерляди в р. Северная Двина связывали со строительством каналов. Стронники этой гипотезы объясняли проникновение стерляди в Двинской бассейн со стороны р. Вычегда за счет функционирования Екатерининского канала, а именно — прорывом шлюза высоким весенним паводком 1810 г. (Догель, 1939; Иогансен, 1946; Остроумов, 1954). В то же время, находка остатков стерляди в отложениях бассейна р. Онега, датированных II–III тыс. лет до н.э., привела к предположению о ее естественном проникновении в р. Северная Двина, где она, в отличие от онежской популяции, сохранилась до наших дней (Никольский, 1943; Берг, 1945). В пользу каждой из рассматриваемых гипотез приводили иногда одинаковые доводы, и, в итоге, на этот вопрос так и не получили однозначного ответа. В настоящее время стерлядь встречается в реках Сухона, Юг (с Лузой), Вычегда (с Сысолой), в самой Двине и ее притоках Варе и Пинеге.

В целях расширения ареала и акклиматизации северодвинскую стерлядь неоднократно выпускали в реки Печора (1933–1961 гг.), Мезень (1960–

Таблица 1. Климатические периоды голоцена (тыс. лет до н.э.) и присутствие рыб тепловодного комплекса в водоемах бассейна Белого моря

Вид	I	II	III	
			IIIa	IIIб
Стерлядь	–	+	–	+
Красноперка	–	+	–	+
Синец	–	+	–	+
Белоглазка	–	–	–	+
Жерех	–	+	–	+
Сом*	–	+	–	–
Линь	+	–	–	–

Примечание. Периоды: I – Атлантический (VI–IV) (по: Цепкин, 1999); II – Суббореальный (III–II) (по: Никольский, 1935, 1943; Берг, 1935, 1945; Цепкин, 1999); III – Субатлантический (с I по настоящее время): IIIa – (по: Никольский, 1935, 1943; Цепкин, 1999), IIIб – данные авторов (сборы 1977–2020 гг.); “+” – присутствие вида, “–” – отсутствие; *сом из оз. Воже.

1963 г.), Онега (1961–1968), Шуя (1968–1982). Первый выпуск стерляди был осуществлен по инициативе Народного комиссариата земледелия в 1928 г., когда рыб массой 1–2 кг отловили в р. Вычегда и выпустили в р. Северная Двина. В 1933 г. рыбопромысловые организации г. Архангельска отловили стерлядь в р. Северная Двина и перевезли ее в нижнее течение р. Печора. В 1949–1950 гг. выпуском стерляди в р. Печора занималась акклиматизационная станция Главрыбвода (Соловкина, 1975). В течение нескольких лет в Западную Двину из Северной Двины завозили так называемых “пиковок” (молодь) стерляди. В 1948–1952 гг. было завезено 3 316 экз. стерляди, которая широко распространилась по Западной Двине и Рижскому заливу (Персов, 1963). Всего до 1953 г. в вышеуказанные реки выпустили

11 тыс. экз., а с 1961 по 1982 гг. – 19.5 тыс. экз. северодвинской стерляди.

В первые годы после проведения интродукционных работ ярко выраженного эффекта не наблюдали, поскольку зарыбление проводили разновозрастными особями и малыми объемами. Согласно сообщениям специалистов Севрыбвода, в зарыбленных водотоках (реки Печора, Мезень, Онега) молодь стерляди встречалась единично, а взрослые особи, в том числе и половозрелые, попадали в орудия лова крайне редко. В настоящее время случаи поимки стерляди в р. Печора перестали быть единичными, встречается она и в ее притоке – р. Уса. Очевидно, достаточно суровые условия онтогенеза северодвинской стерляди позволили ей быстрее приспособиться к новой среде обитания в бассейнах других северных рек. Известно, что разнообразие условий среды, в которых растет молодь рыб, способствует развитию их адаптивных возможностей (Герасимов, Васюра, 2013). Установлено, что нагул стерляди происходит в основном в нижнем и, частично, в среднем течении р. Печора, а ее численность лимитирует лишь наличие естественных нерестилищ. В перспективе можно ожидать увеличения численности стерляди, чему могло бы способствовать дополнение естественного воспроизводства искусственным (Захаров и др., 1997, 1998). Примерно такая же ситуация наблюдается и в р. Онега, где отмечены случаи поимки стерляди массой >10 кг (Новоселов, 2000).

Синец (рис. 2а) в Архангельской обл. встречается редко – в основном, в водоемах на водоразделе Беломорского и Балтийского бассейнов. По имеющимся в нашем распоряжении материалам, синец присутствует и в составе ихтиофауны двух озер, расположенных в приграничной зоне Архангельской обл. и Республики Карелия – Нюхчозеро и Пешозеро, где он еще до недавнего времени фигурировал в статистике вылова как промысловый вид (Новоселов, 2000). По резуль-

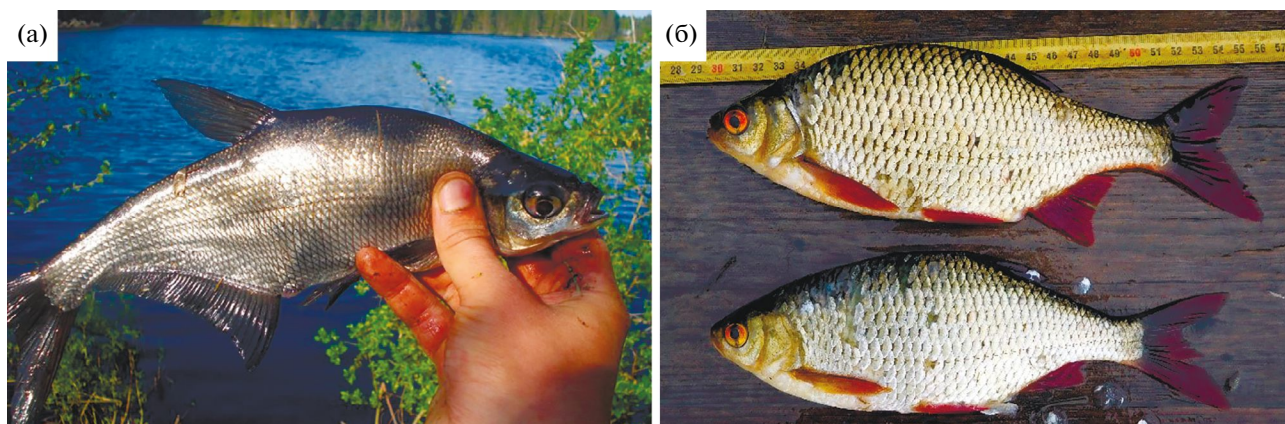


Рис. 2. Синец (а) и красноперка (б) оз. Кенозеро (фото Г.А. Дворянкина).

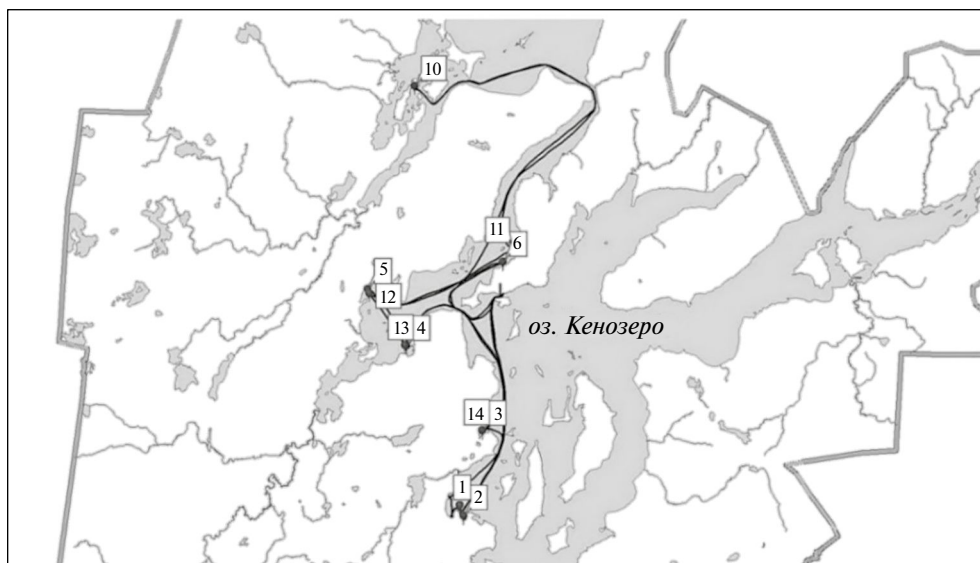


Рис. 3. Места отлова синца (1–6, 10, 11, 14) и красноперки (5, 10) при ведении контрольного лова на Кенозере в 2019 г.

татам кадастровых исследований, синец отмечен также в трех озерах Сийской системы (озера Большое и Малое Михайловские и Дудницы) бассейна р. Северная Двина (Козьмин, Шатова, 1997) (рис. 1).

На территории Кенозерского национального парка синец обнаружен только в одном водоеме – Кенозере (бассейн р. Онега) (рис. 3). При этом, до 2000 г. в статистике уловов синец не был отмечен и в список ихтиофауны национального парка не входил. В 2001 г. он единично попадал в орудия лова комплексной научной экспедиции Карельского научного центра РАН (Новоселов, 2004). Однако во время ихтиологических исследований в 2007–2019 гг. синец присутствовал уже в большом количестве. Очевидно, немногочисленная популяция синца постоянно обитала в Кенозере, а резкое увеличение численности этого южного вида связано, по-видимому, с влиянием антропогенных (перелов его пищевого конкурента – леща) и природных (глобальные климатические изменения) факторов (Дворянкин, 2016).

Красноперка (рис. 2б). Ареал обыкновенной красноперки охватывает почти всю Европу к северу от Пиренеев и Альп – от Британских островов до Урала. Красноперка отсутствует в Крыму, а также на севере Европы (Кожара и др., 2020). Отсутствие красноперки в составе ихтиофауны северных водоемов отмечено Л.С. Бергом (1948) как характерная черта всей циркумполярной подобласти Голарктики. Однако она присутствует в регионе и считается редким для Архангельской обл. видом. Обитающую в некоторых озерах Двинского бассейна популяцию красноперки Л.Н. Соловкина (1969) относил к реликтовой форме. Во

время проведения кадастровых исследований в 1980-х гг. красноперка была обнаружена нами в нескольких озерах среднего течения р. Северная Двина в пределах Шенкурского и Виноградовского районов (рис. 1). В водоемах Кенозерского национального парка нами впервые описаны две популяции красноперки: в Чешкозере (Балтийский бассейн) и Кенозере (Беломорский бассейн). Выявление кенозерской популяции – первый случай обнаружения красноперки в бассейне р. Онега (Дворянкин, 2014) (рис. 3).

Белоглазка *Abramis sapa* (Pallas, 1814) – теплолюбивый вид, ареал которого охватывает бассейны Каспийского, Черного, Азовского и Аральского морей. Ранее в водоемах Архангельской обл. не встречалась. С начала 1970-х годов белоглазку стали единично отмечать в реках Вычегда и Северная Двина, куда она проникла в результате саморасселения по системе каналов (рис. 4). Впервые была отмечена в р. Вычегда в 1971 г., затем появилась в р. Северная Двина, быстро увеличивая свою численность. В промысловой статистике долгое время включалась в состав уловов как молодь леща или густеры. В последнее десятилетие белоглазка стала встречаться почти по всей р. Северная Двина, распространившись к настоящему времени вплоть до дельтовой части реки и участков приустьевоего взморья (рис. 1). Ситуация представляется весьма проблематичной, поскольку, будучи солоновато-водным видом, белоглазка может создать серьезную пищевую конкуренцию ценным промысловым видам аборигенного комплекса – карповым рыбам (лещу), а также северодвинскому сигу на его кормовых биотопах в дельтовой части реки и приустьевом взморье (Novoselov, 2020).

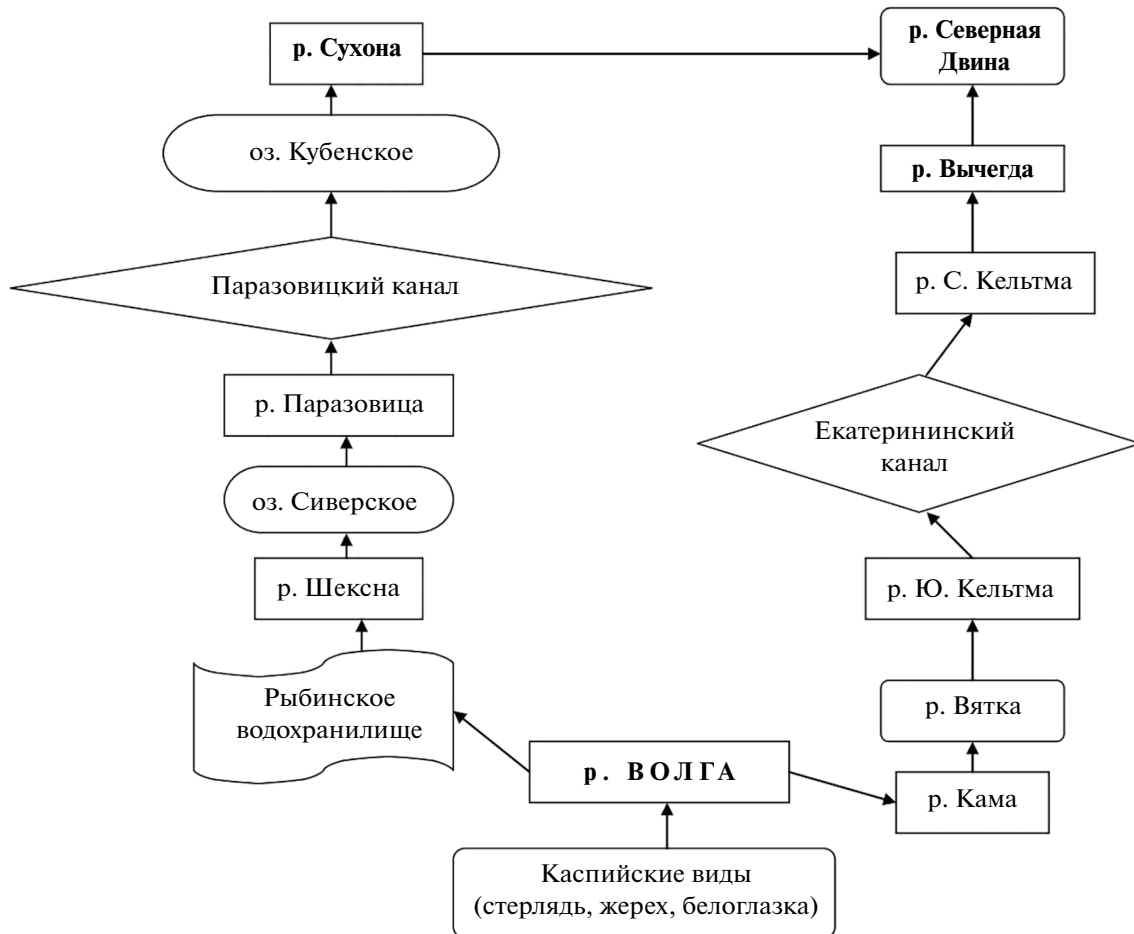


Рис. 4. Возможные пути саморасселения каспийских теплолюбивых видов рыб в бассейн р. Северная Двина (по: Новоселов, Студенов, 2002). Жирным шрифтом выделены основные магистральные реки (водные пути).

Обыкновенный жерех. Хищный представитель карповых рыб, появившийся в Северодвинском бассейне вслед за белоглазкой (рис. 4). В р. Вычегда (приток р. Северная Двина) считается редким видом (Бознак, 2003; Захаров, Бознак, 2009). Ранее в водоемах Архангельской обл. не встречался. До 1998 г. появлялись лишь устные сообщения о неоднократных поимках жереха в р. Северная Двина на участке от устья р. Вычегда до устья р. Вага, а также в устьевой части реки на участках промысла семги. В последнее десятилетие отмечают регулярные поимки жереха в среднем течении р. Северная Двина и на участках приустьевого взморья, включая и губу Сухое море (Novoselov, 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из литературных источников известно, что во время неолита в бассейне Белого моря водились теплолюбивые виды рыб (синец, красноперка, жерех, сом, стерлядь, линь), и это было связано с

более теплым климатом до конца суббореального времени. На основании изучения остеологических материалов из раскопок древнейших стоянок в бассейне р. Онега рядом авторов было сделано заключение, что эти виды, просуществовав здесь до конца II тыс. лет до н.э., исчезли вследствие похолодания в наступившем субатлантическом периоде. Однако полученные данные подтверждают высказанную нами ранее гипотезу, что некоторые виды рыб тепловодного комплекса, попав в период потепления в северные водоемы, смогли адаптироваться к существующим условиям обитания. В период очередного похолодания в субатлантическом периоде они сохранились в водоемах–рефугиях (убежищах, сохранившихся с ледникового периода) на северных границах ареала и в ограниченном количестве существуют там в настоящее время. В ходе проведенных научно-исследовательских работ по ихтиологическому мониторингу водоемов Архангельской обл. рассмотрены возможные пути саморасселения каспийских теплолюбивых видов – белоглазки и жереха в северодвинский бассейн. Проверена

и подтверждена информация о существовании в одном из озер Кенозерского национального парка популяций редких теплолюбивых видов — красноперки и синца. Красноперку, реликтовый вид времен голоценового температурного максимума, ранее отмечали лишь в нескольких пойменных озерах среднего течения р. Северная Двина. Кенозерская популяция красноперки — первый случай обнаружения представителей этого вида в бассейне р. Онега. Таким же реликтом можно считать синца, встречающегося на территории области только в одной озерной системе Кенозерского парка, в нескольких небольших озерах Сийского природного заказника, а также в двух озерах на границе Архангельской обл. с Республикой Карелия.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств целевой субсидии на выполнение государственного задания “Изучение изменений в экосистемах бассейна р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Архангельской обл. в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” (№ регистрации 122011800593-4). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. Т. 1–2. 2003. М.: Наука.
- Берг Л.С. 1945. О стерляди в бассейне Белого моря // Природа. № 6. С. 66.
- Берг Л.С. 1935. Рыбы из неолита бассейна р. Онеги // Природа. № 9. С. 82.
- Бознак Э.И. 2003. Ихтиофауна реки Вычегды (морфология, биология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 22 с.
- Герасимов Ю.В., Васюра О.Л. 2013. Рост и питание молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. (Acipenseridae) в пруду при различной длительности предварительного содержания в бассейнах // Биология внутр. вод. № 3. С. 64.
- Гросвальд М.Г. 1983. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука.
- Дворянкин Г.А. 2014. Первая находка красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (Cyprinidae, Cypriniformes) в бассейне р. Онеги // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. С. 118.
- Дворянкин Г.А. 2016. Рыбы Кенозерского национального парка. Архангельск: Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации Федерального государственного бюджетного учреждения “Национальный парк “Кенозерский”.
- Догель В.А. 1939. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбной эпизоотии // Изв. ВНИОРХ. Т. 21. С. 112.
- Захаров А.Б., Крылова В.Д., Осипова Т.С. 1998. Итоги и перспективы интродукции северодвинской стерляди *Acipenser ruthenus* в бассейн Печоры // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 6. С. 825.
- Захаров А.Б., Осипова Т.С., Крылова В.Д. 1997. Стерляди Европейского Северо-Востока России, проблемы естественного и искусственного воспроизводства // Тез. докл. Первого Конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 111.
- Захаров А.Б., Бознак Э.И. 2009. Инвазийные виды в крупных речных системах Европейского Северо-востока России // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Сыктывкар. С. 259.
- Иоганзен Б.Г. 1946. Стерлядь бассейна р. Оби // Тр. Томск. гос. ун-та. Т. 97. Томск: Изд-во Томского университета. С. 67.
- Квасов Д.Д. 1975. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука.
- Кожара А.С., Маврин А.В., Мироновский А.Н. 2020. Структура фенетического разнообразия и систематика красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов и водотоков России и сопредельных стран // Биология внутр. вод. № 6. С. 538.
- Козьмин А.К., Шатова В.В. 1997. Рыбохозяйственная характеристика озер Архангельской области. Архангельск: Изд-во АГМА.
- Лебедев В.Д. 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ.
- Никольский Г.В. 1943. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря // Зоол. журн. Т. 22. Вып. 1. С. 27.
- Никольский Г.В. 1935. Список рыб из неолита бассейна р. Онеги // Бюлл. Москов. об-ва испыт. природы. Вып. 3. С. 113.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк.
- Новоселов А.П. 2004. Стерлядь бассейна р. Северная Двина // Состояние популяций стерляди в водоемах России и пути их стабилизации. М.: Экономика и информатика. С. 160.
- Новоселов А.П. 2012. Исторические аспекты формирования пресноводной ихтиофауны Европейского сектора Арктики // История изучения и освоения Арктики — от прошлого к будущему. Архангельск: ИПЦ САФУ. С. 178.
- Новоселов А.П. 2000. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис... докт. биол. наук. М. 50 с.
- Новоселов А.П., Студенов И.И. 2002. О появлении каспийских видов белоглазки *Abramis sapa* (Pallas, 1814) и жереха *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) в бассейне р. Северной Двины // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 8. С. 615.
- Остроумов Н.А. 1954. Биология северодвинской стерляди // Тез. докл. III экологической конф. Ч. 2. Киев: Киевский университет. С. 109.

- Персов Г.М. 1963. Стерлядь как объект рыбоводства, акклиматизации и товарного выращивания. Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 40.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука.
- Соловкина Л.Н. 1969. О находках серебрянного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)) и красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) на Европейском Северо-Востоке СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 5. С. 945.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР // Сыктывкар.
- Цепкин Е.А. 1995. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиологии. Вып. 35. № 1. С. 3.
- Цепкин Е.А. 1999. Ихтиофауна бассейна реки Онеги – четкий индикатор изменений климата в Голоцене // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 117.
- Черешнев И.А. 1996. Состав ихтиофауны и особенности распространения пресноводных рыб в водоемах Северо-Востока СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 836.
- Novoselov A.P. 2020. New fish species in water bodies of Northeastern European Russia // Rus. J. Ecol. V. 51. № 6. P. 556.
<https://doi.org/10.1134/S1067413620060077>

The State of Thermophilic Ichthyofauna in the Water Bodies of Arkhangelsk Oblast: Report 1. Formation and Distribution

A. P. Novoselov^{1, *} and G. A. Dvoryankin¹

¹Laverov Federal Center for Integrated Arctic, the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia

*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Materials determining the possible pathways of Arctic zone colonization by representatives of thermophilic ichthyofauna are presented. The previously proposed hypothesis that the fish of the thermophilic complex that lived in the White Sea basin during the Subboreal period (sterlet, blue bream, common rudd, white-eye bream, and asp) and were considered extinct during the subsequent cooling in the Subatlantic period, adapted to changed conditions, stayed in particular areas of their range, and became part of the modern ichthyofauna in limited numbers have been elaborated and confirmed. The possible pathways of spontaneous introduction of the Caspian thermophilic species, white-eye bream, and asp to the Northern Dvina basin are considered. Populations of rudd and blue bream, rare thermophilic species for the region, have been detected and studied in the lakes of the Kenozersky National Park. Rudd, a relict species of the Holocene thermal maximum, was previously recorded only in several floodplain lakes of the middle reaches of the Northern Dvina River. The Kenozero population of rudd is the first case of finding representatives of this species in the Onega River basin. Blue bream can be also considered a relict found in the territory of the region only in one lake system of the Kenozersky National Park and several small lakes of the Siysky State Nature Reserve.

Keywords: fish of the thermophilic complex, sterlet, blue bream, common rudd, white-eye bream, asp, Arkhangelsk oblast, refugia, climate change

УДК 597.423.639.2.052.23

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОСЕТРОВЫХ РЫБ р. УРАЛА НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН ПО ДАННЫМ НЕЗАКОННОГО, НЕСООБЩАЕМОГО И НЕРЕГУЛИРУЕМОГО ВЫЛОВА

© 2024 г. Е. В. Микодина^{а, б}, Г. И. Рубан^{с, *}, Г. М. Шалгимбаева^д

^аМосковский Государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского
(Первый казачий университет), Москва, Россия

^б Университет МГУ-ППИ, Шэньчжэнь, Китай

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

^дНаучно-производственный центр рыбного хозяйства, Алматы, Казахстан

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 07.12.2023 г.

После доработки 15.02.2024 г.

Принята к публикации 16.02.2024 г.

В работе проанализирована динамика встречаемости четырех видов рыб семейства осетровых (Acipenseridae): русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, стерляди *A. ruthenus*, севрюги *A. stellatus*, белуги *Huso huso* в браконьерских уловах из р. Урал (Жайык) в границах Республики Казахстан. Приведены данные о величине изъятого контрафакта (ННН – незаконный, несообщаемый и нерегулируемый вылов) в период 2012–2018 гг., демонстрирующие флуктуацию объемов ННН-вылова осетровых в данной реке, а также доминирование самцов их популяциях. Оценены биологические показатели рыб, изымаемых ННН-выловом, – соотношение полов, возраст, масса и длина тела.

Ключевые слова: осетровые, соотношение полов, возраст, масса, длина, незаконный вылов, р. Урал

DOI: 10.31857/S0320965224040116, **EDN:** YJEBKO

ВВЕДЕНИЕ

В связи с мораторием на вылов осетровых рыб в пресных водах Волжско-Каспийского (с 2005 г.) и Урало-Каспийского (с 2010 г.) бассейнов, а также в международных морских водах (с 2016 г.) Каспийского моря (Исбеков и др., 2018) основным источником сведений по их биологии в последующие годы, как правило, были данные мониторинга, полученные в рамках научного лова (Металлов и др., 2016). К сожалению, существует и ННН-вылов (ННН – незаконный, несообщаемый и нерегулируемый) осетровых, который известен в р. Урал вблизи с. Каракия, городов Мангистау, Актау, Атырау и других местах, выше г. Атырау осетровые рыбы не встречаются (Риеррке et al., 2003). В р. Урал незаконный вылов осетровых столь велик, что его объем близок к величине разрешенного изъятия (Рубан и др., 2015). При наличии данных о ННН-вылове осетровых некоторая часть конфиската незаконно выловленных осетровых рыб из р. Урал (казахское Жайык) может быть использована как дополнительный

источник неучтенных мониторингом сведений по биологическим параметрам обитающих в ней осетровых рыб.

Цель настоящей работы – дать анализ видового состава ННН-вылова осетровых в р. Урал и ряда биологических параметров русского осетра из этих уловов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованный материал – конфискат ННН-вылова, полученный в 2015–2018 гг. Он представлен четырьмя видами осетровых рыб: белугой *Acipenser (Huso) huso* (L., 1758), русским осетром *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833, севрюгой *A. stellatus* Pallas, 1771, стерлядью *A. ruthenus* L., 1758, изъятых на местах отлова в нижнем течении р. Урал (Жайык) ставными жабберными сетями с ячеей 100 мм в течение конца апреля–начале июня.

Проведен биологический анализ нежизнеспособных (снулых) рыб (табл. 1) с определением пола, соотношения полов, массы, длины и возраста. Рыб взвешивали безменом с точностью до

Сокращения: ННН – незаконный, несообщаемый и нерегулируемый вылов.

Таблица 1. Исследованный материал из р. Урала

Вид	Годы вылова	<i>n</i>
Севрюга	2015–2018	57
Русский осетр	2012–2019	89
Белуга	2012–2018	20
Стерлядь	2017	4
Всего		170

Примечание. *n* – число рыб, экз.

0.1 кг, длину *TL* измеряли с помощью мерной доски с точностью до 1 см. Пол устанавливали при вскрытии. Возраст определяли по спилам маргинальных лучей грудного плавника. Статистическую обработку материалов проводили с помощью программ Statistica v. 10 и Excel в составе пакета Microsoft Office 16.

Официальные данные по общему допустимому улову и промысловому освоению лимитов вылова осетровых рыб в Урало-Каспийском бассейне за период 2012–2017 гг. предоставлены Жайык-Каспийской межобластной бассейновой инспекцией рыбного хозяйства, а также взяты из отчетов ТОО “Казахстанское агентство прикладной экологии” за 2012–2017 гг. (Отчет ТОО “Казахстанское ...”, 2013, 2014, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что в пресных, солоновато-водных и морских водоемах Казахстана обитают шесть видов осетровых рыб из сем. Acipenseridae: белуга, русский осетр, персидский осетр *A. persicus* Borodin 1896, севрюга, шип *A. nudiventris* Lovetsky 1828, стерлядь (Рыбы..., 1986), занесенных в Красную книгу Международного союза охраны природы (МСОП) (IUCN Red List of Threatened Species) и Республики Казахстан (Казахстан Республикасының..., 2010) находящиеся, как и другие виды осетровых (Микодина, Рубан, 2022), под угрозой исчезновения. Все они обитают в предустьевом пространстве и нижнем течении р. Урал, которая для осетровых в этой стране служит репродуктивным водотоком (Судакова и др., 2018; Assylbekova et al., 2022; Shalgimbaeva et al., 2022).

Наблюдения показывают, что численность осетровых не только катастрофически низкая, но и флуктуирует. Так, в научно-исследовательских уловах продолжают уменьшаться уловы севрюги, что свидетельствует о продолжающейся деградации популяции этого вида (Сафаралиев и др., 2019). В то же время, в ННН-уловах увеличивается численность русского осетра. Персидский осетр и шип редки, в 2010 г. впервые за ряд лет в научно-исследовательских уловах отмечена белуга (Puerpke et al., 2023). Среди выловленных в районе исследования рыб молоди осетровых не

обнаружено, по-видимому, скатившись в море, она еще не достигла размеров, при которых могла попасть в использованные орудия лова. В целом состояние популяций осетровых рыб Казахстана считают не только неудовлетворительным, но даже катастрофическим, о чем свидетельствуют малые объемы общих допустимых уловов и еще более низкие величины вылова (табл. 2).¹

Среди изъятых за 8 лет 170 контрафактных рыб 50% приходилось на русского осетра, 1/3 – на севрюгу, до 1/8 – на белугу, стерлядь встречалась единично (табл. 3). Таким образом, в исследованный период ежегодная встречаемость русского осетра среди всех изученных видов была неожиданно велика и в структуре уловов относительно устойчива. Если ранее р. Урал считали севрюжьей рекой (Баймуханов и др., 2006; Камелов, 2007; Боккова, 2008), то, по-видимому, видовая структура стада уральских осетровых изменилась в сторону преобладания русского осетра, который присутствовал в уловах в 2012–2014 г. и позднее; севрюга в эти годы не встречалась или была в незначительном количестве. С 2015 г. вплоть до 2018 г. севрюгу снова отмечали в уловах, наибольшее число этих рыб было выловлено в 2018 г. (табл. 3). Вызывает интерес, что по нашим данным, отсутствующая ранее в уловах из р. Урал белуга уральской популяции (молодь) вновь стала попадаться с 2010 г. и продолжала и далее встречаться в уловах (в основном единичные экземпляры, за исключением 2014 г.). По-видимому, этому способствовала деятельность по искусственному воспроизводству Урало-Арытауского осетрового рыбного завода Казахстана, где белуга – один из объектов разведения (Судакова и др., 2018). По нашим данным, белугу и позднее ловили единично, за исключением 2014 г., что, возможно, совпало с пиком нерестовой миграции диких особей в этом году.

В исследованном материале наиболее многочисленными были выборки русского осетра и севрюги (табл. 3), что дало возможность описать и статистически оценить данные по их биологическим параметрам, включая возраст.

В выборках конфиската соотношение полов (самцы: самки) у севрюги в июне 2018 г. было 2 : 1, у русского осетра – в июне за период 2013–2018 гг. варьировало от 1.3 : 1 (2014, 2017, 2018 гг.) до 4.5 : 1 (2015 г.). Выявленное нарушение естественного соотношения полов в р. Урале согласуется с данными О. Л. Журавлевой (2012) о доминировании самцов в Волго-Каспийском бассейне и является следствием селективного ННН-вылова, преимущественно изымающего самок (Ruban et al., 2019).

¹ Биологическое обоснование. Проведение комплексных морских исследований по оценке состояния биологических ресурсов казахстанской части Каспийского моря. Алматы: 2013–2015.

Таблица 2. ОДУ и вылов осетровых рыб в казахстанском секторе Каспийского моря в 2012–2017 гг.

ОДУ	Вылов, т	% освоения	Период вылова
0.535	0.05	9.30	2012 г. (10 мес.)
0.748	0.056	7.49	2013 г. (10 мес.)
0.793	0.771	97.2	2014 г. (9 мес.)
0.727	0	0	15.02.2015–15.02.2016 гг.
0.727	0	0	15.02.2016–15.02.2017 гг.

Примечание. ОДУ – общий допустимый улов, т.; приведен по: (Биологическое обоснование. ..., 2013, 2014, 2015)

Таблица 3. Видовая структура изъятых сотрудниками рыбоохраны нелегальных уловов осетровых рыб из р. Урала, экз.

Год	Русский осетр	Севрюга	Белуга	Стерлядь
2012	6	–	1	–
2013	10	–	–	–
2014	9	–	15	–
2015	22	4	1	–
2016	21	5	1	–
2017	8	3	1	4
2018	8	45	1	–
2019	5	–	–	–
Всего	89	57	20	4
В улове, %	52	33.5	11.9	2.6

Примечание. “–” – отсутствие в улове.

Русский осетр в нижнем течении р. Урала Казахстанского сектора наиболее многочислен среди осетровых видов рыб. В браконьерских уловах зарегистрировано 89 экз. русского осетра, возрастная структура самцов и самок была различна (табл. 4, рис. 1). Самцы и самки русского осетра в исследуемой выборке достоверно различались по длине, массе тела и возрасту по критерию Манна–Уитни с вероятностью $p \leq 0.001$. У севрюги различия по длине тела по этому критерию были достоверны при $p \leq 0.1$, по массе тела и возрасту – при $p \leq 0.05$.

Несмотря на малочисленность исследованных рыб разных возрастных классов у самок преобладали особи 12 лет, у самцов выявлено два пика: 8 и 13 лет (рис. 2). Это подтверждает распределение русского осетра по массе и длине как у самок, так и у самцов (рис. 2).

Среди различных взаимоотношений биометрических параметров у рыб исследователи наиболее часто используют соотношение длины и массы тела как функциональный инструмент, применяемый в различных исследованиях: рыбохозяйственных, экологии, популяционной динамики и оценке запасов (Pauly, 1993; Erzini, 1994; King, 1995; Petrakis and Stergiou, 1995; Ferreira et al., 2008). Это соотношение считается важным параметром в ихтиологических исследованиях, по-

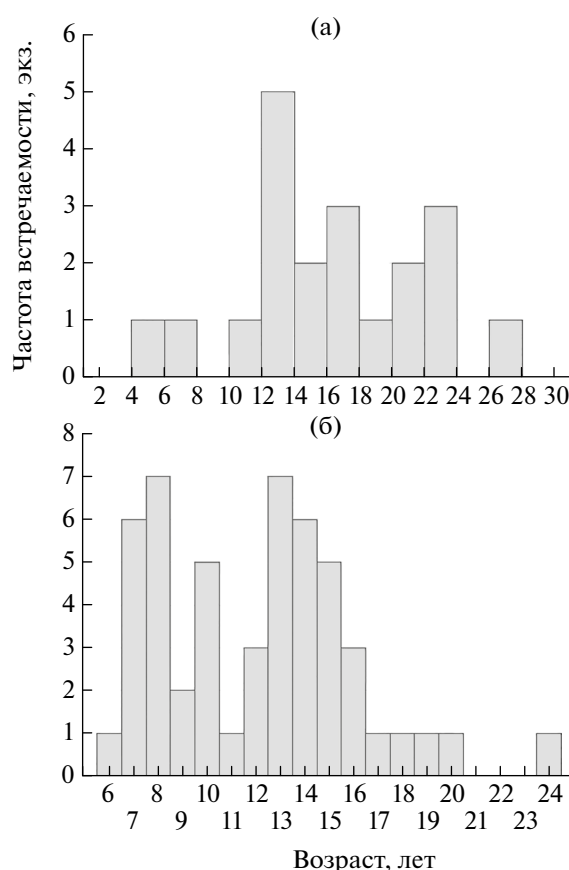


Рис. 1. Распределение частот встречаемости русского осетра по возрасту из ННН-уловов в нижнем течении р. Урал: а – самки, б – самцы.

скольку может дать информацию о состоянии популяций, коэффициентах упитанности, темпе роста, морфологических различиях, половой зрелости и репродуктивном потенциале, различных аспектах динамики популяций рыб и их общем благополучии (Le Cren, 1951; Bagenal and Tesch, 1978; Martin-Smith, 1996; Froese, 1998, 2006; Gonçalves, et al., 1997; Sutton et al., 2000; Santos et al., 2012; Torres et al., 2012; Meerbeek and Crane, 2017; Maurya et al., 2018). Это соотношение также используют для определения массы тела рыб при определенной длине их тела (Sarkar et al., 2009; Nazir and Khan, 2017).

Таблица 4. Биологические показатели севрюги и русского осетра уральского стада из конфиската 2012–2019 гг.

Параметр	Севрюга		Русский осетр	
	♀♀ (<i>n</i> = 13)	♂♂ (<i>n</i> = 25)	♀♀ (<i>n</i> = 20)	♂♂ (<i>n</i> = 51)
Масса, кг	$\frac{8.10 \pm 1.10}{3.0-14.0}$	$\frac{5.00 \pm 0.34}{3.0-10.0}$	$\frac{20.4 \pm 1.97}{7.0-35.0}$	$\frac{7.7 \pm 0.52}{2.7-20.0}$
Длина, см	$\frac{112.80 \pm 5.27}{89.0-142.0}$	$\frac{101.90 \pm 2.28}{80.0-128.0}$	$\frac{128.9 \pm 4.56}{100.0-180.0}$	$\frac{100.2 \pm 1.93}{82.0-160.0}$
Возраст, лет	$\frac{12.70 \pm 0.28}{8.0-16.0}$	$\frac{7.7 \pm 0.46}{4.0-12.0}$	$\frac{17.10 \pm 1.23}{4-23}$	$\frac{12.1 \pm 0.55}{6-24}$

*Примечание. *n* – число особей. Над чертой – среднее ± ошибка среднего, под чертой – пределы варьирования.

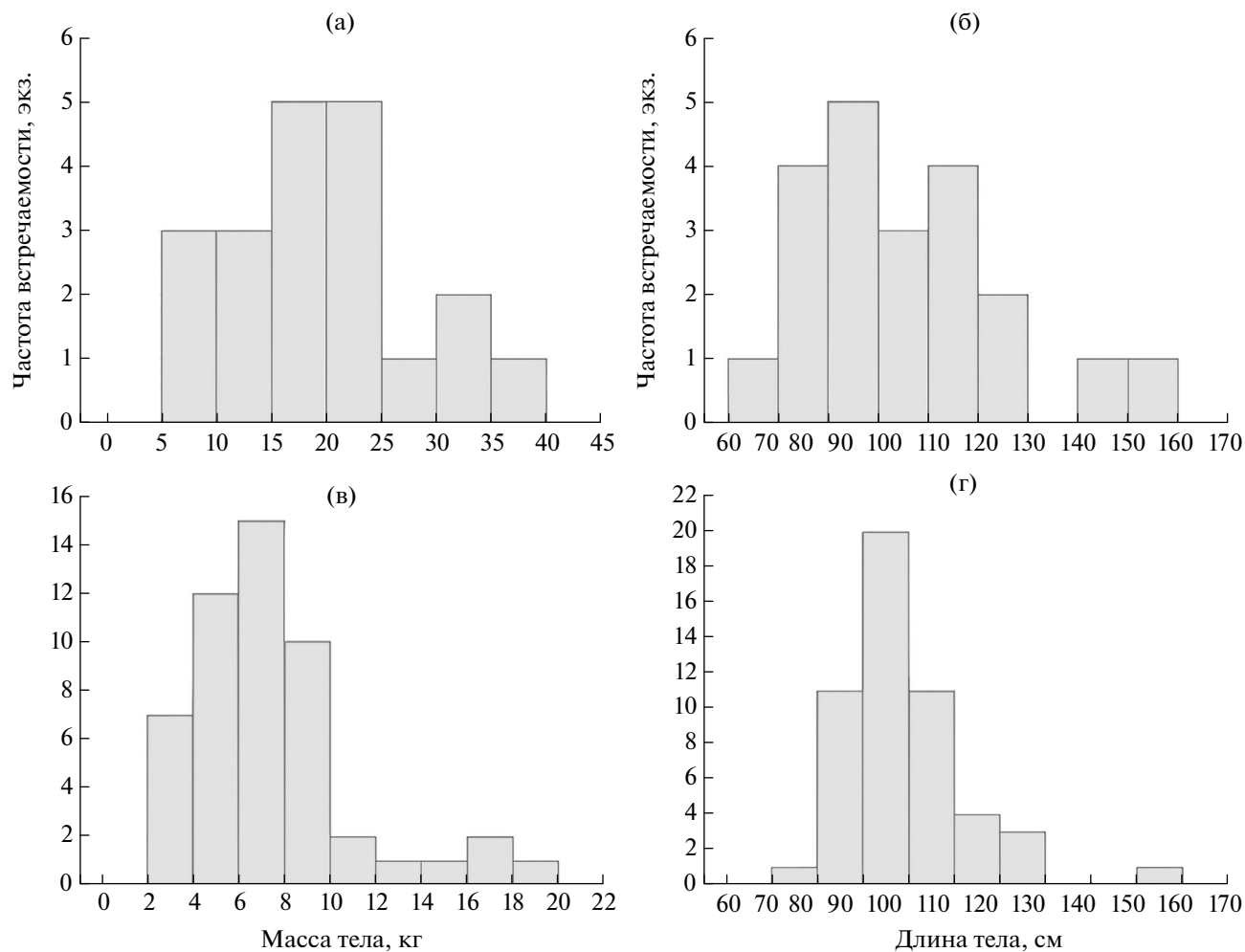


Рис. 2. Распределение частоты встречаемости самок (а, б) и самцов (в, г) русского осетра по массе (а, в) и длине (б, г) в ННН-уловах р. Урал.

Анализ соотношения длины и массы тела русского осетра в выборке из р. Урал (рис. 3а) показал, что оно аппроксимируется уравнением (1):

$$y = 0.0019 x^{3.2941}, \quad (1)$$

где *y* – масса тела в граммах, *x* – длина тела, см.

Показатель степени в полученном уравнении немного выше, чем у русского осетра в южной

части Каспийского моря, где он равен 3.21 (Fazli, Moghim, 2014). Это различие можно объяснить более высоким темпом массового роста русского осетра в более продуктивной северной части моря.

Анализ соотношения длины и массы тела севрюги в выборке из р. Урала (рис. 3б) показал, что оно аппроксимируется уравнением (2):

$$y = 0.0099x^{2.8454}, \quad (2)$$

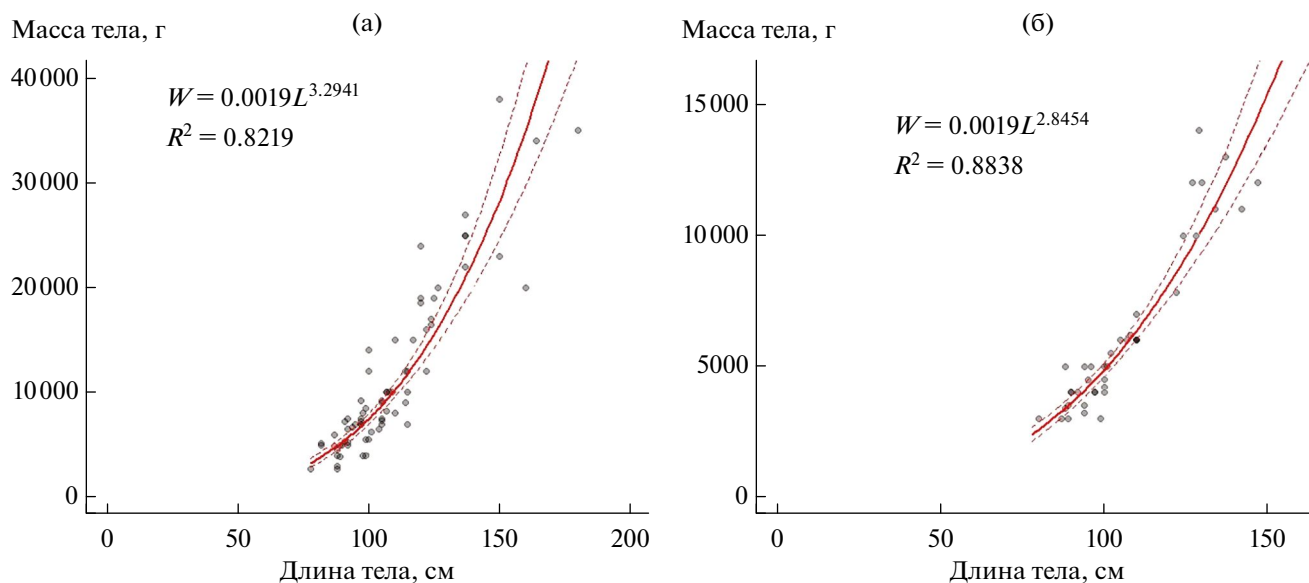


Рис. 3. Соотношение длины и массы тела русского осетра (а) и севрюги (б) из р. Урала.

Показатель степени в полученном уравнении немного ниже, чем у севрюги из юго-западной части Каспийского моря, где он равен 2.99 (Fazli, Moghim, 2014), и выше, чем в юго-восточной части моря – 2.780 (Fazli, Moghim, 2014). Это различие свидетельствует о более высоком темпе роста массы у севрюги в юго-западной части моря и наиболее низком – в юго-восточной части. Севрюга из р. Урал по этому показателю занимает промежуточное положение.

В целом полученные диаграммы и уравнения (рис. 3) свидетельствуют, что при одинаковых линейных размерах масса тела у русского осетра превышает таковую у севрюги. Это различие соответствует различию в форме тела исследуемых рыб – у севрюги оно более прогонистое, чем у русского осетра.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период 2012–2019 гг. в р. Урале в ННН-уловах попадались только четыре вида осетровых: русский осетр, севрюга, белуга и стерлядь. Впервые установлено изменение видовой структуры уловов осетровых рыб в р. Урале, где вместо преобладавшей ранее севрюги лидирующее место занял русский осетр. Возраст русского осетра варьировал от 2 до 28 лет, причем модальная группа самцов была 7 лет, самок – 13. Среди самок встречали как неполовозрелых (масса 6–8 кг), так и половозрелых (масса 12–14 кг) особей. Относительно небольшая доля самок демонстрирует результат многолетнего селективного ННН-промысла русского осетра (Ruban et al., 2019). Соотношение длины и массы тела у исследованных видов неодинаково в разных частях Каспийского бассейна

и, по-видимому, отражает трофические условия в местах обитания. Материалы по биологическим параметрам осетровых рыб из ННН-уловов в Урало-Каспийском районе дополняют данные мониторинга в практическом отношении (прогнозы общего допустимого улова и режимы рыболовства в условиях имеющихся запретов).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена при поддержке государственного задания “Экология и биоразнообразие водных сообществ”, тема №АААА-А18-118042490059-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баймуканов М.Т., Бокова Е.Б., Койшыбаева С.К. и др. 2006. О некоторых результатах изучения генофонда уральской нерестовой группы севрюги (*Acipenser stellatus*) // Тр. ВНИРО. С. 183.
- Бокова Е.Б. 2008. Условия естественного воспроизводства осетровых р. Урал // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: КаспНИРХ. С. 225.
- Журавлева О.Л. 2012. Закономерности формирования численности и структуры популяции русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt под воздействием промысла, воспроизводства и условий обитания: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск. 45 с.
- Исбеков К.Б., Камелов А.К., Асылбекова С.Ж. и др. 2018. Современное состояние естественного воспроизводства осетровых рыб (*Acipenseridae*) в реке Урал // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер. Рыбн. хозяйство. № 2. С. 81. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2018-2-81-88>
- Камелов А.К. 2007. Динамика размерно-возрастной структуры нерестовой популяции севрюги р. Урал // Матер. 2-й Междунар. науч.-практ. конф.

- “Проблемы сохранения экосистемы Каспийского моря в условиях освоения нефтегазовых месторождений”, Астрахань, 28–30 августа 2007. Астрахань. С. 58.
- Металлов Г.Ф., Гераскин П.П., Аксенов В.П., Левина О.А. 2016. Многолетний мониторинг физиологического состояния основных видов каспийских осетровых рыб // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер. Рыбн. хоз-во. № 1. P. 88.
- Микодина Е.В., Рубан Г.И. 2022. Современные сведения по биологии сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Acipenseriformes) (обзор) // Биол. внутр. вод. № 1. С. 71. <https://doi.org/10.31857/S0320965221060115>
- Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Кошелев В.Н. 2015. О состоянии осетровых в России // Астрахан. вестн. экологического образования. № 1(31). С. 42.
- Рыбы Казахстана. 1986. Алма-Ата. Т. 1. 268 с.
- Сафаралиев И.А., Рубан Г.И., Булгакова Т.И. 2019. Каспийская северюга: распределение, оценка запаса и сценарии восстановления волжской популяции. М.: ВНИРО.
- Судакова Н.В., Микодина Е.В., Васильева Л.М. 2018. Смена парадигмы искусственного воспроизводства осетровых рыб (Acipenseridae) в Волжско-Каспийском бассейне в условиях дефицита производителей естественных генераций (обзор) // Сельскохозяйственная биология. Т. 53. № 4. С. 698. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.4.698rus>
- Қазақстан Республикасының Қызыл кітабы. 4-басылым, қайта үзделген жене толықтырылған (Красная книга Республики Казахстан). 2010. Т. 1. Жануарлар; 1-бөлім: Омыртқалылар. (авторлар ұжымы). Алматы: “DPS”. 324 бет.
- Assylbekova S.Zh., Mikodina E.V., Isbekov K.B., Shalgimbaeva G.M. 2022. Experience, principles and parameters in the sturgeon quality assessment by anomalies in early ontogenesis (A Review) // Biology. V. 11. Is. 8. P. 1240. <https://doi.org/10.3390/biology11081240>
- Bagenal T.B., Tesch F.W. 1978. Age and growth // Methods for assessment of fish production in freshwaters. IBP Handbook. № 3. Oxford: Blackwell Sci. Publ. P. 101.
- Erzini K. 1994. An empirical study of variability in length-at-age of marine fishes // J. Appl. Ichthyol. V. 10. P. 17.
- Fazli H., Moghim M. 2014. Length-weight relationships of five species of sturgeon in the Iranian waters of the Caspian Sea // J. Survey in Fisheries Sci. V. 1(1). P. 56.
- Ferreira S., Sousa R.J., Carvalho D.T. 2008. Weight-length relationships for demersal fish species caught off the Madeira archipelago (eastern-central Atlantic) // J. Appl. Ichthyol. V. 24(1). P. 93.
- Froese R. 1998. Length-weight relationships for 18 less-studied fish species // J. Appl. Ichthyol. V. 14. P. 117.
- Froese R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, metaanalysis and recommendations // J. Appl. Ichthyol. V. 22. P. 241.
- Gonçalves J.M.S., Bentes L., Lino P.G. et al. 1997. Weight-length relationships for selected fish species of the small-scale demersal fisheries of the south and southwest coast of Portugal // Fish Res. V. 30. P. 253.
- King M. 1995. Fisheries biology, assessment and management // Fishing News Books. Oxford: England. P. 107.
- Le Cren E.D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*) // J. Anim. Ecol. V. 20. P. 201.
- Martin-Smith K.M. 1996. Length/weight relationships of fishes in a diverse tropical freshwater community, Sabah, Malaysia // J. Fish Biol. V. 49. P. 731.
- Maurya A., Prasad L., Gautam R. 2018. Length-weight relationship and condition factor of *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) from Rudrasagar Lake (A Ramsar site), Tripura // J. Pharmacognosy and Phytochem. V. 7. P. 1395.
- Meerbeek J.R., Crane D.P. 2017. A comparison of Muskellunge weight estimation equations to a modified length-girth technique. Muskellunge management fifty years of cooperation among anglers, scientist, and fisheries biologists // Amer. Fish Soc. Symposium. V. 85. P. 539.
- Nazir A., Khan M.A. 2017. Length-weight and length-length relationships of *Cirrhinus mrigala* (Cyprinidae) and *Xenentodon cancila* (Belontiidae) from the River Ganga // J. Appl. Ichthyol. V. 57. P. 787.
- Pauly D. 1993. Fishbyte section editorial. V. 16. Naga, ICLARM, Quart, ICLARM, Naga, Philippines 16. P. 26.
- Petrakis G., Stergiou K.I. 1995. Weight-length relationships for 33 fish species in Greek waters // Fish Res. V. 21. P. 465.
- Pueppke S.G., Nurtazin S.T., Murzashev T.K. et al. 2003. Re-Establishing Naturally Reproducing Sturgeon Populations in the Caspian Basin: A Wicked Problem in the Ural River // Water. № 15(19). V. 3399. <https://doi.org/10.3390/w15193399>
- Ruban G.I., Khodorevskaya R.P., Shatunovskii M.I. 2019. Factors influencing the natural reproduction decline in the beluga (*Huso huso*, Linnaeus, 1758), Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*, Brandt & Ratzeburg, 1833), and stellate sturgeon (*A. stellatus*, Pallas, 1771) of the Volga-Caspian basin // J. Appl. Ichthyol. V. 35. P. 387. <https://doi.org/10.1111/jai.13885>
- Sarkar U.K., Deepak P.K., Negi R.S. 2009. Length-weight relationship of clown knifefish, *Chitala chitala* (Hamilton, 1822) from the river Ganga basin, India // J. Appl. Ichthyol. V. 25. P. 232.
- Santos M., Lemos J., Pereira C. et al. 2012. Length-weight relationships of four ornamental fish species from the Brazilian Negro River basin // J. Appl. Ichthyol. V. 28. P. 148.
- Sutton S.G., Bult T.P., Haedrich R.L. 2000. Relationships among fat weight, body weight, water weight, and condition factors in wild Atlantic salmon parr // Trans. Amer. Fish Soc. V. 129. P. 527.
- Shalgimbaeva G.M., Mугue N.S., Isbekov K.B. et al. 2022. Ural (Zhayik) River Spawning Grounds of Sturgeon (Acipenseridae) in the Republic of Kazakhstan: Modern Situation // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1439. <https://doi.org/10.1134/S0032945222060273>
- Torres M., Ramos F., Sobrino I. 2012. Length-weight relationships of 76 fish species from the Gulf of Cadiz (SW Spain) // Fish Res. V. 128. P. 171.

Sturgeon Biological Parameters in the Ural River (Zhaiyk) of the Republic Kazakhstan

E. V. Mikodina^{1,2}, G. I. Ruban^{3,*}, G. M. Shalgimbaev⁴

¹Moscow State University of Technologies and Management (First Cossack University), Moscow, Russia

²Shenzhen MSU-BIT University, Shenzhen, China

³Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian, Academy of Science, Moscow, Russia

⁴Head of the Laboratory of the Fisheries Research and Production Center, Almaty, Kazakhstan

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

The dynamics of capture of 4 Sturgeon species (family Acipenseridae): Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii*, Sterlet *A. ruthenus*, Stellate Sturgeon *A. stellatus*, Beluga *Acipenser (Huso huso)* in the IUU catches of the Ural (Zhaiyk) River within of the Republic of Kazakhstan borders is done. The annual number of Sturgeons estimated by arrested IUU catches in the period 2012–2018 which demonstrate the fluctuation of the Ural River Sturgeons number as well as male dominance is given. The biological indicators of Ural's Sturgeons during the period of maximum catches in 2018: sex ratio, age, weight, length, length-weight relationship are given.

Keywords: sturgeon, sex ratio, age, weight, length, IUU-catch, Ural River

УДК 574.22

ТЕМПЕРАТУРНАЯ АДАПТАЦИЯ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ СКРЕБНЯ *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae)

© 2024 г. Е. И. Михайлова^{а, *}

^аИнститут биологических проблем Севера Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Магадан, Россия
*e-mail: emmodus@gmail.com

Поступила в редакцию 04.04.2023 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

В экспериментальных условиях исследовано личиночное развитие паразита рыб, скребня *Acanthocephalus tenuirostris*, распространенного в восточных регионах России от Приморья до верховьев р. Колыма. Материал для опытов был собран в разных районах Магаданской обл., большая часть которой находится в зоне субарктического климата. В нескольких сериях экспериментов заражение и содержание промежуточных хозяев скребня, водяных осликов *Asellus hilgendorfi*, проходило при постоянной температуре 15°C. Во всех случаях для формирования окончательной стадии развития – цистаканта – требовалось ≤ 45 сут. Одновременно с цистакантами в полости тела осликов присутствовало большое количество личинок более ранних стадий развития. Дополнительный эксперимент, проходивший первые 45 сут при 15°C и следующие 207 сут при 4–6°C, показал возможность дальнейшего развития личинок при пониженных температурах. Сравнение вновь полученных данных и литературных сведений о сроках развития европейских видов рода *Acanthocephalus*, обитающих в условиях умеренного климата, позволило сделать вывод о наличии температурной адаптации у *A. tenuirostris* к холодному климату, что обеспечивает двукратное ускорение скорости его ларвогенеза относительно *A. lucii* в Европе.

Ключевые слова: *Acanthocephalus tenuirostris*, скребень, личиночное развитие, экспериментальные данные, температурные адаптации, климатические условия, ареал

DOI: 10.31857/S0320965224040123, **EDN:** YJBZHL

ВВЕДЕНИЕ

Скребни, относящиеся к роду *Acanthocephalus* Koelreuter, 1771, обитают на всех континентах и паразитируют только на холоднокровных животных. Для большинства из 54 валидных согласно последней классификации видов этого рода (Amin, 2013) промежуточные хозяева и детали жизненного цикла остаются неизвестными. При этом в составе рода имеются широко распространенные виды, экологии которых посвящены работы многих исследователей. Наиболее полные данные, включающие сведения о преимагинальной фазе жизненного цикла, протекающей в промежуточных хозяевах, собраны для трех обитающих в Европе видов: *A. lucii* (Müller, 1776) Lühe, 1911, *A. anguillae* (Müller, 1780) Lühe, 1911 и *A. ranae* (Schrank, 1788) Lühe, 1911. Их географическое распространение связано с зоной умеренного климата, только отдельные находки *A. ranae* были сделаны в более южных широтах (Neckmann et al., 2011). Промежуточными хозяевами этим видам служат пресноводные изоподы *Asellus aquaticus*

(L., 1758), а дефинитивными – различные виды рыб, за исключением *A. ranae*, имагинальная стадия которого развивается в бесхвостых амфибиях. Личиночное развитие каждого из этих видов было исследовано экспериментально (Андрюк, 1979а, 1979б; Курбанов, 1978; Bratney, 1986).

Вид *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerovet Dombrovskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti 1963 впервые был обнаружен в рыбах, обитающих в р. Амур. Дальнейшие исследования расширили географию находок скребня в бассейне р. Амур, а также круг его окончательных хозяев до 31 вида рыб (Соколовская, 1971). Поскольку большая часть видов этих рыб – общая с ихтиофауной Китая, паразит был признан элементом китайского равнинного фаунистического комплекса, сформировавшегося в Сино-Индийской зоогеографической области (Стрелков, Шульман, 1971). Относительно недавно скребень найден также на о. Сахалин (Соколов, Фролов, 2012) и на юге Приморского края (Ермоленко, 2004). В то же время, ареал *A. tenuirostris* не ограничива-

ется умеренными широтами, а продолжается к северу. Кроме находок на реках Енисей, Лена и Пенжина, указанных в Северной Азии (Пугачев, 2004), обширные местообитания скребня обнаружены в северной части Охотоморья (Атрашкевич, 1998; Поспехов и др., 2009; Поспехов, 2013) и верховье р. Колыма (Никишин, Леонов, 2000). В реках охотского бассейна и в водоемах на побережье Охотского моря скребень встречается часто и может считаться фоновым паразитом (Атрашкевич, 2009). В бассейне Верхней Колымы этот вид также нередок (Атрашкевич и др., 2016). Для вида зарегистрирована природная инвазия в промежуточном хозяине, широко распространенном на Северо-Востоке водяном ослике *Asellus hilgendorffii* Bovallius, 1886 (Атрашкевич, 1998), также проведено морфологическое исследование цистакантов скребня (Давыденко, Никишин, 2023).

Таким образом, жизненный цикл *A. tenuirostris* успешно реализуется в обследованных районах Субарктики и его развитию в промежуточных хозяевах не препятствует температурный режим холодного климата. Можно предполагать, что диапазон толерантных температур, к которому скребень адаптирован, достаточно велик, это позволяет его популяциям занимать северные территории. Поскольку методики для исследования температурных адаптаций свободноживущих организмов не применимы к гельминтам, судить о таковых возможно только на основании данных о продолжительности отдельных этапов онтогенетического развития в зависимости от температурных условий. Для выяснения воздействия термических условий на процесс постэмбрионального развития *A. tenuirostris* было предпринята попытка его изучения при контролируемой температуре, близкой к сезонным температурам теплого периода на Северо-Востоке. Основная цель на начальном этапе – определить срок, необходимый для формирования в промежуточном хозяине цистаканта – конечной личиночной стадии паразита. Сравнение данных о продолжительности личиночного развития родственных видов скребней, обитающих в разных климатических условиях, даст возможность оценить их температурные адаптации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследования был получен экспериментальным путем. Для постановки опытов с целью изучения развития в промежуточных хозяевах скребня *A. tenuirostris* в летние сезоны 2018–2021 гг. проводили сборы водяных осликов *Asellus hilgendorffii* в тех местообитаниях, где нами установлено отсутствие заражения этим видом скребня. Одно из них – приморский водоем на берегу Ольской лагуны Охотского моря (59°36'

с.ш., 151°20' в.д.). Второй участок находился в бассейне Верхней Колымы (62°27' с.ш., 153°34' в.д.), в небольшом притоке р. Буюнды, протекающем по болотистой низине. Эти местообитания служили источниками подопытных раков для экспериментальных работ, проведенных в 2018–2021 гг. Инвазионный материал добывали из девятииглых колюшек *Pungitius pungitius* L., 1758, пойманных в оз. Глухое (59°44' с.ш., 149°55' в.д.) на побережье Охотского моря, и из хариусов *Thymallus arcticus* Valenciennes, 1848, пойманных в двух пунктах на р. Колыма (62°52' с.ш., 152°24' в.д. и 63°06' с.ш., 152°32' в.д.) в районе пос. Сеймчан. Заражение проводили в течение одних суток, после чего осликов пересаживали на чистый субстрат из опавших листьев, которые служат кормом этим ракам. Контейнеры с подопытными раками содержали в термокамере с регулируемой температурой и бытовом холодильнике. На протяжении экспериментов изымали партии осликов для вскрытия; во всех сериях их вскрывали после экспозиции 40 и 45 сут. Материал фиксировали в 70%-ном этаноле, для просветления объектов и приготовления временных препаратов применяли глицерин. Для изучения организации личинок и изготовления микрофотографий использовали микроскоп CarlZeissAxioImager.D1. Строение каждой личинки исследовали индивидуально после ее отделения от внутренностей рака. Для количественной характеристики зараженности использовали стандартные показатели – экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ) и индекс обилия (ИО), которые используют в паразитологических исследованиях (Пугачев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Половозрелые экземпляры *Acanthocephalus tenuirostris* неоднократно отмечены в дефинитивных хозяевах, пойманных на различных участках в русле р. Колыма в районе пос. Сеймчан, а также в притоках р. Колыма – реках Буюнде и Эльгене, в оз. Солнечное, из которого вытекает другой колымский приток, р. Бахапча. Кроме того, очаг заражения обнаружен в старой протоке р. Кулу вблизи пос. Кулу, где инвазия зарегистрирована и в окончательных, и в промежуточных хозяевах.

Определение сроков развития *A. tenuirostris* в промежуточных хозяевах проведено при постоянной температуре в нескольких сериях экспериментального заражения водяных осликов *Asellus hilgendorffii* яйцами скребня. Осликов содержали при температуре 15°C для сравнения наших результатов с данными Л. В. Андрюк (1979а), полученными при той же температуре. Зрелые самки *A. tenuirostris* для экспериментов были получены от девятииглых колюшек из водоема на побережье Охотского моря и хариусов из притоков

р. Колыма. Зараженность колюшек не превышала 18%, зараженность хариусов достигала 46%. Подопытные раки также были собраны в географически изолированных друг от друга местообитаниях – в бассейне верхнего течения р. Колыма и на побережье Охотского моря. Варианты сочетания в опытах промежуточных хозяев и инвазионного материала из различных локальностей представлены в табл. 1.

Повторные эксперименты показали, что яйца *A. tenuirostris* от колюшек и хариусов с одинаковым успехом заражаются водяные ослики *Asellus hilgendorffii*, обитающие в разных географических районах Магаданской обл. Также они продемонстрировали возможность промежуточных хозяев нести значительную нагрузку инвазии исследуемого скребня. Во всех сериях получено большое количество личинок различной организации (табл. 1). Поскольку одновременно обнаруженные в теле раков личинки находились на разных стадиях развития (рис. 1), для сравнения результатов, полученных в разных экспериментах, стадии в развитии личинок разделены на категории.

В настоящее время исследователи используют термины “акантор” – эмбриональная личинка, вышедшая из оболочек яйца в кишечнике промежуточного хозяина и “цистакант” – конечная стадия в процессе формирования личинки. Все промежуточные стадии личиночного развития

объединяются понятием “акантелла”. Как правило, описания изменений в строении акантелл приводятся особо.

В нашем исследовании выделены четыре стадии развития, согласно которым проводили оценку изменений в организации личинок и их учет (рис. 2, рис. 3).

Стадия I. “Ранняя акантелла” (рис. 2а). Личинка имеет округлую форму. Во внутреннем строении отчетливо заметна более плотная область центральной ядерной массы и периферическая зона, в которой хаотично располагаются крупные ядра.

Стадия II. “Средняя акантелла” (рис. 2б). Начальный этап продольного роста. Характерно появление полости, в центре которой находится зачаток внутренних органов; в переднем и заднем концах также имеются недифференцированные зачатки пресомы и половых органов.

Стадия III. “Поздняя акантелла” (рис. 3а, 3б). Дальнейший рост личинки в длину. Дифференциация зачатков и быстрый органогенез, в результате которого формируются все структуры скребня.

Стадия IV. “Цистакант” (рис. 3в, 3г). Главный признак завершения формирования личинки – инвагинация хоботка. После этого с течением

Таблица 1. Зараженность личинками *Acanthocephalus tenuirostris* промежуточных хозяев *Asellus hilgendorffii* в проведенных экспериментах

Опыт	<i>A. hilgendorffii</i>	<i>A. tenuirostris</i>	ЭИ
№ 1 2018 г.	Побережье Охотского моря, небольшой водоем (15)	Побережье Охотского моря, оз. Глухое (78)	93
№ 2 2019 г.	Побережье Охотского моря, небольшой водоем (10)	Бассейн р. Колыма (376)	100
№ 3 2019 г.	Бассейн р. Колыма (10)	Бассейн р. Колыма (232)	100
№ 4 2021 г.	Побережье Охотского моря, небольшой водоем (10)	Бассейн р. Колыма (193)	100

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии *Asellus hilgendorffii* (%) в опытах, проведенных в 2018–2021 гг.; в скобках дано число вскрытых *Asellus hilgendorffii* и найденных личинок *Acanthocephalus tenuirostris* (экз.).



Рис. 1. Участок кишечника водяного ослика *Asellus hilgendorffii* с личинками *Acanthocephalus tenuirostris* разных стадий развития в возрасте 45 сут.

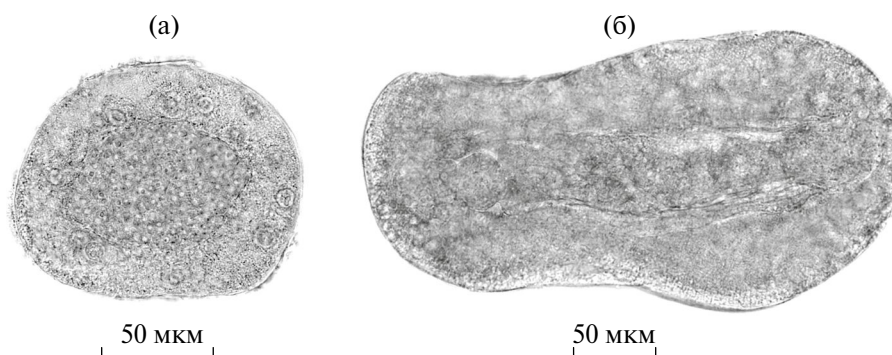


Рис. 2. Начальные стадии личиночного развития *Acanthocephalus tenuirostris* из промежуточного хозяина через 45 сут после заражения: а – ранняя акантелла; б – средняя акантелла.

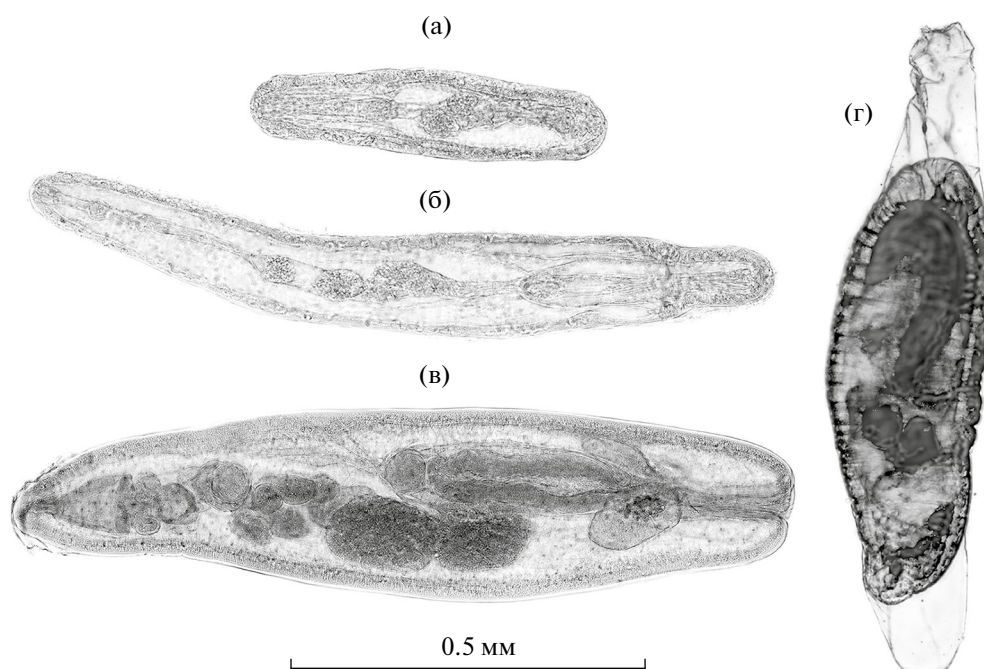


Рис. 3. Продвинутое стадии личиночного развития *Acanthocephalus tenuirostris* из промежуточного хозяина через 45 сут после заражения: а – поздняя акантелла (начальный этап дифференциации зачатков); б – поздняя акантелла (заключительный этап органогенеза); в – сформированный цистакант; г – циста с сократившимся цистакантом.

времени происходит сокращение мускулатуры, что заметно по образованию складчатости тегумента и появлению пустот по концам цисты.

Итоги культивации скребней в промежуточных хозяевах в опытах продолжительностью 45 и 252 сут представлены в табл. 2. Следует отметить, что для формирования цистаканта при температуре 15°C 40 сут оказалось недостаточно, во всех опытах наиболее продвинутой стадией, отмеченной в этот срок, была поздняя акантелла; но после 45 сут содержания в осликах неизменно присутствовали цистаканты. Кроме них во всех зараженных раках находились личинки более ранних стадий (рис. 1). Общее количество личинок, выросших

в каждом эксперименте, оказалось значительным (табл. 1), что позволило определить соотношение продвинутых и заторможенных стадий развития (табл. 2).

Низкий индекс обилия и, соответственно, наименьшее количество личинок отмечено в опыте “1/2018”. Это может быть связано с небольшим количеством яиц в мелких самках скребней, добытых из девятиглых колюшек. Их длина вдвое меньше (4.0–5.9 мм), чем у самок из хариусов, пойманных в бассейне р. Колыма (8.4–11.7 мм), которых использовали в остальных опытах. В условиях меньшей интенсивности инвазии относительно большее количество личинок достигло

Таблица 2. Показатели инвазии подопытных *Asellus hilgendorfi* и количественное соотношение стадий развития личинок (%) *Acanthocephalus tenuirostris* в экспериментах

Опыт	ПО	ИО	ИИ	Акантелла			Цистакант
				ранняя	средняя	поздняя	
№ 1 2018 г.	45	5.2	2–21	28	9	22	41
№ 2 2019 г.	45	37.6	22–59	17	16	43	24
№ 3 2019 г.	45	23.2	4–43	31	20	33	16
№ 4 2021 г.	252	19.3	14–23	–	6	30	64

Примечание. ПО – продолжительность опыта, сут; ИО – индекс обилия; ИИ – интенсивность инвазии промежуточных хозяев в опытах.

стадии цистаканта за одинаковый срок (табл. 2). Эксперимент “4/2021”, продолжавшийся >8 мес (252 сут), состоял из двух периодов. Первый период (45 сут) проходил при температуре 15°C, второй (остальные 207 сут) – при температурах 4–6°C. Зараженность промежуточных хозяев в этом опыте оказалась достаточно высокой (табл. 2). Состав личинок по сравнению с предыдущими опытами изменился: отсутствовали наиболее ранние стадии, большая часть личинок уже завершила свое развитие или была близка к завершению: из 193 личинок 64% достигли стадии цистаканта, 30% – стадии поздней акантеллы. Таким образом, полученный результат показывает, что при снижении температуры шансы на успешное окончание развития имеет большая масса инвазии.

Поскольку жизненный цикл скребней рыб связан только с эктотермными животными, то и развитие гельминтов напрямую зависит от температуры среды. Температурные адаптации определяют скорость онтогенетического развития организмов (Винберг, 1987) и, соответственно, необходимое для этого при различных температурах время, что может быть предметом исследования в отношении кишечных паразитов. Экспериментальное изучение сроков развития при заданных температурах позволяет, с одной стороны, получить представление о диапазоне благоприятных для объекта исследования температур и, с другой, – сравнить этот диапазон с климатическими характеристиками в его ареале.

Имеющиеся сведения о сроках постэмбрионального развития в водяных осликах *Asellus aquaticus* видов рода *Acanthocephalus*, обитающих в зоне умеренного климата Европы, позволяют оценить их отношение к условиям среды. Результаты экспериментов Л. В. Андрюк (1979а) на материалах, собранных в Смоленской обл. и проведенных при температурах 15, 18, 19, 22, и 25°C, показали, что повышение температуры заметно увеличивает скорость развития личинок *A. lucii*. Так, при 15°C для формирования цистаканта требуется 89 сут, при 25°C весь процесс занимает 19 сут. Опыты по культивированию личинок *A. lucii*, проведенные в Шотландии (Bratley, 1986), выявили линейный характер зависимости скорости их

развития в интервале 9–22°C, что позволило экспериментатору определить температурный порог развития, или условный биологический ноль. Его значение составило 5.7°C; кроме того, было зарегистрировано прекращение развития на стадии ранней акантеллы в опыте, продолжавшемся 147 сут при 5°C (Bratley, 1986). Данные о сроках личиночного развития двух других европейских видов скребней ограничены результатами экспериментов, проведенных только при достаточно высоких температурах. Инвазионная стадия цистаканта *A. angullae* при 19°C образовалась за 43 сут, при 24°C – за 15 сут (Андрюк, 1979б); для *A. ranae* процесс формирования цистаканта занял 48 сут при 23–24°C (Курбанов, 1978).

Предпочтительными местообитаниями *Asellus aquaticus*, промежуточного хозяина упомянутых европейских видов, служат мелководные участки водоемов. По данным В.Г. Серова (1986), изучавшего паразитарную систему *A. lucii* в небольшом пойменном озере на территории Белоруссии, в весенне-осенний период основная масса водяных осликов держится на глубинах до 2 м. Поскольку температура воды тесно коррелирует с температурой воздуха, термический режим неглубоких озер и прибрежных участков водоемов в безледный период отображает ход сезонных температур воздуха (Здоровеннова и др., 2017) и может достигать высоких значений. Так, в центре Русской равнины в июле–августе при среднесуточных температурах воздуха 23–24°C температура в эпилимнионе оз. Плещеево поднимается до 25°C (Поддубный и др., 2020). Кроме того, в условиях умеренного климата достаточно велика продолжительность “биологического лета” – периода с температурой поверхностного слоя воды >10°C, который даже на севере в озерах Карелии может составлять 123–148 сут (Ефремова и др., 2016).

Таким образом, исследованный диапазон температур, при которых проходило личиночное развитие *A. lucii* в экспериментах (Андрюк, 1979а; Bratley, 1986), соответствует летним температурам в водоемах, расположенных в умеренных широтах. Результаты этих экспериментов демонстрируют широкий интервал толерантных для развития температур, что свидетельствует об

эвритерности вида. Однако наиболее благоприятная для развития температура, ведущая к значительному сокращению его срока, относительно характеристик умеренного климата, находится в области высоких значений. Возможно, в природных биотопах приближению к оптимальным условиям ларвогенеза способствует поведение промежуточного хозяина. Установлено, что водяной ослик *Asellus aquaticus* имеет свойство активно выбирать термические условия своего существования, причем избираемые температуры находятся в интервале 20.7–24.2°C (Вербицкий, 2012).

Другие европейские представители рода *Asanthocephalus angullae* и *A. ranae*, успешно развивались при высокой температуре, хотя северные границы ареалов этих видов, судя по их находкам (Петроченко, 1956; Соколовская, 1962), пролегают в северных пределах умеренной зоны. При этом, местообитания *A. ranae* обнаружены также на юге Турции (Nesckmann et al., 2011) в субтропическом поясе. Возможно, данный вид наиболее термофилен из перечисленных европейских видов, и его личиночное развитие может ускориться при температурах > 24°C.

Первоначальные находки *A. tenuirostris* были ограничены бассейном среднего и нижнего течения р. Амур, однако в дальнейшем выяснилось, что ареал паразита охватывает не только зону умеренного климата. Местообитания, обнаруженные в верховьях р. Колыма, располагаются на территории многолетней мерзлоты в зоне субарктического климата. Поскольку на востоке России климатические условия с юга на север резко изменяются, разница летних температур в водных объектах на разных широтах весьма существенна. Так, в р. Арсеньевка (Даубихэ), где зарегистрирован *A. tenuirostris* (Ермоленко, 2004), и в его ареале на Нижнем Амуре в районе г. Хабаровск и в оз. Болонь (Соколовская, 1971) среднемесячные температуры воды превышают 10°C с мая по сентябрь, достигая в июле 22–23°C (Ресурсы..., 1967; Гидрологический..., 1969). При этом в материковых районах Магаданской обл., где существуют очаги инвазии *A. tenuirostris*, теплый период составляет 4–5 мес, а среднемесячные температуры воздуха календарных летних месяцев в районе поселков Сеймчан и Кулу колеблются в пределах 11.6–15.2°C и 9.3–12.9°C соответственно (Справочник..., 1966–1968). Совсем коротка продолжительность “биологического лета” в водных объектах субарктического региона. По имеющимся для известных местообитаний *A. tenuirostris* сведениям, весенний переход температуры воды через 10°C в р. Буюнда в среднем приходится на 19 июня, осенний – на 26 июля; в р. Кулу – 20 июня и 13 августа соответственно (Многолетние..., 1985).

Очевидно, что скребень *A. tenuirostris* имеет возможность расселения в субарктическом реги-

оне благодаря своим термическим адаптациям. Распространение этого вида и в южных районах Дальнего Востока свидетельствует об его адаптации к весьма широкому диапазону толерантных для постэмбрионального развития температур, от которого зависят границы его ареала в разных климатических зонах.

Биотические факторы, по-видимому, не препятствуют распространению вида. Известно, что по отношению к окончательным хозяевам *A. tenuirostris* не отличается специфичностью и паразитирует на представителях разных систематических групп рыб, включая лососевидных, карповых, колюшковых и окуневых (Петроченко, 1956; Соколовская, 1971; Атрашкевич, 2009; Соколов, Фролов, 2012; Поспехов, 2013). Промежуточным хозяином служит вид водяного ослика *A. hilgendorffii*, распространенный от Приморья до Чукотки (Sidorov, Prevogčnik, 2016), при этом на Чукотке паразит отсутствует (Атрашкевич, 2016). Для массовых на северо-востоке России видов скребней рода *Neoechinorhynchus*, также являющихся гельминтами рыб, были выявлены температурные адаптации разного характера – от эвритерных свойств до признаков stenotherмии (Михайлова, 2015). В связи с этим, предстоит выяснить, в какой степени повышение температуры может ускорять личиночное развитие *A. tenuirostris*, на каком участке температурной шкалы находится термопреферендум этого процесса, переносят ли личиночные стадии отрицательные температуры. Информация о предпочитаемых температурах на преимагинальном этапе онтогенеза скребня позволит судить об условиях среды, в которой вид сформировался, и, возможно, выявить факторы, способные ограничивать его распространение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные в работе результаты экспериментов с преимагинальными стадиями *A. tenuirostris* демонстрируют увеличение темпов личиночного развития этого скребня по сравнению с европейскими видами. При температуре 15°C продолжительность развития до стадии цистиканта во всех опытах составляла ≤ 45 сут, что вдвое меньше срока, необходимого *A. lucii* для достижения этой стадии при той же температуре. Указанная температура соответствует максимальным среднемесячным значениям июля, наблюдающимся в водах рек северо-востока России (Михайлов, 2013). Несмотря на непродолжительность благоприятного периода, можно полагать, что процесс формирования инвазионных личинок укладывается в один летний сезон. Как показал эксперимент, процесс развития продолжается и при понижении температуры до 4–6°C. В условиях, при которых развитие европейского вида

A. lucii останавливается на ранней стадии, личинки *A. tenuirostris* завершают развитие и достигают стадии цистаканта.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность магаданским коллегам К.В. Кусенко, В.П. Никишину, К.В. Регель (Институт биологических проблем Дальневосточного отделения РАН) за содействие в проведении экспедиций и организации экспериментов. Особую благодарность автор приносит Ю.А. Слепцову (Институт биологических проблем Дальневосточного отделения РАН) за добычу дефинитивных хозяев исследуемого паразита в отдаленных районах Магаданской обл.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме “Гельминты в биоценозах северо-восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика”, № регистрации 1021060307693-0. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрюк Л.В. 1979а. Цикл развития скребня *Acanthocephalus lucii* (Echinorhynchidae) // Паразитология. Т. 13. № 5. С. 530.
- Андрюк Л.В. 1979б. Цикл развития скребня *Acanthocephalus anguillae* // Зоол. журн. Т. 58. № 2. С. 168.
- Атрашкевич Г.И. 1998. Природные очаги акантоцефалезов пресноводных рыб в Северном Приохотье // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования: Матер. науч. чтений, посвященных памяти проф. Б.Г. Иоганзена. Томск: ООО Дельтаплан. С. 255.
- Атрашкевич Г.И. 2009. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 313. № 3. С. 350.
- Атрашкевич Г.И. 2016. Скребни рода *Acanthocephalus* (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae) – северные или южные “пришельцы”? // Фауна и экология паразитов (Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН). М.: Наука. Т. 49. С. 9.
- Атрашкевич Г.И., Михайлова Е.И., Орловская О.М., Поспехов В.В. 2016. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод азиатской Субарктики // Паразитология. Т. 50. № 4. С. 263.
- Вербицкий В.Б. 2012. Температурный оптимум, предпочтительность и термотолерантность пресноводных ракообразных (Cladocera, Isopoda, Amphipoda): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Борок.
- Винберг Г.Г. 1987. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 165. С. 5.
- Гидрологический ежегодник. 1969. Бассейн Тихого океана. Бассейн р. Усури и бассейн Японского моря. Владивосток. Т. 9. Вып. 6.
- Давыденко Е.В., Никишин В.П. 2023. Особенности организации тегумента у цистаканта и взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Биология внутр. вод. № 2. С. 164. <https://doi.org/10.31857/S0320965223020043>
- Ермоленко А.В. 2004. Фауна паразитов головешки ротана *Percottus glehni* (Eleotridae) Приморского края // Паразитология. Т. 38. Вып. 3. С. 251.
- Ефремова Т.В., Пальшин Н.И., Белашев Б.З. 2016. Температура воды разнотипных озер Карелии в условиях изменения климата (по данным инструментальных измерений 1953–2011 гг.) // Водн. ресурсы. Т. 43. № 2. С. 228.
- Здоровеннова Г.Э., Здоровеннов Р.Э., Пальшин Н.И., Тержевик А.Ю. 2017. Динамика температуры и растворенного кислорода в мелководном озере на фоне погодной изменчивости // Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. № 8(169). С. 106.
- Курбанов М.Н. 1978. Развитие *Acanthocephalus ranae* (Schrank, 1788) Lühe, 1911 в промежуточном хозяине // Изв. АН АзербСР. Сер. биол. наук. № 1. С. 114.
- Михайлов В.М. 2013. Пойменные талики Северо-Востока России. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”.
- Михайлова Е.И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) северо-восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши (Государственный водный кадастр). 1985. Т. 1. Вып. 17. Л.: Гидрометеиздат.
- Никишин В.П., Леонов С.А. 2000. Гельминты промысловых рыб бассейна Буянды. Препринт Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН.
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 1. М.: АН СССР.
- Поддубный С.А., Цветков А.И., Иванова И.Н. и др. 2020. Термические и динамические процессы в озере Плещеево // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 90(93). С. 7.
- Поспехов В.В. 2013. Гельминты и паразитические ракообразные рыб озерно-речной системы Чукча (бассейн р. Тауй, Охотское море) // Изв. ТИНРО: Сб. науч. трудов. Владивосток. Т. 172. С. 181.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. 2009. Гельминтофауна лососевых рыб (Salmonidae) северного Охотоморья (бассейны рек Тауй и Яма) Сообщение 1. Гельминты тихоокеанских лососей // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 93.
- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Зоол. ин-т АН СССР.
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки,

- моллюски, ракообразные, клещи // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 304. СПб.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Дальний Восток. 1967. Т. 18. Вып. 2. Л.: Гидрометеиздат.
- Серов В.Г. 1986. *Asellus aquaticus* – промежуточный хозяин скребня *Acanthocephalus lucii*: динамика численности, структура популяции и зараженность скребнем // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 155. С. 13.
- Соколов С.Г., Фролов Е.В. 2012. Разнообразие паразитов ротана (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала // Зоол. журн. Т. 91. № 1. С. 17.
- Соколовская И.Л. 1962. Акантоцефалы. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.: АН СССР. С. 579.
- Соколовская И.Л. 1971. Скребни рыб бассейна Амура // Паразитол. сборник. Т. 25. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 165.
- Справочник по климату СССР. 1966–1968. Вып. 33. Ч. I–IV. Л.: Гидрометеиздат.
- Стрелков Ю.А., Шульман С.С. 1971. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитол. сборник. Т. 25. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 196.
- Amin O.M. 2013. Classification of the Acanthocephala // Folia Parasitol. V. 60. № 4. P. 273.
- Bratley J. 1986. Life history and population biology of larval *Acanthocephalus lucii* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in the isopod *Asellus aquaticus* // J. Parasitol. V. 72. № 5. P. 633.
- Heckmann R.A., Amin O.M., Tepe Y. et al. 2011. *Acanthocephalus ranae* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from amphibians in Turkey, with special reference to new morphological features revealed by SEM, and histopathology // Sci. Parasitol. V. 12. № 1. P. 23.
- Sidorov D.A., Prevorčnik S. 2016. A review of the genus *Asellus* E.L. Geoffroy, 1762 (Crustacea: Isopoda: Asellidae) from the Asian part of Russia, with description of plesiomorphic *A. turanaicus* sp.n. // Arthropoda Selecta. V. 25. № 2. P. 157.

Temperature Adaptation in the Postembryonic Development of *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae)

E. I. Mikhailova^{1,*}

¹Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia
*e-mail: emmodus@gmail.com

Under experimental conditions, the larval development of a fish parasite, *Acanthocephalus tenuirostris* was studied. This species is common in the eastern regions of Russia from Primorye Territory to the upper reaches of the Kolyma River. The material for the experiments was collected in different areas of the Magadan region which is located mainly in the subarctic climate zone. In several series of experiments, the infection and maintenance of intermediate hosts, the isopod *Asellus hilgendorffii*, took place at a constant temperature 15°C. In all cases, no more than 45 days were required for the formation of the final cystacanth stage. At the same time, in the hemocoel of isopods a large number of other larval stages were present simultaneously with cystacants. An additional experiment was conducted for the first 45 days at 15°C and the next 207 days at 4–6°C, showed the possibility of further development of larvae at low temperatures. Based on the comparison with the data available in the literature on the development times of European *Acanthocephalus* species living in temperate climates, it is concluded that the *A. tenuirostris* has an adaptation to a cold climate, which provides a twofold acceleration of the rate of its development relative to larval *A. lucii* in Europe.

Keywords: *Acanthocephalus tenuirostris*, larval development, experimental data, temperature adaptations, climatic conditions, areal

УДК 592:591.147

КОМПЛЕКС СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ГИДРОБИОНТОВ

© 2024 г. С. М. Никитина^a, Ю. Ю. Полунина^{a, b, *}

^aБалтийский Федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия

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

*e-mail: jul_polunina@mail.ru

Поступила в редакцию 21.01.2023 г.

После доработки 27.02.2024 г.

Принята к публикации 01.03.2024 г.

Экспериментально выявлено наличие комплекса биологически активных стероидных соединений (БАСС) – гидрокортизона, кортикостерона, прогестерона, тестостерона и эстрогенов (гормонов позвоночных) у беспозвоночных гидробионтов разного филогенетического уровня. Зафиксированы особенности количественного содержания БАСС в разных органах и тканях гидробионтов и их изменения на разных стадиях развития. Уровень БАСС в организмах или их органах во многом обусловлен собственным стероидогенезом, но в то же время организмы могут накапливать экзогенные стероидные соединения. Показана адаптивная роль БАСС у некоторых беспозвоночных в изменяющихся условиях водной среды. Сходство концентрации стероидных соединений в разных группах бионтов свидетельствует о некой “физиологической константе” этого комплекса соединений у всех организмов.

Ключевые слова: стероидные соединения, беспозвоночные гидробионты, водные экосистемы

DOI: 10.31857/S0320965224040138, **EDN:** YIYLIO

ВВЕДЕНИЕ

В водных экосистемах обитает множество беспозвоночных гидробионтов разного таксономического уровня, у которых наличие гормональных соединений и их роль в процессе жизнедеятельности изучены недостаточно. Живые организмы любого таксономического положения представляют собой уникальные комплексы универсальных функциональных блоков органических соединений, организованные определенным образом (Орбели, 1961; Уотсон, 1978; Эволюционная..., 1983; Уголев, 1987; Кунин, 2014). К таким блокам относятся: система циклических нуклеотидов, развитая уже у архей, прокариот и эукариот; окситоцино-вазопрессиновая сигнальная система (ОВСС) и регуляторная система биологически активных стероидных соединений (БАСС). Сигнальная система, функционально связанная со всем животным миром, появилась у животных >700 млн лет назад – еще до разделения Metazoa на первично- и вторичноротых (Giulia et al., 2017), что подтверждается результатами выполненных нами ранее работ по изучению реакции беспоз-

воночных животных разных филогенетических уровней (от инфузорий до ракообразных) на экзогенные гипоталамо-гипофизарные гормоны, в том числе окситоцин и вазопрессин (Никитина, 2019). О вероятности существования БАСС свидетельствует идентичность систем их синтеза и метаболизма у позвоночных, беспозвоночных и прокариот, при этом у последних в присутствии в среде стероидов, предшественников БАСС, синтезируются гидрокортизон, кортикостерон, прогестерон, тестостерон и эстрогены – гормоны, присущие позвоночным (Dorfman, Ungar, 1965). Высказано предположение о способности генетического аппарата любых клеток к биосинтезу и метаболизму стероидных соединений и присутствию стероидов во всех истинно клеточных организмах (Уголев, 1987; Lafont, Mathieu, 2007; Романенко, 2013).

У позвоночных животных головной мозг, как и надпочечники, половые железы и плацента является стероидогенной тканью. В отличие от классических стероидогенных тканей, синтез стероидов в нервной системе (нейростероидов) требует скоординированной экспрессии и регуляции генов, кодирующих стероидогенные ферменты в различных типах клеток (нейронах и глии), и их синтез может регулироваться в процессе развития

Сокращения: БАСС – биологически активные стероидные соединения, ИП – исходный гормональный препарат, ОИМ – относительное изменение индекса массы органов.

и быть связан с их функциями в развивающемся мозге (Mellon, Griffin, 2002). Человеческая кожа не только метаболизирует циркулирующие гормоны, но также способна производить *de novo* стероиды (Thiboutot et al., 2003). Эндокринная диффузная система представлена рассеянными по всему организму эндокринными клетками, продуцирующими гормоны, и почти в любой ткани многоклеточных организмов (и у беспозвоночных) имеются такие клетки (Никитина, 1982; Уголев, 1987; Hartenstein, 2006; Романенко, 2013).

Анализ литературных данных показал, что работы по изучению БАСС беспозвоночных животных проводили в основном по трем направлениям: 1) изучение реакции отдельных беспозвоночных животных на введение им стероидных гормонов и гонадотропинов млекопитающих (Cenovic, 1954; Mori, 1968; Takeda, 1979; Kulkarni et al., 1981; Хотимченко др., 1983; Никитина, 2019); 2) изоляция стероидов из тканей беспозвоночных и последующее биотестирование экстрактов на млекопитающих (Teshima et al., 1977; Giulia et al., 2017; Taylor et al., 2020); 3) изучение путей биосинтеза стероидов в отдельных тканях некоторых беспозвоночных животных (O Naga et al., 1978; Scott, 2018; Fodor et al., 2020; Fodor et al., 2022). По данным этих работ, среди 61 вида изученных иглокожих, моллюсков и ракообразных у некоторых видов выявлена реакция к экзогенным половым гормонам позвоночных; у некоторых видов – присутствие в теле или тканях половых стероидов, подобных таковым позвоночных, или изменение стероидогенеза. Высказаны предположения об экзогенном происхождении у беспозвоночных половых стероидов и сомнение в возможности эндогенного синтеза стероидов в организме беспозвоночных, основанное на отсутствии у них гомологов ферментных систем стероидогенеза позвоночных (Scott et al., 2018; Fodor et al., 2020; Fodor, Piger, 2022). До наших исследований у водных беспозвоночных животных были выявлены только половые стероиды отдельных видов моллюсков, ракообразных и иглокожих. Особенностью исследования стало изучение, наряду с половыми гормонами, впервые глюкокортикоидов и количественного содержания БАСС в теле или отдельных органах гидробионтов.

Цель данной работы – выявить наличие и содержание гормонов комплекса БАСС, присущих позвоночным, у беспозвоночных гидробионтов разного филогенетического уровня и реакции отдельных беспозвоночных на экзогенные БАСС.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведены экспериментальные работы с 46 видами беспозвоночных гидробионтов из 11 типов Protozoa: *Paramecium caudatum* Ehrenberg, 1838; Porifera: *Polymastia mamillaris* (Müller, 1806),

Spongilla lacustris (L., 1758), *Ephydatia muelleri* (Lieberkühn, 1856); Cnidaria, Hydrozoa: *Hydra oligactis* Pallas, 1766; Scyphozoa: *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), Anthozoa: *Actinia equine* (L., 1758); Ctenophora: *Bolinopsis* sp. L. Agassiz, 1860; Plathelminthes, Trematoda: *Fasciola hepatica* L., 1761; Turbellaria: *Dugesia lugubris* (Schmidt, 1861), *Dendrocoelum lacteum* (Müller, 1774); Bryozoa: *Plumatella fungosa* (Pallas, 1768); Annelida, Polychaeta: *Arenicola marina* (L., 1758), *Nephtys minuta* (Théel, 1879), *Nereis virens* Sars, 1835; Hirudinea: *Haemopsis sanguisuga* (L., 1758); Chaetognatha: *Parasagitta elegans* (Verrill, 1873); Arthropoda, Xiphosura: *Limulus polyphemus* (L., 1758); Crustacea: *Balanus balanus* (L., 1758), *Semibalanus balanoides* (L., 1767), *Daphnia magna* Straus, 1820, *Neomysis integer* (Leach, 1814), *Euphausia superba* Dana, 1850, *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars, 1857), *Idotea balthica* (Pallas, 1772), *Asellus aquaticus* (L., 1758), *Gammarus duebeni* Lilljeborg, 1852, *Crangon crangon* (L., 1758), *Cancer borealis* Stimpson, 1859, *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896, *Calappa pelii* Herklots, 1851, *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), *Astacus astacus* (L., 1758), *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852); Mollusca, Gastropoda: *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776), *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), *Viviparus viviparus* (L., 1758), *Lymnaea stagnalis* (L., 1758), *Arion ater* (L., 1758), *Littorina littorea* (L., 1758), Bivalvia: *Unio pictorum* (L., 1758), *Anodonta cygnea* (L., 1758), *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Mytilus edulis* L., 1758, *M. galloprovincialis* Lamarck, 1819, *Mya arenaria* L., 1758, *Patinopecten yessoensis* (Jay, 1857); Cephalopoda: *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798), *Ommastrephes bartramii* (Lesueur, 1821), *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855), *Todaropsis eblanae* (Ball, 1841), *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, *Loligo vulgaris* Lamarck, 1798, *L. pealeii* Lesueur, 1821, *Illex illecebrosus* (Lesueur, 1821); Echinodermata: *Asterias rubens* L., 1758; Brachiopoda: *Rhynchonella* sp. Fischer de Waldheim, 1809. Систематика приведена в соответствии с таксономическими базами WoRMS¹ и ITIS².

При биологическом анализе всех изученных животных учитывали размер (возраст), массу тела, пол, стадию полового созревания, гонадный индекс (доля массы гонады от массы тела, %) и плодовитость самок.

Количественное содержание БАСС у беспозвоночных. Определяли содержание и распределение стероидных гормонов в теле и /или органах разных видов беспозвоночных гидробионтов. Гормоны комплекса БАСС – прогестерон, тестостерон, эстрогены, гидрокортизон, кортикостерон – у беспозвоночных идентифицировали параллельно тремя методами: биотестирование экстрактов беспозвоночных на модельных позвоночных; тонкослойная хроматография со стандартами

¹ World Register of Marine Species: <https://www.marinespecies.org/>

² Integrated Taxonomic Information System: <https://itis.gov/>

гормонов позвоночных; флюориметрическими и радиоиммунологическими методами со стандартными тест-системами (Никитина и др., 1977а, 1977б, 1982). В настоящем сообщении приведены данные по двум последним методам. По данным хроматографической подвижности в разных системах гормоны и их производные, выделенные из тела или органов животных, соответствовали применяемым стандартам. Полученные после хроматографии стероиды из тканей беспозвоночных были способны конкурировать со стандартами гормонов в радиоиммунологических тестовых системах. Все это дало основание перейти к количественному определению прогестерона, тестостерона и эстрогенов более чувствительным радиоиммунологическим методом с применением kit-наборов “Sea-ire-Sorin” (Франция).

Одна навеска для определения содержания гормонов в теле и/или органах содержала не менее пяти особей одного пола и возраста/или органов из них. Измерения проводили в трех и более навесках, что позволило получить средние значения и диапазоны концентраций стероидных соединений.

Влияние экзогенных БАСС на разные виды беспозвоночных гидробионтов. Для проведения хронических экспериментов подбирали концентрации препаратов, обеспечивающие достоверные изменения жизнедеятельности гидробионтов при смертности организмов <50% (табл. 1).

Диапазон концентраций гормонов у человека приведен согласно данным Медцентра “Вымпел”³, с учетом того, что содержание гормона в 1 мл ИП соответствует его содержанию в 5 л крови или в 50–60 кг массы среднестатистического человека. Нами проведен пересчет концентраций стероидов у человека на единицу массы тела (пмоль/г или нмоль/г) с учетом, что действие 1 мл ИП рассчитано на 5 л крови или на 50–60 кг массы среднестатистического человека (табл. 2). В хронических экспериментах на беспозвоночных гидробионтах использовали концентрации в 1 л экспериментальной среды – 0.2 мл ИП, а для инъекций животных – 0.0001 мл ИП на 1 г тела (табл. 1).

Стероидные соединения использовали в экспериментах с гидробионтами, которым можно было дать эти гормоны с кормом (планарии, дафнии) или инъектировать определенную в предварительных опытах дозу гормонов (аннелиды, моллюски, ракообразные), при этом контрольные животные получали холостой укол.

У исследованных гидробионтов оценивали поведенческие реакции; выявляли изменения физиологического состояния; определяли гонадные индексы

³ Вымпел Медцентр. Анализ крови на гормоны: норма и расшифровка результатов показателей. Электронный ресурс. <https://www.vympel-medcenter.ru/about/articles/analiz-krovi-na-gormony-norma-irasshifrovka-rezultatov-pokazateley/>. Дата обращения 10.10.2023.

и индексы других органов; рассчитывали ОИМ – отношение массы органа в опыте к массе этого же органа в контроле, принимаемой за единицу.

Большой ложноконской пиявке *Haemopsis sanguisuga* в эксперименте внутримышечно вводили прогестерон (0.1 мл 1%-ного раствора/г) и гидрокортизон (2 мкг/г). Учитывали ОИМ по сравнению с его величиной в контроле. За единицу (1) принимали массу органа контрольных животных в день каждого снятия опыта. Индекс массы органов рассчитывали по отношению массы органов к массе тела (%). Погрешность измерений в эксперименте была 0.5 (доверительный интервал). Эксперимент длился 5 сут.

В эксперименте с беломорской мидией *Mytilus edulis* выявляли влияние экзогенных гидрокортизона, фолликулина и гифотоцина на активность фильтрации моллюсков и содержание прогестерона в их органах и теле. Мидиям, акклиматизированным к 10°C и солености среды 24‰, гормоны вводили в следующих концентрациях: гидрокортизон – 0.1 ед./г тела, фолликулин – 100 ед./г тела, тестостерон – 0.1 мл 1%-ного раствора/особь, прогестерон – 0.1 мл 1%-ного раствора/особь, гидрокортизон – 2 мкг/г тела и помещали в аквариумы с искусственной морской водой различной солености (8–58‰). Активность фильтрации учитывали по четырехбалльной шкале: 0 – створки раковины плотно сомкнуты; 1 – виден край мантии; 2 – виден край ноги; 3 – нога видна полностью. Продолжительность опыта – 48 ч. Концентрации прогестерона, играющего важную роль в стероидогенезе, измеряли в конце эксперимента (48 ч) в теле и органах мидий под воздействием вышеуказанных экзогенных гормонов в разных условиях солености. Опыт проводили при температуре 10°C и круглосуточной освещенности.

В эксперименте с мидиями *Mytilus galloprovincialis*, взятых из природной популяции в Черном море, изучали действие гидрокортизона и тестостерона на функциональную активность нейросекреторных элементов цереброплеврального ганглия, гаметогенез и содержание стероидного комплекса. При полном биологическом анализе моллюсков фиксировали ганглии и фраг-

Таблица 1. Содержание гормонов в экспериментальных средах и в теле экспериментального животного

Гормон	1 мл ИП	0.2 мл ИП/л среды	0.0001 мл ИП/г тела
Эстрадиол, пмоль	1406	281.2	0.141
Прогестерон, пмоль	47	9.4	0.005
Тестостерон, пмоль	53	10.6	0.005
Гидрокортизон, нмоль	2445	489.0	0.245
Гифотоцин, ед.	5	1	0.0001
Фолликулин, ед.	10 000	2000	1

Примечание. ИП – исходный гормональный препарат.

Таблица 2. Концентрации стероидных гормонов в теле беспозвоночных гидробионтов

Таксон	Гидрокортизон	Кортикостерон	Прогестерон	Тестостерон	Эстрогены
	нмоль/г		пмоль/г		
Porifera					
<i>Polymastia mamillaris</i>	0.5–0.7	0.7–0.9	–	–	0.1–0.3
Cnidaria					
<i>Aurelia aurita</i>	0.001–2	–	–	–	–
<i>Actinia equine</i>	8.9–12.0	–	–	–	0.2–13.9
<i>Lucernaria</i> sp.	–	–	–	–	0.05–0.06
Stenophora					
<i>Bolinopsis</i> sp.	67.5–68.1	–	–	–	0.05–0.06
Annelida					
<i>Arenicola marina</i>	1.5–1.9	1.5–1.7	–	0.1–0.3	1.8–1.9
<i>Nephtys minuta</i>	1.1–1.3	1.5–1.6	–	2.2–2.5	1.9–2.1
<i>Nereis virens</i>	3.3–3.6	–	–	–	–
<i>Haemopsis sanguisuga</i>	1.3–1.5	1.6–1.9	–	1.6–1.8	2.4–2.7
Mollusca					
<i>Mytilus edulis</i>	0.6–0.8	–	5.1–5.8	4.0–6.0	0.07–0.1
<i>M. galloprovincialis</i>	0.9–1.2	–	–	–	–
<i>Mya arenaria</i>	6.0–6.4	–	–	–	–
<i>Anadonta cygnea</i>	2.0–2.4	–	–	–	–
<i>Unio pictorum</i>	0.7–0.9	–	–	–	–
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.1–1.8	0.6–1.1	–	0.4–4.5	0.08–0.7
<i>Testudinalia testudinalis</i>	7.5–7.7	6.4–6.6	–	–	0.7–0.9
<i>Littorina littorea</i>	0.6–0.8	0.8–0.9	–	–	0.1–0.1
Cephalopoda					
<i>Octopus vulgaris</i>	0.2–0.61	9.4–0.7	–	–	–
<i>Loligo vulgaris</i>	0.5–1.1	0.6–1.2	–	–	–
Crustacea					
<i>Daphnia magna</i>	1.0–1.5	1.0–1.5	–	–	–
<i>Balanus balanus</i>	0.01–0.02	0.02–0.03	–	0.1–0.2	–
<i>Semibalanus balanoides</i>	3.8–3.9	3.9–4.2	–	2.8–2.9	–
<i>Neomysis integer</i>	1.4–1.6	2.0–2.1	0.7–0.9	0.8–0.9	0.1–0.1
<i>Euphasia superba</i>	5.4–5.8	5.0–5.2	0.5–20.7	0.2–2.8	1.3–2.9
<i>Meganocythanes norvegica</i>	0.3–2.5	0.4–0.9	–	–	–
<i>Aselus aquaticus</i>	0.3–1.5	0.4–0.8	–	–	–
<i>Idotea baltica</i>	–	–	12.5–79.6	68.0–69.8	0.20–0.20
<i>Gammarus duebeni</i>	4.2–4.3	1.6–1.7	–	–	3.9–4.2
<i>Crangon crangon</i>	1.3–1.4	2.2–2.3	0.6–0.8	0.7–0.8	0.1–0.1
Bryozoa					
<i>Plumatella fungosa</i>	0.3–0.4	0.1–0.1	–	2.0–2.3	–
Brachiopoda					
<i>Rhynchonella</i> sp.	–	14.2–14.4	2.0–2.4	0.7–0.9	0.1–0.1
Chaetognatha					
<i>Parasagitta elegans</i>	2.2–2.5	0.8–0.9	–	110.5–113.1	–
Диапазон для всех видов	0.01–7.7 (0.001–68.1)*	0.02–14.4	0.5–79.6	0.1–113.1	0.05–13.9

Примечание. * – желелые организмы; “–” – данные отсутствуют.

менты мантийных гонад для гистологического исследования (24 выборки по 10 экз. моллюсков). Гонады окрашивали железным гематоксилином по Генденгайну, для нейросекреторных клеток (НСК) применяли специфичную окраску на нейросекрет по Гомори–Габу. Также фиксировали

пробы для последующего определения отдельных стероидных гормонов. В срезах мантийных гонад *M. galloprovincialis* учитывали стадии развития гамет (оогонии, ооциты малого и большого роста). Развитие нейросекреторных клеток оценивали по следующей градации: стадия относительного

покоя (клетки не заполнены гранулами); синтез с преобладанием депонирования (в клетках идет синтез нейросекрета и накопления его гранул); синтез со сбалансированным выведением (в клетках идет синтез нейросекрета и накопления его гранул и одновременное выведение гранул нейросекрета из клетки через нейропилы ~50 : 50%).

Всего обработано ~1500 проб, полученных при биологическом анализе 46 видов, относящихся к 11 типам беспозвоночных животных, имеющих тканевый уровень организации.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Количественное содержание БАСС у беспозвоночных. Результаты количественного определения стероидных гормонов в теле и/или в отдельных органах беспозвоночных животных на грамм сырой массы представлены в табл. 2, 3. В теле разных видов беспозвоночных гидробионтов кон-

центрации стероидов варьировали незначительно и были сопоставимы (табл. 2), за исключением желетелого планктона, у которого диапазон концентраций гидрокортизона многократно шире, чем у остальных гидробионтов. Это может быть обусловлено отсутствием у этой группы животных распределительной системы, а также высокой долей содержания воды в теле. Концентрации глюкокортикоидов (нмоль/г) в теле беспозвоночных животных с распределительным (кровеносным) аппаратом колебались незначительно (табл. 2).

Вариабельность концентраций стероидных соединений в разных органах беспозвоночных высока (табл. 3). Особенно широк диапазон содержания гормонов у животных без выраженной специализации тканей и органов (например, желетелые организмы), со сложным жизненным циклом (когда много стадий в онтогенезе), а также при половом созревании. Выделены виды или группы, которые имеют существенное увеличение

Таблица 3. Концентрации стероидных гормонов в органах у беспозвоночных животных

Виды	Гидрокортизон	Кортикостерон	Прогестерон	Тестостерон	Эстрогены
	нмоль/г сырой массы		пмоль/г сырой массы		
<i>Aurelia aurita</i>	1.5–6.9	8.4–8.5	–	28.0–28.5	0.1–4.4
<i>Actinia</i> sp.	5.0–108.0	–	0.2–0.2	–	0.05–2.3
<i>Arenicola marina</i>	0.5–7.9	–	–	–	0.05–4.6
<i>Nephtys minuta</i>	–	–	0.1–37.4	–	–
<i>Nereis virens</i>	–	–	0.1–37.4	–	0.5–1.3
<i>Mytilus edulis</i>	2.0–16.8	1.8–4.1	0.4–23.0	0.3–13.7	0.1–0.8
<i>M. galloprovincialis</i>	0.9–34.5	–	6.0–17.2	–	0.01–14.6
<i>Mya arenaria</i>	1.4–210.0	0.7–180.0	–	–	–
<i>Patinopecten yessoensis</i>	0.1–23.4	0.2–0.2	–	–	–
<i>Anadonta cygnea</i>	0.1–154.5	0.1–161.5	28–1729	0.1–9.6	0.1–12.0
<i>Unio pictorum</i>	0.03–363.4	18.4–63.5	0.3–0.3	0.2–6.2	0.1–11.0
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.04–1.8	0.01–2.2	–	0.9–15.2	0.03–0.3
<i>Littorina littorea</i>	4.5–371.0	–	–	–	0.2–5.1
<i>Lymnaea stagnalis</i>	0.1–30.0	–	66.0–67.0	140.9–141.3	–
<i>Loligo pealeii</i>	0.1–55.0	–	–	–	–
<i>Stenothoeutis pteropus</i>	0.2–5.2	–	0.02–18.0	0.2–5.8	0.5–187.3
<i>Todaropsis eblanae</i>	1.0–345.8	1.9–59.2	–	–	–
<i>Octopus vulgaris</i>	2.0–22.2	1.9–21.9	0.65–352.8	0.2–19.4	3.0–13237
<i>Loligo vulgaris</i>	5.0–59.0	5.0–65.0	–	3.1–2170.0	18.7–2234.4
<i>Illex illecebrosus</i>	0.05–2.12	–	13.8–573.2	0.2–21.4	–
<i>Limulus polyphemus</i>	0.2–11.1	0.3–2.6	69–714	245–2816	0.6–15.8
<i>Cancer borealis</i>	0.1–1.0	–	–	–	–
<i>Callinectes sapidus</i>	0.6–2.5	–	182.0	0.1–27.6	10.2–17.9
<i>Calappa pelii</i>	4.1–56.4	–	–	–	–
<i>Astacus astacus</i>	9.7–116.1	11.7–116.1	0.4–171.3	0.58–47.0	0.06–5.6
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	0.9–29.8	0.9–31.0	3.2–162.2	1.4–35.9	0.1–6.0
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	2.3–298.6	7.8–1243.5	–	7.5–356.4	0.6–7.4
<i>Asterias rubens</i>	1.4–106.6	2.2–79.6	48.7	0.3–240.0	0.004–2.6
Органы видов	0.04–371	0.01–180 (7.8–1243)*	0.1–1729	0.1–2816	0.004–17.9 (0.3–13237)**

Примечание. * – *Pacifastacus leniusculus*; ** – Cephalopoda; “–” – данные отсутствуют.

стероидов относительно остальных беспозвоночных. Максимальное содержание кортикостерона в отдельных органах сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* почти в семь раз выше максимальных показателей всех остальных гидробионтов, а в группе головоногих моллюсков максимальные показатели эстрогенов многократно превышают таковые у остальных беспозвоночных (табл. 3, рис. 1, 2).

Выявлены особенности содержания стероидов в разных органах и тканях беспозвоночных. Обнаружена закономерность распределения стерои-

дов у моллюсков и членистоногих: максимальные концентрации стероидных гормонов определены в сердечной мышце (гидрокортизона 7–363 нмоль/г; половых стероидов 26–168 пмоль/г), минимальные – в мышцах (гидрокортизона 1–15 нмоль/г; половых стероидов 0.1–1.3 пмоль/г) (рис. 1, 2).

У речных раков зарегистрированы вариации половых стероидов в одних и тех же органах в зависимости от стадии личиночного цикла. Распределение тестостерона и эстрогенов в ходе личиночного цикла речных раков в органах показало высокое содержание половых стероидов в сердце. У вида-вселенца *Pacifastacus leniusculus* концентрация тестостерона была значительно выше, чем у аборигенного широкопалого рака во всех органах, но максимальные величины также были отмечены в сердце (рис. 2). Концентрации эстрогенов у этих двух видов были сопоставимы, у вида-вселенца сходные показатели зарегистрированы для всех органов, у аборигенного вида максимум отмечен в сердце (рис. 2).

Реакции отдельных видов беспозвоночных гидробионтов на экзогенные БАСС. Эксперимент на мидии *Mytilus galloprovincialis* показал, что на гистологических срезах ганглии интактных животных характеризовались нейросекреторными клетками на стадиях “синтез с преобладанием депонирования” и “синтез со сбалансированным выведением”, при этом картины выведения нейросекрета были нечеткие и редкие (табл. 4). Через 1 ч после инъекции гидрокортизона подавляющее большинство нейросекреторных клеток находилось на стадии “относительного покоя” и имело незначительные количества нейросекрета или не имело его вовсе. Через 3 ч после инъекции клетки с окрашенным нейросекретом были единичны, их большая часть находилась на стадии “относительного покоя”. Отчетливые картины выведения нейросекрета наблюдали в нейропиле, нейросекреторные гранулы заполняли аксоны. Аналогичную картину наблюдали и через 6 ч эксперимента (табл. 4). В целом, введение гидрокортизона вызывало реакцию быстрого и интенсивного выведения нейросекрета из нейросекреторных клеток мидий.

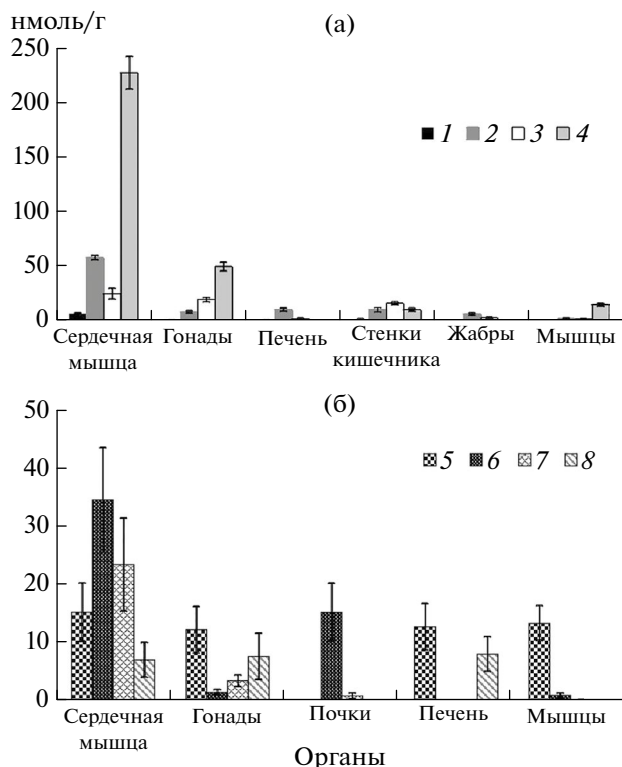


Рис. 1. Концентрация гидрокортизона (нмоль/г сырой массы) в разных органах отдельных видов ракообразных (а): 1 – *Limulus polyphemus*, 2 – *Calappa peali*, 3 – *Pontastacus leptodactylus*, 4 – *Pacifastacus leniusculus* и моллюсков (б): 5 – *Mya arenaria*, 6 – *Mytilus galloprovincialis*, 7 – *Patinopecten yessoensis*, 8 – *Anodonta cygnea*.

Таблица 4. Показатели развития нейросекреторных клеток у *Mytilus galloprovincialis* после воздействия гидрокортизона

Условия опыта	Время опыта, ч		
	1	3	6
Контроль	Синтез с преобладанием депонирования – 60.7%	Синтез со сбалансированным выведением – 34.3%	–
Гидрокортизон	Стадия относительного покоя – 95%; заполнение гранулами нейросекрета – 5%; картины выведения нейросекрета нечеткие	Стадия относительного покоя – 90%; клетки с окрашенным НС единичны; отчетливые картины выведения НС из нейропиля	Отчетливые картины выведения НС из нейропиля; клетки заполнены гранулами НС

Примечание. НС – нейросекрет, “–” – данные отсутствуют.

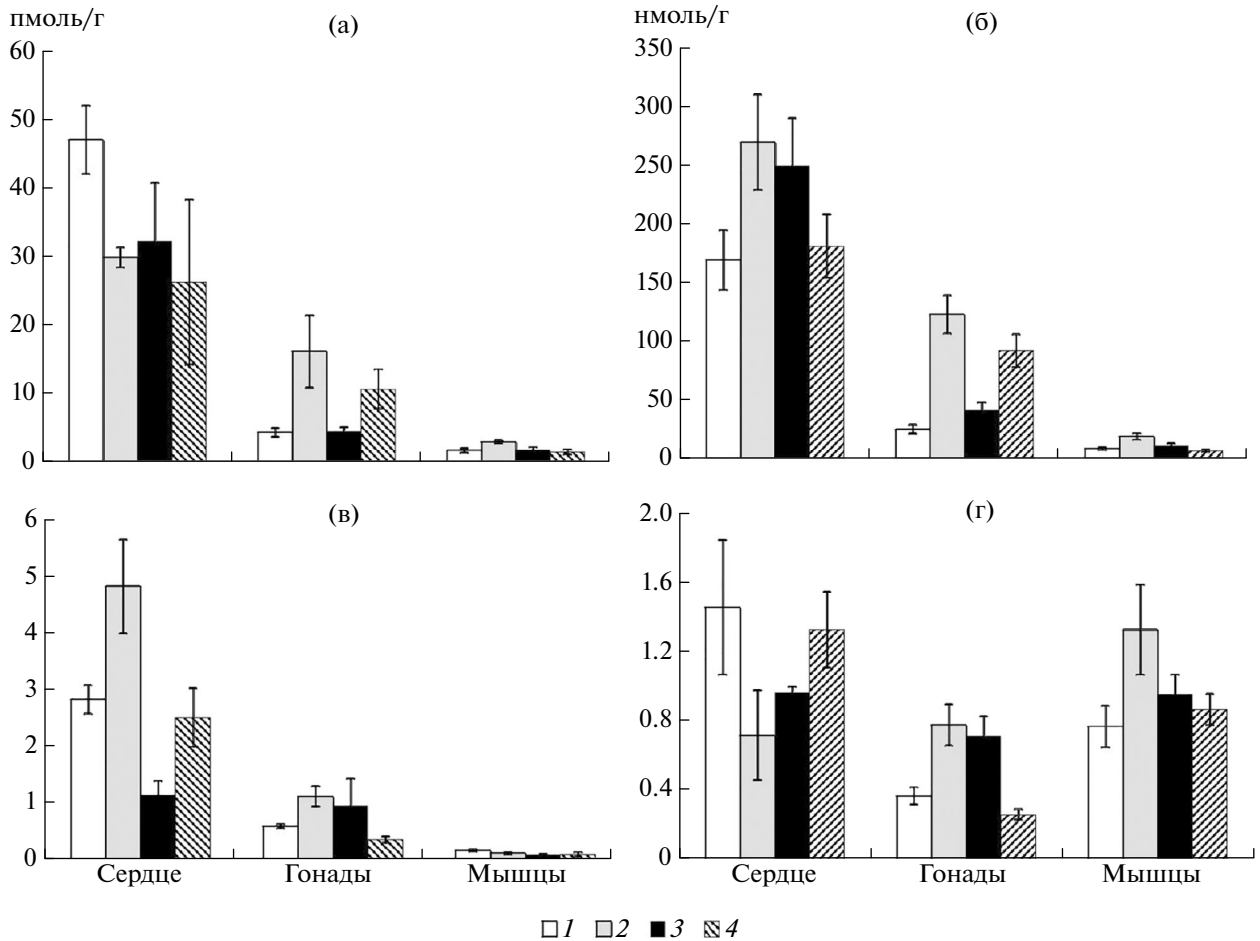


Рис. 2. Концентрации тестостерона (а, б) и эстрогенов (в, г) в органах и тканях самцов раков *Astacus astacus* (а, в) и *Pacifastacus leniusculus* (б, г) на разных стадиях личиночного цикла. 1 – ранняя предлиночная D1-3; 2 – поздняя предлиночная D4; 3 – ранняя послелиночная А; 4 – поздняя послелиночная В.

Таблица 5. Воздействие экзогенного гидрокортизона на стадии развития гамет *Mytilus galloprovincialis*

Условия опыта	Время опыта, ч	
	1	6
Контроль	В ацинусах половых желез преобладают клетки на ранних стадиях развития: оогонии (40%) и ооциты малого роста (26%)	–
Гидрокортизон	Доли оогоний – 53%, ооцитов малого роста – 9%, большого роста – 8%; возрастает доля зрелых яйцеклеток (5%); визуально отмечен нерест	Доля оогоний значительно снижается – 21%, доля ооцитов малого роста – 18%, большого роста – 24%

Под воздействием экзогенного гормона происходило перераспределение стадий развития гамет у мидий (табл. 5). Введение гидрокортизона вызвало изменение соотношений между клетками разных стадий: снижалась доля клеток ранних стадий развития и возрастала доля более зрелых клеток, т. е. происходило быстрое в 1-го ч воздействия выведение нейросекрета из нейросекреторных клеток, а также дозревание и частичный вымет гамет.

Отмечено изменение концентрации тестостерона в теле мидий после инъекций гидрокортизона в течение 72 ч эксперимента. В теле интактных мидий концентрация тестостерона находилась в пределах 0.9–1.7 пмоль/г тела у самцов и 1.0–1.1 пмоль/г тела у самок. В первые часы после инъекции гидрокортизона концентрация тестостерона в гонаде самок резко уменьшилась до 0.2–0.7 нмоль/г и до окончания опыта она осталась значительно ниже контроля (0.9–2.4 нмоль/г).

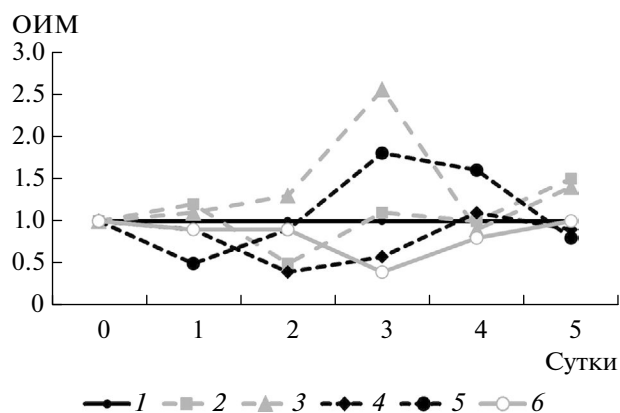


Рис. 3. Относительное изменение массы семенных мешков, семяизвергательных каналов и кожно-мускульного мешка большой ложноконской пиявки при введении гидрокортизона и прогестерона. 1 – контроль, 2 – семенной мешок, введение прогестерона, 3 – семенной мешок, введение гидрокортизона, 4 – семяизвергательные каналы, введение прогестерона, 5 – семяизвергательные каналы, введение гидрокортизона, 6 – кожно-мускульный мешок, введение гидрокортизона.

В целом, гидрокортизон вызывал изменение активности нейросекреторных клеток и перераспределение половых стероидов в гонадах, в которых происходило перераспределение ооцитов по стадиям развития.

В экспериментах на ложноконской пиявке *Haemoris sanguisuga* выявлено, что отдельные органы по-разному реагируют на экзогенные стероидные гормоны, и эта реакция изменяется во времени. Сопоставление данных по ОИМ в разные сроки опыта позволило выделить органы пиявки, в большей степени реагирующие на экзогенный гидрокортизон, по сравнению с реакцией на прогестерон. Диапазон ОИМ был шире в семенных мешках, чем в семяизвергательном канале. Только гидрокортизон на 3 сут эксперимента достоверно увеличивал ОИМ семенных мешков и семяизвергательных каналов и вызывал выброс половых продуктов, который не происходил в контроле (рис. 3). Показатели ОИМ после выброса половых продуктов возвращались к контрольным значениям. Гидрокортизон достоверно уменьшал ОИМ кожно-мускульного мешка ложноконской пиявки. Отмечен выброс половых продуктов из семяизвергательных каналов и семенных мешков после воздействия экзогенного прогестерона. Прогестерон достоверно увеличивал ОИМ семенных мешков к концу эксперимента и снижал в первые часы ОИМ семяизвергательных каналов (рис. 3).

Влияние экзогенных стероидов на процессы эндогенного синтеза и адаптации. Зафиксировано влияние экзогенного гидрокортизона на активность фильтрации мидий *Mytilus edulis* в условиях разной солености. Гормон резко увеличивал

активность фильтрации через 3 ч опыта при низких соленостях 12 и 16‰, а также при высокой солености 42‰ (табл. 6). Фолликулин увеличивал фильтрацию мидий через 3 ч при низкой солености 8‰, при других соленостях воды не оказывал существенного влияния на этот показатель (табл. 6). Гифотоцин разнонаправленно воздействовал на фильтрацию мидий в течение времени и при разных соленостях: через 3 ч после начала эксперимента он подавлял фильтрацию (относительно контроля) при низких соленостях (8 и 16 ‰), а спустя 36 ч в условиях повышенной солености (50 и 58‰) резко повышал их фильтрационную способность (табл. 6). Во всех экспериментальных группах после 12 ч опыта фильтрация продолжалась на уровне контроля.

При солености 24‰, в которой беломорские мидии живут в природной среде, все экзогенные гормоны, особенно гидрокортизон, вызывали рост концентрации прогестерона в теле мидий относительно контрольных величин. При солености 36‰ гидрокортизон не повлиял на содержание прогестерона в теле мидий, а два других гормона (фолликулин и гифотоцин) достоверно снижали его концентрацию. В условиях различной солености и различных гормонов показано, что при низкой солености 8‰ и 16‰ только гифотоцин вызывал повышение концентрации прогестерона в теле мидий, остальные гормоны не повлияли на его концентрацию. При солености 50‰ только гифотоцин достоверно увеличивал концентрацию прогестерона в теле мидий (табл. 7). В целом, изменение солености среды вызывало уменьшение концентрации прогестерона в теле мидий в 2.5–5 раз. Только при нормальной океанической солености (36‰) концентрация прогестерона (2.0 пмоль/г) была выше, чем в солености 24‰, при которой мидии живут в природной среде.

Отмечено влияние экзогенных гормонов гидрокортизона, фолликулина и гифотоцина на концентрацию прогестерона в ротовых лопастях мидий при разной солености воды. Все гормоны увеличивали содержание прогестерона в ротовых лопастях мидий при всех соленостях, за исключением гидрокортизона при солености 24‰ (табл. 8). Результаты эксперимента позволяют предположить наличие эндогенного синтеза прогестерона в теле мидий, а ротовые лопасти рассматривать как одно из возможных мест синтеза прогестерона.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Впервые нами выделен у беспозвоночных животных весь комплекс БАСС позвоночных: — гидрокортизон (кортизол), кортикостерон, прогестерон, тестостерон и эстрогены. Ранее исследований глюкокортикоидов не проводили. Примененные методики определения стероид-

Таблица 6. Активность фильтрации *Mytilus edulis* в контроле и при воздействии экзогенных гидрокортизона, фолликулина, гифотоцина в разных соленостях (контроль/эксперимент)

Соленость, ‰	Время опыта, ч				
	1	3	24	36	48
	Гидрокортизон				
12	<u>0.1</u> 0.1	1.4 2.3	—	—	—
16	<u>0.1</u> 0.1	1.8 3.0	—	—	—
36	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—	—
42	<u>0.1</u> 0.1	0 0.8	—	—	—
	Фолликулин				
8	<u>0.1</u> 0.1	0.2 1.9	0.8 2.6	—	—
12	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
16	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
36	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
42	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
50	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	—	—
	Гифотоцин				
8	<u>0.1</u> 0.1	2.5 0.3	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
12	<u>0.1</u> 0.1	3.0 1.0	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
16	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
36	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
42	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1
50	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	0.1 2.0	0.1 2.0
58	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	<u>0.1</u> 0.1	0.1 1.5	0.1 1.5

Примечание. Над чертой – данные в контроле, под чертой – в эксперименте; “—” – данные отсутствуют. Жирным шрифтом выделены достоверные отличия показателей в контроле и эксперименте.

Таблица 7. Концентрация прогестерона (пмоль/г) в теле *Mytilus edulis* при разной солености под воздействием гормонов

Соленость, ‰	Контроль	Гормоны		
		Гидрокортизон	Фолликулин	Гифотоцин
8	0.4 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	1.6 ± 0.4
16	0.4 ± 0.2		0.4–0.6 ± 0.2	
24	1.5 ± 0.5	5.0 ± 0.9	2.5 ± 0.6	3.4 ± 0.8
36	2.0 ± 0.5	1.8 ± 0.4	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.2
50	0.6 ± 0.2	0.6 ± 0.2	0.3 ± 0.1	1.2 ± 0.4

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные отличия от контроля.

ных соединений у беспозвоночных гидробионтов позволили идентифицировать молекулярную структуру этих гормонов со стандартами тест-систем позвоночных животных и человека. Стероид-

огенез прокариот, беспозвоночных животных и позвоночных, в том числе человека, идентичны, но гомология ферментных систем этого процесса у них не установлена. Идентичность молекуляр-

ной структуры, систем синтеза и метаболизма БАСС у позвоночных, беспозвоночных и прокариот свидетельствует о возможном присутствии стероидов во всех истинно клеточных организмах и о способности генетического аппарата любых клеток к биосинтезу (метаболизму) стероидных соединений.

При изучении всего комплекса БАСС у беспозвоночных гидробионтов нами количественно определены гормоны у 46 видов беспозвоночных гидробионтов от *Spongia* до *Phoronida* (табл. 2, 3), в то время как в литературе приводятся сведения только о наличии половых стероидных гормонов у трех групп гидробионтов: иглокожих, моллюсков и ракообразных (Scott, 2018; Fodor et al., 2020; Fodor, Pirger, 2022). Нами установлено, что в теле беспозвоночных концентрации БАСС варьировали незначительно, за исключением желетелого планктона, у представителей которого диапазон концентраций гидрокортизона многократно шире. Это может быть обусловлено отсутствием у этой группы животных распределительной системы и наличием высокой доли содержания воды в теле. Более широкая вариабельность концентраций гормонов в органах беспозвоночных определяется анатомическим строением, физиологическим состоянием, стадией жизненного или полового цикла, условиями внешней среды (например, соленостью воды) или сезонными различиями гормонзависимости органов прудовика на разных стадиях онтогенеза (Кудикина, 2011; Никитина, 2019). У беспозвоночных гидробионтов разных таксономических групп, имеющих распределительную систему и сложный цикл

развития, выявлены специфика распределения и изменчивость концентраций БАСС по тканям (органам) и зависимость от фазы репродуктивного цикла. Для многих видов моллюсков и ракообразных определено высокое содержание стероидов в сердечной мышце и гонадах. У речных раков отмечены значительные вариации концентраций половых стероидов в разных органах в зависимости от стадии личиночного цикла, то есть в ходе онтогенеза может меняться уровень гормонов. В целом у гидробионтов с замкнутой распределительной системой, как и у человека (табл. 9), выявлен широкий диапазон концентраций БАСС в разных органах и тканях. У человека со специализированными железами внутренней секреции и органами-мишенями выражены существенные суточные, сезонные и индивидуальные колебания концентраций стероидных гормонов (Вымпел Медцентр, 2023). Сравнение концентраций БАСС у беспозвоночных гидробионтов и человека показало, что и для глюкокортикоидов, и для половых стероидов нижние границы содержания совпадают (табл. 9). Однако диапазон концентраций всех стероидных гормонов у беспозвоночных гидробионтов шире, чем у человека. Это связано с уровнем структурной организации организмов: наличием или отсутствием кровеносного аппарата, с тем, что эндокринная система или ее часть может быть диффузной и прочими причинами.

У разных видов и групп беспозвоночных гидробионтов отмечены изменения физиологических и репродуктивных показателей, а также поведенческих реакций при воздействии экзогенных стероидных соединений (Никитина, Чибисова, 2011; Полунина, Никитина, 2014; Никитина, 2019). Обнаружено влияние экзогенных стероидов на поведенческие реакции гидробионтов, способствующие адаптациям к меняющимся факторам среды, а также на эндогенный синтез и распределение стероидных соединений в их теле и органах. У беломорской мидии *Mytilus edulis* экзогенные гидрокортизон, фолликулин и гифотоцин вызывали изменения активности фильтрации при разной солености воды (поведенческая адаптация) и концентрации прогестерона в теле и в органах. Отмечено, что активность фильтрации у мидий, содержащихся в разных условиях солености среды, сопряжена с гормональной перестройкой в организме, в частности, с изменениями концентраций прогестерона в теле моллюсков. Экзоген-

Таблица 8. Концентрация прогестерона (пмоль/г) в ротовых лопастях *Mytilus edulis* при разной солености и разных гормонах

Соленость воды, ‰	Гормоны		
	Гидрокортизон	Фолликулин	Гифотоцин
8	—	—	0.9
			1.6
12	$\frac{1.7}{32}$	—	0.9
			106
16	$\frac{1.0}{68}$	$\frac{0.9}{38.5}$	0.9
			72
24	$\frac{0.8}{0.3}$	—	0.9
			1.9

Примечание. Над чертой — данные в контроле, под чертой — в эксперименте; “—” — данные отсутствуют.

Таблица 9. Концентрация гормонов (диапазон) у беспозвоночных гидробионтов и человека

Объект исследования	Гидрокортизон	Кортикостерон	Прогестерон	Тестостерон	Эстрогены
	нмоль/г		пмоль/г		
<i>Homo sapiens</i>	0.02–0.06	0.0002–0.01*	0.08–2.5	0.06–2.89	0.004–0.05
Беспозвоночные гидробионты	0.02–7.6	0.02–14.4	0.7–79.6	0.07–113	0.05–2.0

*Майстренко и др., 1999.

ный фолликулин вызвал у *Daphnia magna* эндогенный синтез гидрокортизона и кортикостерона, который привел к повышению их концентрации в теле во все сезоны года (Никитина, 2019). Адаптации к солености среды обитания проявились в различии концентраций гидрокортизона в теле ракообразных. Так, концентрация гормона возрастала с ростом солености среды у следующих видов: *Amphibalanus improvisus* (0.02 нмоль/г), *Crangon crangon* (1.4 нмоль/г), *Neomysis integer* (1.5 нмоль/г), *Gammarus duebeni* (4.3 нмоль/г) (Никитина, 2019). У моллюска *Unio pictorum* в почках в условиях дефицита кислорода в среде концентрация гидрокортизона увеличивалась от 6.2 до 13.9 нмоль/г (Никитина, 2019). Эти примеры показывают, что гидробионты и их органы, в которых может идти синтез гормонов, должны иметь системы рецепторов к экзогенным соединениям. Экзогенные соединения или накапливаются в органах тела бионтов, или выполняют роль триггеров, запускающих эндогенный синтез гормонов. В организме могут одновременно присутствовать и экзогенные, и эндогенные стероидные соединения, однако в настоящее время методики идентификации и разделения соединений отсутствуют.

Экзогенное происхождение стероидных гормонов у беспозвоночных должно обеспечиваться наличием этих соединений в водной среде. Естественными источниками БАСС в водной среде служат беспозвоночные, рыбы и водные млекопитающие, половые продукты которых содержат биологически активные соединения стероидной природы. Нерестилища – акватории с повышенным их содержанием. Очень важным естественным источником стероидных соединений в водной среде являются обитающие в ней все гидробионты, при естественном отмирании которых БАСС переходят в донные осадки, илы, сохраняя при этом биологическую активность (Dancasiu, Istrati, 1958). В настоящее время существуют единичные сведения о содержании комплекса БАСС, выделяемых в процессе нереста рыб и с половыми продуктами беспозвоночных гидробионтов (Ketata et al., 2007; Bing-hui et al., 2014). В водной среде при нересте коралловых полипов было выявлено содержание свободных эстрогенов 293 пмоль/л (Twan et al., 2005, 2006), что сопоставимо с содержанием эстрадиола в крови человека (≥ 282 пмоль/л) и выше, чем в крови форели *Parasalmo mykiss* 11–27 (среднее 18.9) пмоль/л (Ганжа, Павлов, 2019). Биогенное поступление комплекса БАСС в водную среду обеспечивает относительную стабильность экосистемы и экзогенную аккумуляцию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены наличие всего комплекса БАСС у разных групп беспозвоночных гидробионтов и

идентичность строения стероидных гормонов. Диапазон концентраций БАСС в теле разных групп организмов оказался сопоставим, однако в отдельных органах или тканях вариации концентраций широки. Относительная стабилизация гормонального уровня у представителей основных типов беспозвоночных животных с хорошо развитой нейроэндокринной регуляцией свидетельствует о четко работающей системе поддержания гомеостаза, которая начинает функционировать с возникновением распределительного аппарата. Выявленные различия в пределах диапазонов концентраций БАСС у изученных групп гидробионтов объяснимы не только анатомическими особенностями, характерными для таксона, но и полом, стадией полового цикла, образом жизни и возрастом (размером) животных. В организме животных с кровеносной системой обеспечивается “эндокринный оптимум”. Данный оптимум существует как результат довольно неравномерного распределения стероидных гормонов в органах, изменения концентраций гормонов в системе “гормонзависимых” структур и более или менее выраженного изменения массы органов в ходе полового созревания. Это позволяет предположить наличие в водной среде относительно узкого диапазона концентраций БАСС, обеспечивающего нормальную физиологическую активность гидробионтов. Концентрации этих соединений в водных экосистемах не выходят за пределы их концентраций в крови человека.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны рецензентам за ценные рекомендации по структуре и некоторым аспектам представления результатов данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ данных по сравнению диапазона концентраций БАСС выполнен в рамках госзадания Института океанологии РАН по теме FMWE-2024-0021. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ганжа Е.В., Павлов Е.Д. 2019. Суточная динамика тиреоидных и половых стероидных гормонов в крови молоди радужной форели // Биология внутр. вод. № 3. С. 80.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219040065>
- Кунин Е.В. 2014. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. М.: Центр-полиграф.
- Майстренко Н.А., Колесников Г.С., Вавилов А.В. и др. 1999. Уровень секреции стероидов в отдаленные сроки после оперативного устранения эндоген-

- ного гиперкортицизма // Клиническая и экспериментальная хирургия. № 1. С. 151.
- Кудикина Н.П. 2011. Влияние гормональных соединений на эмбриогенез прудовика *Lymnaea stagnalis* (Lam., 1799) // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 213.
- Никитина С.М. и др. 1977а. Гидрокортизон и кортикостерон в телах и тканях некоторых беспозвоночных животных // Вестн. Академии наук БССР. Сер. Биол. науки. № 2. С. 108.
- Никитина С.М. и др. 1977б. Препаративное выделение прогестерона, тестостерона и эстрогенов из тканей морских беспозвоночных // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. № 4. С. 443.
- Никитина С.М. 1982. Стероидные гормоны беспозвоночных животных. Л.: Ленинград. гос. ун-т.
- Никитина С.М. 2019. Биологически активные стероидные соединения беспозвоночных животных. Калининград: БФУ им. И. Канта.
- Никитина С.М., Чибисова Н.В. 2011. Динамика глюкокортикоидов в онтогенезе длиннопалого речного рака (*Astacus leptodactylus* Esch) // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 232.
- Орбели Л.А. 1961. Основные задачи и методы эволюционной физиологии. Избранные труды. М.: АН СССР. Т. 1. С. 59.
- Полунина Ю.Ю., Никитина С.М. 2014. Влияние стероидных соединений на темпы роста и плодовитость ветвистоусых ракообразных (Cladocera) // Вода: химия и экология. № 6. С. 68.
- Романенко В.Н. 2013. Основы сравнительной физиологии беспозвоночных: уч. пособие. Томск: Томск. гос. ун-т.
- Уголев А.М. 1987. Естественные технологии биологических систем. Л.: Наука.
- Уотсон Дж. 1978. Молекулярная биология гена. М.: Мир.
- Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А. 1993. Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих. М.: Наука.
- Эволюционная физиология. 1983. Л.: Наука. Ч. 1.
- Bing-hui Z., Li-hui A., Chang H. et al. 2014. Evidence for the presence of sex steroid hormones in Zhikong scallop, *Chlamys farreri* // J. Steroid Biochem. V. 143. P. 199. <https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2014.03.002>
- Cenovic M.G. 1954. Analyse de l'effect stimulant des gonadotrophines de Mammiferes sur la reproduction des daphnies // C. Acad. Sci. Paris. V. 239. P. 363.
- Dancasiu M., Istrati F. 1958. Identification of estrogenic hormone in *Artemia salina* // Studii si cercetari de endocrinology. V. 2. Annl. IX. P. 18.
- Dorfman R., Ungar F. 1965. Metabolism of Steroid Hormones. N.Y.: Acad. Press.
- Fodor I., Urbán P., Scott A.P., Pirger Z.A 2020. A critical evaluation of some of the recent so-called 'evidence' for the involvement of vertebrate-type sex steroids in the reproduction of mollusks // Mol. Cell. Endocrinol. V. 516. P. 110949. <https://doi.org/10.1016/j.mce.2020.110949>
- Fodor I., Pirger Z. 2022. From dark to light-an overview of over 70 years of endocrine disruption research on marine mollusks // Frontiers in Endocrinol. V. 13. P. 903575. <https://doi.org/10.3389/fendo.2022.903575>
- Giulia M.G., Muttenthaler M., Harpsøe K. et al. 2017. Development of a human vasopressin V1a-receptor antagonist from an evolutionary-related insect neuropeptide // Sci. Reports. V. 7. P. 41002. <https://doi.org/10.1038/srep41002>
- Ketata I., Guermazi F., Rebai T. et al. 2007. Variation of steroid concentrations during the reproductive cycle of the clam *Ruditapes decussatus*: A one year study in the gulf of Gabès area // J. Comp. Biochem. V. 147. P. 424. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.01.017>
- Hartenstein V. 2006. The neuroendocrine system of invertebrates: a developmental and evolutionary perspective // J. Endocrinol. № 190(3). P. 555. <https://joe.bioscientifica.com/view/journals/joe/190/3/1900555.xml>
- Kulkarni A.B., Nagabhushanam R.A., Joshi P.K. 1981. Neuroendocrine regulation of reproduction in the marine female prawn, *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) // Indian. J. Mar. Sci. V. 10. № 4. P. 350.
- Lafont R., Mathieu M. 2007. Steroids in aquatic invertebrates // Ecotoxicology. № 16. P. 109. <https://doi.org/10.1007/s10646-006-0113-1>
- Mellon S., Griffin L. 2002. Neurosteroids: biochemistry and clinical significance // Trends Endocrinol. Metab. V. 13(1). P. 35. [https://doi.org/10.1016/s1043-2760\(01\)00503-3](https://doi.org/10.1016/s1043-2760(01)00503-3)
- Mori K. 1968. Effect of steroid on oyster. 1. Activation of respiration in gonad by estradiol-17b // Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. V. 34. № 10. P. 915.
- O Hara S.C.M., Corner E.D.S., Kilvington C.C. 1978. On the nutrition and metabolism of zooplankton XII. Measurements by radioimmunoassay of the levels of a steroid in *Calanus* // J. Mar. Biol. Assoc. V. 58. № 3. P. 597.
- Scott A.P. 2018. Is there any value in measuring vertebrate steroids in invertebrates? // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 265. P. 77. <https://doi.org/10.1016/j.yggen.2018.04.005>
- Takeda N. 1979. Induction of egg-laying by steroid hormones in slugs // Comp. Biochem. and Physiol. V. 62. № 2. P. 273.
- Taylor J., McCann K., Ross A. 2020. Binding affinities of oxytocin, vasopressin, and Manning 14 Compound at oxytocin and V1a receptors in Syrian hamster brains // bioRxiv preprint <https://doi.org/10.1101/2020.03.18.995894>
- Teshima S.I., Fleming R., Gaffney J. et al. 1977. Studies on steroid metabolism in echinoderm *Asterias rubens* // Mar. Natur. Prod. Chem. Nato Conference Ser. V. 1. Boston: Springer. P. 133. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-0802-7_11
- Thiboutot D., Jabara S., McAllister J.M. et al. 2003. Human skin is a steroidogenic tissue: steroidogenic enzymes and cofactors are expressed in epidermis, normal sebocytes, and an immortalized sebocyte cell line (SEB-1) // J. Invest. Dermatol. V. 120(6). P. 905. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1747.2003.12244.x>

Twan W.-H., Wu H.-F., Hwang J.-S. et al. 2005. Corals have already evolved the vertebrate type hormone system in the sexual reproduction // *Fish Physiol. and Biochem.* V. 31. № 2–3. P. 111.
<https://doi.org/10.1007/s10695-006-7591-1>

Twan W.-H., Hwang J.-S., Lee Y.-H. 2006. Hormones and reproduction in scleractinian corals // *Comp. Biochem. and Physiol. Part A. Mol. and Integr. Physiol.* V. 144. P. 247.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.01.011>

The Complex of Steroid Hormones in Invertebrate Hydrobionts

S. M. Nikitina^{1,*}, Ju. Ju. Polunina^{1,2,*}

¹*Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia*

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

**e-mail: swetmih@gmail.com*

***e-mail: jul_polunina@mail.ru*

The presence of a complex of biologically active steroid compounds (BASC) – hydrocortisone, corticosterone, progesterone, testosterone and estrogens (vertebrate hormones) in invertebrate hydrobionts of different phylogenetic levels was revealed in the experiments. The features of the quantitative content of BASC in different organs/tissues of hydrobionts and their changes at different stages of development are shown. The level of BASC in organisms or their organs is largely due to their own steroidogenesis, but at the same time, organisms can accumulate exogenous steroid compounds. The adaptive role of ALS in some invertebrates in changing conditions of the aquatic environment has been found. The similarity of the concentration of steroid compounds in different groups of bionts leads to the idea of a certain “physiological constant” of this complex of compounds in all organisms.

Keywords: steroid compounds, invertebrate hydrobionts, aquatic ecosystems

УДК 574.64:504.054:615.9

ТОКСИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ В ПОСЛЕДУЮЩИХ ПОКОЛЕНИЯХ ОТ ПОЛОЗАВИСИМОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ 2,3',4,4',5-ПЕНТАХЛОРБИФЕНИЛА (ПХБ 118) НА *Danio rerio*

© 2024 г. Д. А. Коцур^{a, b, *}, А. П. Новоселов^b, Т. Ю. Сорокина^a,
А. С. Аксенов^a, В. П. Чащин^{a, c, d, e}

^aСеверный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, Архангельск, Россия

^bФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

^cСеверо-Западный государственный медицинский университет им. И.И. Мечникова, Санкт-Петербург, Россия

^dНациональный исследовательский университет “Высшая школа экономики”, Институт экологии, Москва, Россия

^eСеверо-Западный научный центр гигиены и общественного здоровья Федеральной службы
по защите прав потребителей и благополучию человека, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: mitia.kotsur@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.04.2023 г.

После доработки 19.11.2023 г.

Принята к публикации 20.11.2023 г.

Представлены результаты эксперимента по пероральному вводу с пищей полихлорированного бифенила (ПХБ) 118 в организмы рыб *Danio rerio* (Hamilton, 1822) (F0) с расчетными дозами 5, 20, 80 мкг/особь. В первом поколении F1 обнаружено снижение выживаемости и смещение в соотношении полов преимущественно в сторону самок. Во втором поколении F2 отмечены те же эффекты, что и в поколении F1, но не так ярко выраженные. Выдвинута гипотеза, что выявленные эффекты в поколении F2 могут быть вызваны эпигенетическими механизмами, которые еще плохо изучены. Возможно, феминизация популяций животных и снижение их выживаемости – весьма сильные факторы по сокращению популяций живых организмов, в том числе и человека, особенно вблизи очагов распространения ПХБ. Необходимо проведение исследования эпигенетических механизмов для разработки мер по устранению и предотвращению проблем с биотической деградацией и депопуляцией рыб в очагах воздействия ПХБ, которые возникли вследствие неправильной утилизации отходов электротехники, содержащей ПХБ.

Ключевые слова: ПХБ, 2,3',4,4',5-пентахлорбифенил, *Danio rerio*, зебрафиш, выживаемость, соотношение полов, репродуктивная система

DOI: 10.31857/S0320965224040142, **EDN:** YIWRLG

ВВЕДЕНИЕ

ПХБ относятся к опасным для здоровья живых организмов СОЗ (Кауа et al., 2018). В прошлом веке их использовали в качестве компонента масел для термоизоляции в электротехнических и бытовых приборах почти по всему миру (Hu et al., 2010). Эти вещества применяли с 1930-х до 1970-х годов, в конце этого периода были обнаружены опасные канцерогенные и токсические свойства данных соединений (Kraugerud et al., 2010). В связи с массовым производством трансформаторной электротехники, в которой использовали ПХБ, происходила утечка токсических веществ из оборудования (Nogales et al., 2001; Di Lenola et

al., 2018). Значительная часть утекших загрязняющих веществ из утилизированного оборудования проникала в водоемы, где по пищевым цепям происходила биоаккумуляция токсиканта преимущественно в жировой ткани гидробионтов. При очень длительном периоде распада¹ (Kyrikla-ki et al., 2016) и миграции по пищевым цепочкам (беспозвоночные – рыбы – млекопитающие) они могут попасть в организм человека и привести к негативным последствиям для его здоровья и, возможно, здоровья будущих поколений.

В связи с обнаруженными токсическими свойствами ПХБ, в большинстве стран приняты

¹ Polychlorinated biphenyls and polybrominated biphenyls // IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans. Lyon. France. 2016. V. 107. P. 509. URL: <https://publications.iarc.fr/131>.

Сокращения: ПХБ – полихлорированные бифенилы, СОЗ – стойкие органические загрязнители.

решения о запрете производства и утилизации оборудования с их использованием. В Российской Федерации производство ПХБ прекратили в 1993 г. Однако, несмотря на запрет и ограничение производства ПХБ, они все же попадают в окружающую среду, где становятся источником контаминации для живых организмов². Часто контаминации подвергаются и промышленные объекты. Например, имеются сведения о контаминации СОЗ в донных отложениях Рыбинского водохранилища, где среди идентифицированных СОЗ количественно преобладают ПХБ (Shcherbina, 2021; Tomilina et al., 2021; Tomilina et al., 2022).

Вопрос о воздействии подобных токсикантов на режим естественного воспроизводства биологических объектов рассматривали и для рыбопромысловых районов. Для Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища отмечено снижение индекса токсичности по показателю “плодовитость” ветвистоусого рачка *Ceriodaphnia dubia* (Richard, 1894). Анализ зависимости между параметрами токсичности и химического состава донных отложений выявил достоверные корреляционные связи гибели и изменения размеров личинок хирономид от физико-химических характеристик грунта и содержания СОЗ, включая ПХБ, в донных отложениях (Tomilina et al., 2021).

Наибольшее беспокойство вызывает воздействие ПХБ на воспроизводительную систему живых организмов, приводящее к мертворождению, снижению выживаемости и патологии в развитии последующих поколений³. Подобные исследования проводят на модельных группах, имеющих довольно короткую генерацию поколений, например, на грызунах или рыбах *Danio rerio* (Hamilton, 1822). Чтобы оценить влияние ПХБ на выживаемость и развитие потомства *Danio rerio*, нами проведен эксперимент, где исследовали выживаемость, соотношение полов и онтогенез потомства рыб после воздействия ПХБ 118 (2,3', 4,4', 5-пентахлорбифенил) на родительские группы особей *Danio rerio*, в которых обработаны или самки F0, или самцы F0, или особи F0 обоих полов. Больше внимание уделяли выживаемости потомства и возможному смещению в соотношении полов, поскольку в ихтиологических исследованиях определению пола рыб отводится большое место при работах по систематике и биологии рыб и при оценке состояния рыбных запасов. Исследование полового состава (соотноше-

ния полов) в популяции и его изменений важно для прогнозирования численности рыб, осуществления акклиматизационных мероприятий и решения вопросов об охране редких или ценных видов. Как показано С.С. Шварцем, динамика популяционной структуры, включая и ее половой состав, – один из важнейших экологических механизмов эволюционного процесса (Георгиевский и др., 2006). Эти же исследования необходимы и для промысла (Правдин, 1966).

Цель работы – оценить разницу в снижении жизнеспособности и эффекта смещения в соотношении полов в последующих поколениях (F1 и F2), вызванных воздействием ПХБ 118 в группах, где отдельно обработаны самцы F0, самки F0 или родительские особи F0 обоих полов, а также выявить, аддитивны ли эффекты в потомствах в случае обработки родительских особей F0 обоих полов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для эксперимента использовали конгенер ПХБ 118, поскольку он диоксиноподобен и имеет четыре дескриптора в соединении: CP1, 4CL, PP, 2M⁴. Кроме того, известно, что ПХБ 118 способствует снижению фертильности потомственных самцов крыс после перорального введения низких доз конгенера в беременных самок крыс (Kuriyama, Chahoud, 2004). Поскольку ПХБ 118 способствует снижению фертильности потомственных самцов от их обработанных материнских крыс (Kuriyama, Chahoud, 2004), а данных по воздействию ПХБ на самцов модельных организмов в целом недостаточно, принято решение использовать именно его в качестве токсиканта.

Для эксперимента использовали рыб *Danio rerio* – полосатая, вуалевая форма, самки и самцы в количестве 250 шт. (125 самок F0, 125 самцов F0). Возраст рыб на момент их приобретения достигал 3 мес. после оплодотворения. Всех рыб содержали в лаборатории, в аквариумах на 20 и 120 л без проточной системы при нормальных условиях (световой режим 14:10 ч, температура воды $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$, водородный показатель pH 7.0 ± 0.5 , общая жесткость воды dGH: 3–15). В аквариумах на 20 л находилось по 10 рыб, в каждом аквариуме были либо самки, либо самцы. Рыб поколения F0 содержали только в 20-литровых аквариумах, рыб поколения F1 и F2 – в 20-литровых аквариумах только на ранней стадии жизни (до 35–40 сут с момента оплодотворения). Подросткую молодь F1 и F2, количество которой было от нескольких десятков до нескольких сотен на аквариум, переводили в аквариумы на 120 л. Частичную замену

² UNEP, 2015. Preliminary assessment of efforts made toward the elimination of polychlorinated biphenyls // Stockholm Convention on Persistent Organic Pollutants. Geneva, Switzerland. P. 40. URL: <http://chm.pops.int/Implementation/IndustrialPOPs/PCB/Meetings/6thmeetingPENAdvisoryCommittee/tabid/4779/Default.aspx>.

³ AMAP Assessment 2021: Human Health in the Arctic. 2021. // Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP). Tromsø, Norway. xii + 254 pp. URL: <https://www.amap.no/documents/download/6889/inline>.

⁴ Polychlorinated biphenyls and polybrominated biphenyls. 2016. // IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans. Lyon. France. V. 107. P. 509. URL: <https://publications.iarc.fr/131>.

воды проводили 2 раза в неделю для аквариумов на 20 л и 1 раз в неделю для аквариумов на 120 л.

Рыб F0 кормили 2 раза в сутки сухим кормом Tetra Min granules в первую неделю периода адаптации, со второй недели – один 1 раз в сутки этим же кормом, в воскресные дни рыб не кормили. Рыб F1 и F2 в возрасте до 7 сут с момента оплодотворения не кормили. На 7–21-е сут с момента оплодотворения их кормили выращенными в лабораторных условиях инфузориями 5–6 раз в сутки и содержали при температуре 28°C. В возрасте 22–35 сут с момента оплодотворения личинок кормили науплиями артемии (*Artemia salina* (L., 1758) 3–4 раза в сутки. Температуру содержания снижали на 1°C еженедельно (вплоть до 25°C) и еженедельно повышали уровень воды в аквариумах мальков. В возрасте 35–60 сут рыб кормили 2 раза в сутки науплиями артемий, после 60 сут с момента оплодотворения – 1 раз в сутки сухим кормом Tetra Min granules.

Во время эксперимента для контроля качества воды ежедневно измеряли температуру в помещении и аквариумах и еженедельно контролировали качество воды, определяли общую жесткость воды, рН, содержание нитратов, нитритов, ионов аммония с помощью капельных индикаторных тестов качественной реакции НИЛПА или VladOx. В случае повышенной концентрации ионов аммония, нитритов и нитратов в воде, их содержание снижали путем замены воды (50–80% объема воды в аквариуме) и/или добавляли реактив “НИЛПА Антиаммиак”, растворяющий ионы аммония в воде (из расчета 5 мл реактива на 40 л воды). Постоянно проводили мониторинг состояния рыб (с учетом случаев гибели или заболевания, с описанием возможной причины гибели) и рабочего состояния оборудования (чистка фильтров, регулировка нагревателей). Ежедневно из аквариумов убрали остатки пищи и фекалии во избежание скопления бактерий, а также образования ионов аммония.

Для моделирования вредного воздействия ПХБ 118 рыб F0 адаптировали к описанным выше лабораторным условиям, после чего экспониро-

вали разными концентрациями данного токсиканта. Рыб расселяли по аквариумам для 10 групп экспонирования, в каждой из которых было по 10 самцов и 10 самок (табл. 1).

В ходе модельного эксперимента рыб подвергали обработке перорально согласно табл. 1. Затем, после экспонирования рыбы каждой группы нерестились для воспроизведения поколения F1. В процессе развития рыб поколения F1 оценивали токсический эффект ПХБ 118 на выживаемость и общее развитие.

В эксперименте применяли когенер ПХБ 118 в порошкообразном состоянии (масса 5 мг) в ампуле, чистота соединения >99%, производитель – AccuStandard (США). Экспонирование рыб F0 в возрасте 4 мес. с момента оплодотворения произошло перорально путем смешения конгенера ПХБ 118 с сухим кормом. Содержимое ампулы с конгенером ПХБ 118 (5 мг) растворяли в очищенном рыбьем жире печени тресковых рыб с помощью п-гексана в качестве растворителя. Полученный рыбий жир с растворенным в нем ПХБ 118 использовали для обработки корма, который позже имел самую высокую дозу. Для остальных двух доз делали разбавление очищенным рыбьим жиром без ПХБ 118. Затем обработанный ПХБ 118 рыбий жир трех разных концентраций смешивали с сухим кормом Tetra Min granules. Концентрации ПХБ 118 в жире были рассчитаны на 5, 20 и 80 мкг/особь (табл. 2). Из-за избегания ожирения рыб и загрязнения аквариумов кормление смесью обработанного жиром с ПХБ 118 корма проводили 1 раз в сутки и 3 раза в неделю (через сутки, в другие сутки кормили сухим кормом Tetra Min granules) на протяжении 3 нед в соответствии с табл. 1. Рыб F1 и F2 экспонированию не подвергали.

В возрасте 6 мес после оплодотворения рыб F0 отсаживали на нерест в 20-литровые аквариумы спустя 1 сут после голодания в вечернее время за 14–16 ч до нереста. На нерест отсаживали рыб группами по три самки и четыре самца, и оставляли рыб до 10–11 ч утра (до полного завершения

Таблица 1. Группы экспонирования рыб в эксперименте

Описание группы	Обозначение
Контрольная группа (“чистые” самки и “чистые” самцы)	♀♂0
Экспонированные самки (низкая доза) и “чистые” самцы	♀1♂0
Экспонированные самки (средняя доза) и “чистые” самцы	♀2♂0
Экспонированные самки (высокая доза) и “чистые” самцы	♀3♂0
“Чистые” самки и экспонированные самцы (низкая доза)	♀0♂1
“Чистые” самки и экспонированные самцы (средняя доза)	♀0♂2
“Чистые” самки и экспонированные самцы (высокая доза)	♀0♂3
Экспонированные самки (низкая доза) и экспонированные самцы (низкая доза)	♀1♂1
Экспонированные самки (средняя доза) и экспонированные самцы (средняя доза)	♀2♂2
Экспонированные самки (высокая доза) и экспонированные самцы (высокая доза)	♀3♂3

Таблица 2. Обозначение внешних доз ПХБ 118 в рыбе жире для экспонирования

Доза	К	Обозначение
Нет дозы	0	0
Низкая	5	1
Средняя	20	2
Высокая	80	3

Примечание. К – концентрация, мкг/особь

нереста). Если в каких-либо группах нерест не происходил, эксперимент повторяли через 1 нед в этих же группах. Рыб после нереста отсаживали обратно. Всех рыб поколения F0, участвовавших в эксперименте, подвергали эвтаназии в возрасте 7 мес после оплодотворения путем быстрого замораживания и утилизировали. По достижению возраста рыб F1 4 мес до 10 самцов и 10 самок каждой группы случайным образом отбирали для воспроизведения поколения F2, остальных рыб подвергали эвтаназии путем быстрого замораживания и последующей утилизации.

Токсический эффект ПХБ 118 на выживаемость оценивали после нереста поколения F1 и F2 путем подсчета погибшей икры, погибших мальков в возрасте до 1 мес с момента оплодотворения (до 30 сут после оплодотворения), а также выживших молодых рыб старше 30 сут после оплодотворения. Собирали и подсчитывали погибшую икру на 5-е сут после оплодотворения с момента, когда личинки выводились из икры и прикреплялись к стеклу. Далее после 7 сут после оплодотворения ежедневно, за исключением выходных дней, собирали и подсчитывали погибших личинок, а также больных личинок, которые лежали на дне аквариума. Затем, при переводе рыб в возрасте 35–40 сут после оплодотворения в аквариумы на 120 л, подсчитывали рыб, оставшихся живыми, и определяли с помощью записей количество выжившей молоди рыб за период 30 сут после оплодотворения.

Перед определением пола у рыб поколений F1 и F2 рыб подвергали эвтаназии путем быстрого замораживания в воде. Возраст рыб на момент эвтаназии достигал 4 мес (120 сут с момента оплодотворения). Пол каждой рыбы определяли по двум критериям: форме тела и окраске. Самки зебрафиш, как правило, имеют серебристую окраску с ярко-синими полосами и более округлую форму тела за счет зрелой икры; у самцов – желтоватая окраска с менее яркими синими полосами и стреловидная форма тела, поскольку гонады самцов по размеру гораздо меньше гонад самок (Eaton et al., 1974; Laale, 1977; Spence et al., 2008; Kossack et al., 2019).

Результаты эксперимента выживаемости мальков были получены в виде нелинейных ре-

грессий, которые проверяли на статистическую значимость и адекватность. Для этого регрессии приводили к линейному типу путем логарифмирования. Далее статистическую оценку значимости уравнений регрессий проводили с помощью F-критерия Фишера, сравнивая с функцией одностороннего F-распределения вероятностей на уровне значимости 0.05. Все регрессионные уравнения статистически значимы. По значениям регрессионных уравнений вычисляли средние с доверительным интервалом 95%. Для сравнения средних значений подопытных групп на предмет статистических различий эти выборки проверяли на нормальность, с последующим использованием непараметрического критерия Вилкоксона. Все анализы и расчеты проводили с помощью программного обеспечения IBM SPSS Statistics v. 23.0 (Корпорация IBM, Армонк, штат Нью-Йорк, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выживаемость поколения F1. После экспонирования проводили наблюдение за рыбами F0. Каких-либо видимых эффектов, вызывающих нарушения в процессе развития, и отклонений в поведении рыб не обнаружено. Эмбриональное развитие в поколении F1 протекало во всех группах примерно одинаково. Вылупление (выклев) личинок проходило на 5-е сут после оплодотворения. В процессе развития мальков в течение 30 сут фиксировали количество погибших мальков. После подсчета выживших мальков вычисляли процент выживаемости мальков в каждые из 30 сут. На основе полученных данных были построены регрессии, средние значения которых представлены на рис. 1.

Анализ полученных данных показал, что во всех группах обработки (табл. 1) происходило снижение выживаемости относительно контрольной группы в течение 30 сут после оплодотворения. В двух типах обработок особей ПХБ $\varphi 0\sigma n$ и $\varphi n\sigma 0$ оказалась нарушенной дозозависимость (рис. 1а, 1б). В группе $\varphi 0\sigma 3$ и $\varphi 3\sigma 0$ среднее значение выживших мальков было выше, чем в группах с меньшими дозами, но ниже, чем в контроле, и эти различия статистически значимы. Однако однозначного объяснения этого результата пока нет.

При сравнении всех групп зависимостей $\varphi 0\sigma n$, $\varphi n\sigma 0$ и $\varphi n\sigma n$ относительно контрольной группы выявлено, что эффект воздействия ПХБ 118 наиболее ярко выражен в группах $\varphi n\sigma 0$, по сравнению с группами $\varphi 0\sigma n$. Следует также отметить, что в группах $\varphi n\sigma n$ наблюдали аддитивный эффект при высокой дозе обработки.

Соотношение полов в поколении рыб F1. Этот показатель определяли после исследования пола

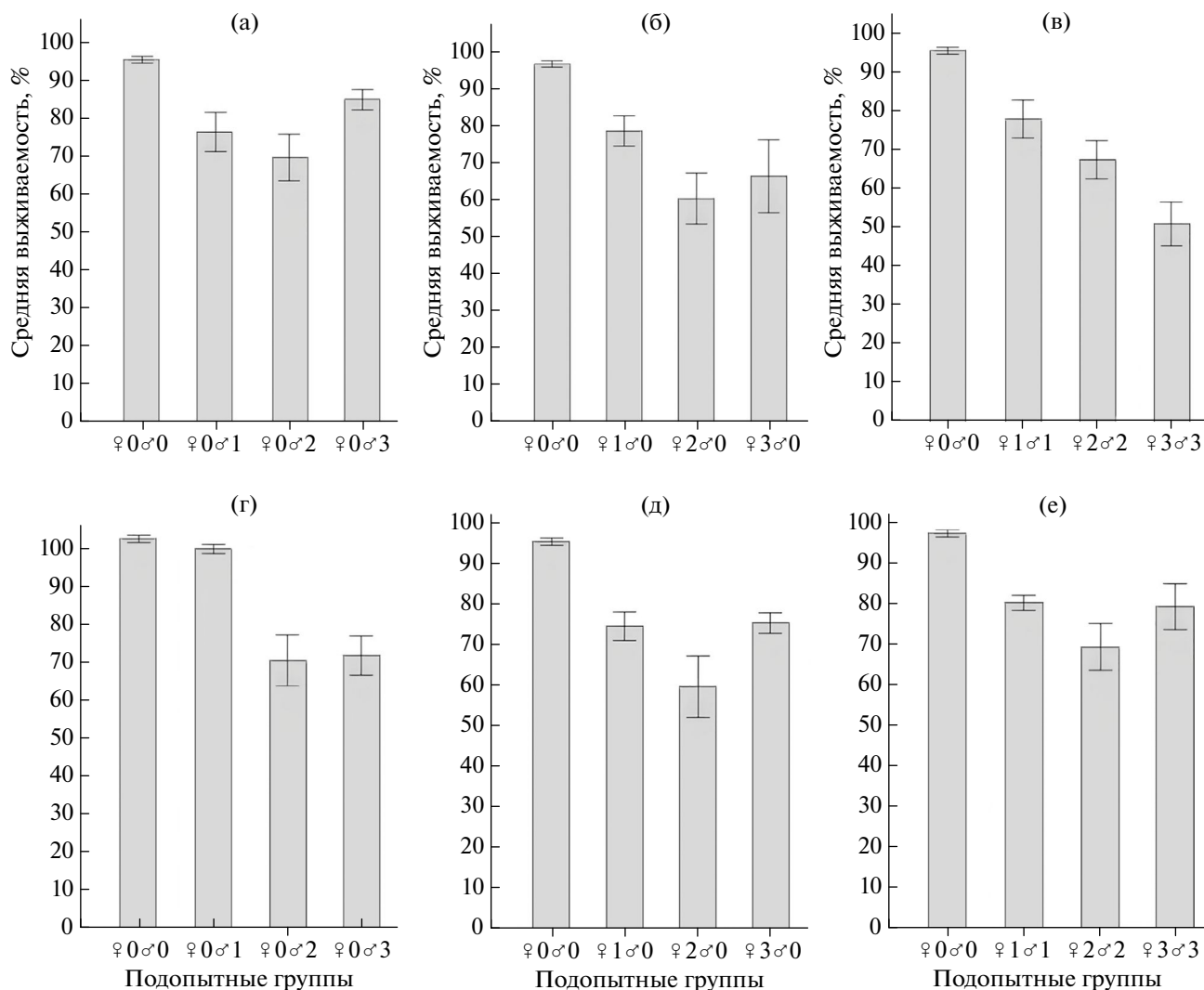


Рис. 1. Средняя выживаемость мальков F1 (а–в) и F2 (г–е) в течение 30 сут после оплодотворения: а, г – только родители–самцы F0; б, д – только родители–самки F0; в, е – оба пола родительских особей F0. Даны среднее значение \pm стандартное отклонение. Обозначения и описание подопытных групп даны в табл. 2.

у каждой рыбы. Поскольку половозрелость рыб *Danio rerio* часто определяется не возрастом, а размерами тела⁵, пол у некоторых рыб не смогли определить из-за слишком маленьких размеров тела ($SL < 2$ см). У рыб с наиболее медленным онтогенезом к 4 мес с момента оплодотворения еще не проявляются признаки полового диморфизма.

В табл. 3 представлены данные по соотношению полов в поколении F1 по трем способам экспозиции. Доли самок и самцов рассчитывали от всей подопытной группы, включая также рыб, пол которых не удалось определить. Однако у рыб, у которых пол не определен из-за отсутствия явных

признаков полового диморфизма, по-видимому, уже произошла дифференциация гонад, поскольку у зебрафиш при нормальном развитии ее отмечают на 2-м мес после оплодотворения. Соответственно, таких рыб включили в анализируемые результаты. Таким образом, соотношение полов в таблицах представлены в виде: процента самцов от группы + процента половины рыб с неопределенным полом от группы \pm процента половины рыб с неопределенным полом от группы; процента самок от группы + процента половины рыб с неопределенным полом от группы \pm процента половины рыб с неопределенным полом от группы.

По результатам эксперимента, в группах ♀0♂n и ♀n♂n наблюдали увеличение эффекта смещения в соотношении полов в сторону самок, в группах ♀n♂0 происходило стимулирование этого

⁵ CCAC guidelines: Zebrafish and other small, warm-water laboratory fish. 2020. // Canadian Council on Animal Care (CCAC). Ottawa, Canada. P. iv + 104. URL: https://ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/CCAC_Guidelines-Zebrafish_and_other_small_warm-water_laboratory_fish.pdf.

Таблица 3. Соотношение полов в группах поколений F1 и F2

Подопытная группа	Самки, %	Самцы, %
Поколение F1		
♀0♂0	48.03 ± 1.98	51.97 ± 1.98
♀1♂1	64.74 ± 5.77	35.26 ± 5.77
♀2♂2	66.96 ± 2.05	33.04 ± 2.05
♀3♂3	91.67 ± 2.38	8.33 ± 2.38
♀0♂1	55.49 ± 0.55	44.51 ± 0.55
♀0♂2	53.25 ± 1.30	46.75 ± 1.30
♀0♂3	84.42 ± 7.61	15.58 ± 7.61
♀1♂0	61.03 ± 7.15	38.96 ± 7.15
♀2♂0	68.00 ± 7.34	32.00 ± 7.34
♀3♂0	48.07 ± 1.16	51.92 ± 1.16
Поколение F2		
♀0♂0	48.03 ± 1.98	51.97 ± 1.98
♀1♂1	88.24 ± 0.00	11.76 ± 0.00
♀2♂2	73.33 ± 12.50	26.67 ± 12.50
♀3♂3	39.36 ± 1.07	60.64 ± 1.07
♀0♂1	70.31 ± 9.38	29.69 ± 9.38
♀0♂2	58.77 ± 18.42	41.23 ± 18.42
♀0♂3	76.04 ± 3.82	23.96 ± 3.82
♀1♂0	73.94 ± 7.75	26.06 ± 7.75
♀2♂0	72.51 ± 7.02	27.49 ± 7.02
♀3♂0	59.52 ± 2.38	40.47 ± 2.38

эффекта на низких дозах обработки, а затем его затухание.

Выживаемость поколения F2. После сбора данных по выживаемости мальков F1, молодь *Danio rerio* выращивали до половозрелого возраста 4 мес (120 сут после оплодотворения). Затем от каждой подопытной группы отбирали по 10 самок и 10 самцов для воспроизведения поколения F2 и помещали в аквариумы объемом 20 л отдельно по полу. Остальных рыб подвергли эвтаназии путем их быстрой заморозки с аквариумной водой. Оставшихся рыб содержали на протяжении 2 нед перед нерестом, чтобы самки накопили зрелую икру. Затем рыб F1 отсаживали для нереста и получения икры. Развитие мальков поколения F2 протекало во всех группах примерно одинаково. Вылупление (выклев) мальков из икры происходило на ~5-ые сут после оплодотворения. Погибшую икру и мальков подсчитывали в течение 1 мес и, по аналогии с поколением F1, рассчитывали процент выживших мальков в каждые из 30 сут с момента оплодотворения.

Во всех анализируемых группах рыб наблюдали снижение выживаемости относительно контрольной группы (рис. 1г–1е), но выраженной зависимости величины степени выживаемости от величины дозы не выявлено. Интересно, что группы ♀n♂n показали в целом более высокую

выживаемость, чем группы ♀n♂0, поскольку ожидалось, что обработка приведет к аддитивному эффекту ПХБ 118 не только в потомстве F1, но и в последующем поколении F2.

Соотношение полов в поколении F2. Пол рыб у поколения F2 определяли по аналогии с поколением F1. В табл. 3 также дано соотношение полов в поколении F2 по трем способам экспозиции. В группах ♀n♂0 и ♀n♂n наблюдали обратную зависимость, где с возрастанием дозы токсиканта сила эффекта снижалась. В некоторых группах простимулирован ярко-выраженный эффект ПХБ 118 смещения в соотношении полов в сторону самок. В группах ♀0♂n не выявлено четкой тенденции по смещению в соотношении полов, но во всех трех случаях отмечено увеличение количества самок.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Цель нашего эксперимента состояла в исследовании токсического эффекта ПХБ 118 на выживаемость последующих поколений и эффекта смещения в соотношении полов в последующих поколениях после обработки родительских особей зебрафиш. В проведенном эксперименте погрешности в полученных результатах могли быть вызваны многими факторами, наиболее значимыми из которых – плотность заселения потомства и, следовательно, возможно различающаяся экспрессия генов у особей на каждую подопытную группу. В любом случае, данный модельный организм нельзя воспринимать как точный механизм, с помощью которого можно получить точные результаты экспериментов.

Смертность потомства. Обработка особей *Danio rerio* конгенером ПХБ 118 привела к снижению выживаемости относительно контрольной группы в следующем поколении F1 и в последующем F2, хотя поколение F1 не подвергалось обработке. Однако в целом не выявлена зависимость степени выживаемости мальков от дозы токсиканта. По-видимому, накопление низкой дозы ПХБ стимулирует эффект снижения выживаемости в потомстве. Но при поступлении в организм более высоких доз ПХБ происходит затухание эффекта снижения выживаемости поскольку организм рыб мог вывести излишки контаминанта во избежание сильного отравления.

Еще одна возможная причина отсутствия дозозависимости эмбриотоксического эффекта ПХБ – высокий разброс по количеству икры на нерест. В каждой подопытной группе было отобрано для нереста по три самки. В процессе нереста могли отнереститься либо одна, либо две, либо все три самки; количество выметанной икры разными самками могло значительно варьировать. Мы не стали проводить нерест искусственным путем,

чтобы гарантированно получить потомство от подопытных особей. Это могло привести к риску возникновения патологий, вызванных повреждением икры во время выдавливания ее из самок, и нарушило бы чистоту эксперимента.

Поклоение рыб F1 не подвергали обработке, но эмбриотоксический эффект в поколении F2 был обнаружен, это может свидетельствовать о наличии эпигенетического механизма, который вызвал изменения экспрессии генов у поколения F1, повлиявшую на выживаемость мальков поколения F2. Например, в работе (Luche et al., 2010) авторы сообщают об изменениях экспрессии генов в яичнике у самок после обработки смесью СОЗ, в составе которых присутствовали конгенеры ПХБ. Экспрессируемые гены были связаны с раком, метаболическими заболеваниями, заболеваниями репродуктивной системы, гибелью клеток, метаболизмом липидов, низкомолекулярной биохимией и аномальным развитием органов. В то же время, по данным (Alfonso et al., 2019), отмечено изменение транскрипции генов у последующих поколений F1–F4 после обработки поколения F0 смесью из 22 конгенов ПХБ и семи конгенов полибромированных дифениловых эфиров (ПБДЭ).

Соотношение полов. Обработка особей *Danio rerio* конгеном ПХБ 118 привела к смещению в соотношении полов в сторону самок в обоих поколениях потомства (в F1 и F2). Однако этот эффект в поколении F1 оказался более ярко выражен при обработке самок поколения F0, чем при обработке самцов F0. Смещение соотношения полов в поколении F2 вряд ли достоверно, поскольку поколение F1 не подвергали обработке ПХБ 118. Следовательно, смещение в соотношении полов могло случиться не только при воздействии ПХБ 118, но и из-за различий в генетике рыб.

Мы исходили из того, что воздействие эстрогеноподобных ПХБ может вызвать повышенную смертность в потомстве у млекопитающих за счет доимплантационной гибели самцов. Однако в случае с рыбами ситуация другая. Личинки зебрафиш изначально рождаются с набором половых клеток и мужских, и женских (Kossack, Draper, 2019). Т. е., эмбрионы и личинки зебрафиш — ювенильные гермафродиты (Takahashi, 1977), и пол определяется полигенным механизмом (Liew et al., 2012). Кроме того, вместе с генетическим механизмом пол также зависит от факторов окружающей среды: температуры воды, концентрации кислорода в воде, плотности популяции в воде и доступностью пищи (Kossack, Draper, 2019). Это значит, что более суровые условия (пониженная температура воды, высокая плотность популяции в аквариуме, сниженное содержание кислорода) стимулируют развитие особей как самцов, а бо-

лее щадящие условия (повышенная температура воды, оптимальная плотность популяции в аквариуме, повышенное содержание кислорода) — как самок. На изменение условий жизни, в частности обеспеченности пищей, популяция закономерно отвечает изменением половой структуры, что вызывает соответствующие изменения в темпе воспроизводства стада и в качестве воспроизводимого потомства (Макеева, Никольский, 1965). Рыбы *Danio rerio* для определения пола также используют хромосомную систему ZW/ZZ, где у самок гетерогаметный пол с набором ZW, а у самцов гомогаметный пол с набором ZZ (Wilson et al., 2014). Однако хромосомный механизм не дает гарантии определения пола рыб *Danio rerio*. В некоторых случаях особи с набором ZW могут развиваться как самцы во многом из-за отсутствия стимулирующего фактора развития особи как самки в W-хромосоме. Таким образом, обработка особей ПХБ 118 могла вызвать гибель мужских половых клеток у потомства, вследствие чего появилось больше предпосылок на развитие особей как самок и смещение соотношения полов в сторону самок у обработанной ПХБ популяции. Возможно, это происходило за счет снижения регуляции генов, способствующих развитию особей как самцов, и повышения регуляции генов, способствующих развитию особей как самок, а также из-за подавления стимулирующего фактора развития особей как самцов в Z-хромосоме.

Связь соотношения полов и смертности потомства. В группах обработки ♀n♂n поколения F1 замечена тенденция увеличения доли самок со снижением выживаемости. В группах ♀0♂n поколения F1 низкая и средняя дозы значительно снизили выживаемость, но почти не поменяли соотношение полов. Однако высокая доза ПХБ 118 вызвала меньший эмбриотоксический эффект у потомства, нежели более низкие дозы ПХБ 118. В то же время, в группе ♀0♂3 F1 со сниженной смертностью происходил значительный сдвиг в соотношении полов в сторону самок. В группе ♀n♂0 F1 наблюдали обратную ситуацию, у ♀1♂0 и ♀2♂0 выживаемость была снижена, а соотношение полов значительно сдвинуто в сторону самок, но в группе ♀3♂0 соотношение полов было ~ 1 : 1, учитывая смертность. По-видимому, воздействие ПХБ 118 на родителей спровоцировало повышенную смертность в потомстве, причем это коррелирует с подавлением развития мужских половых клеток у выжившего потомства. Однако в случае с поколением рыб F2 такой четкой зависимости не наблюдали. В группах ♀0♂n F2 произошло снижение выживаемости, но смещение в соотношении полов не носило линейного характера. Аналогичную ситуацию наблюдали и в группах ♀n♂0 F2, где соотношение полов во всех группах также было смещено в сторону самок, но не связано напрямую с выживаемостью особей поколения F2.

В группах ♀n♂n F2 с низкой и средней дозой обработки произошло смещение соотношения полов в сторону самок, но в группе с высокой дозой обработки ♀3♂3 F2 соотношение полов оказалось смещено в сторону самцов. В целом отмечено наличие эффекта ПХБ 118 в поколении F2 после обработки поколения F0, но этот эффект не так ярко выражен, как в поколении F1.

Результаты эксперимента показали, что под влиянием ПХБ 118 повысилась смертность в потомстве и сдвинулось соотношение полов в сторону самок, что можно считать сильными факторами деградации популяций различных видов, в том числе и гидробионтов, поскольку рыбы *Danio rerio* очень схожи с другими видами лучеперых рыб⁶.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Воздействие ПХБ 118 на родительские особи *Danio rerio* (F0) оказывает влияние на выживаемость их потомства (F1) и, в меньшей степени, на последующее поколение (F2). Также ПХБ 118 оказывает влияние на соотношение полов в последующих поколениях, где этот эффект более заметен в первом поколении F1, чем во втором F2. Возможно, феминизация популяций животных и снижение их выживаемости – весьма сильные факторы по сокращению популяций живых организмов, в том числе и человека, особенно вблизи очагов распространения ПХБ. Выдвинута гипотеза, что снижение выживаемости в потомстве и феминизация в группах потомства может быть связана со снижением регуляции генов, которые стимулируют развитие особей как самцов, и с подавлением развития Z-хромосомы в процессе дифференциации гонад на ювенильной стадии жизни рыб *Danio rerio*. Приведенные в гипотезе эпигенетические механизмы еще плохо исследованы и требуют дальнейшего изучения для разработки мер по устранению и предотвращению проблем с демографической деградацией и депопуляцией рыб, которые подвергаются контаминации в очагах воздействия ПХБ, образованных вследствие неправильной утилизации отходов электротехнического оборудования, содержащего ПХБ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-15-20076). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

⁶ CCAC guidelines: Zebrafish and other small, warm-water laboratory fish. 2020. // Canadian Council on Animal Care (CCAC). Ottawa, Canada. P. iv + 104. URL: https://ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/CCAC_Guidelines-Zebrafish_and_other_small_warm-water_laboratory_fish.pdf.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Георгиевский В.И., Бурков И.А., Майстров В.И. 2006. Проблемы регуляции пола у животных и роль Н-У антигена // Сельскохозяйственная биология. № 10. С. 110.
- Макеева А.П., Никольский Г.В. 1965. Половая структура нерестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и способы регуляции // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 53.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Томилини И.И., Гребенюк Л.П., Ложкина Р.А. 2022. Токсичность донных отложений Рыбинского водохранилища по многолетним данным биотестирования. Сообщение 2. Тератологические исследования // Биология внутр. вод. № 1. С. 84. <https://doi.org/10.31857/S0320965222010132>
- Томилини И.И., Ложкина Р.А., Ганеева М.В. 2021. Токсичность донных отложений Рыбинского водохранилища по многолетним данным биотестирования. Сообщение 1. Токсикологические исследования // Биология внутр. вод. № 6. С. 640. <https://doi.org/10.31857/S0320965221060188>
- Щербина Г.Х. 2021. Сравнительный анализ пищевого спектра леща *Abramis brama* l. (Cyprinidae, Pisces) на разнотипных участках Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 5. С. 511. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040124>
- Alfonso S., Blanc M., Joassard L. et al. 2019. Examining multi- and transgenerational behavioral and molecular alterations resulting from parental exposure to an environmental PCB and PBDE mixture // *Aquat. Toxicol.* V. 208. P. 29. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.12.021>
- Di Lenola M., Caracciolo A.B., Grenni P. et al. 2018. Effects of apirolio addition and alfalfa and compost treatments on the natural microbial community of a historically PCB-contaminated soil // *Water, Air, and Soil Pollution.* V. 229. Article № 143. <https://doi.org/10.1007/s11270-018-3803-4>
- Eaton R.C., Farley R.D. 1974. Growth and the reduction of depensation of zebrafish, *Brachydanio rerio*, reared in the laboratory // *Copeia.* V. 1974. P. 204. <https://doi.org/10.2307/1443024>
- Hu D., Hornbuckle K.C. 2010. Inadvertent polychlorinated biphenyls in commercial paint pigments // *Environ. Sci. and Technol.* V. 44. № 8. P. 2822. <https://doi.org/10.1021/es902413k>
- Kaya D., Imamoglu I., Sanin F.D., Sowers K.R. 2018. A comparative evaluation of anaerobic dechlorination of PCB-118 and Aroclor 1254 in sediment microcosms from three PCB-impacted environments // *J. Hazardous Mat.* V. 341. P. 328. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2017.08.005>
- Kossack M.E., Draper B.W. 2019. Genetic regulation of sex determination and maintenance in zebrafish (*Danio rerio*) // *Current Topics in Develop. Biol.* V. 134. P. 119. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2019.02.004>

- Kraugerud M., Zimmer K.E., Dahl E. et al.* 2010. Three structurally different polychlorinated biphenyl congeners (Pcb 118, 153, and 126) affect hormone production and gene expression in the human H295R *in vitro* model // *J. Toxicol. and Environ. Health. Part A.* V. 73. № 16. P. 1122.
<https://doi.org/10.1080/15287394.2010.484338>
- Kuriyama S.N., Chahoud I.* 2004. In utero exposure to low-dose 2,3',4,4',5-pentachlorobiphenyl (PCB 118) impairs male fertility and alters neurobehavior in rat offspring // *Toxicology.* V. 202. № 3. P. 185.
<https://doi.org/10.1016/j.tox.2004.05.006>
- Kyriklaki A., Vafeiadi M., Kampouri M. et al.* 2016. Prenatal exposure to persistent organic pollutants in association with offspring neuropsychological development at 4 years of age: The Rhea mother-child cohort, Crete, Greece // *Environ. Int.* V. 97. P. 204.
<https://doi.org/10.1016/j.envint.2016.09.012>
- Laale H.W.* 1977. The biology and use of zebrafish, *Brachydanio rerio* in fisheries research. A literature review // *J. Fish Biol.* V. 10. P. 121.
- Liew W.C., Bartfai R., Lim Z. et al.* 2012. Polygenic sex determination system in zebrafish // *PLoS ONE.* V. 7. № 4. P. e34397.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034397>
- Lyche J.L., Nourizadeh-Lillabadi R., Almaas C. et al.* 2010. Natural mixtures of persistent organic pollutants (pop) increase weight gain, advance puberty, and induce changes in gene expression associated with steroid hormones and obesity in female zebrafish // *J. Toxicol. and Environ.* V. 73. № 15. P. 1032.
<https://doi.org/10.1080/15287394.2010.481618>
- Nogales B., Moore E.R.B., Llobet-Brossa E. et al.* 2001. Combined use of 16S ribosomal DNA and 16S rRNA to study the bacterial community of polychlorinated biphenyl-polluted soil // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 67. № 4. P. 1874.
<https://doi.org/10.1128/AEM.67.4.1874-1884.2001>
- Spence R., Gerlach G., Lawrence C., Smith C.* 2008. The behaviour and ecology of the zebrafish, *Danio rerio* // *Biol. Rev.* V. 83. P. 13.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00030.x>
- Takahashi H.* 1977. Juvenile hermaphroditism in the zebrafish *Brachydanio rerio* // *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University.* V. 28. № 2. P. 57.
- Wilson C.A., High S.K., McCluskey B.M. et al.* 2014. Wild sex in zebrafish: Loss of the natural sex determinant in domesticated strains // *Genetics.* V. 198. № 3. P. 1291.
<https://doi.org/10.1534/genetics.114.169284>

Toxic Effects in Subsequent Generations from Sex-Dependent Exposure to 2,3',4,4',5-Pentachlorobiphenyl (PCB 118) on *Danio rerio*

D. A. Kotsur^{1,2,*}, A. P. Novoselov², T. Yu. Sorokina¹, A. S. Aksenov¹, V. P. Chashchin^{1,3,4,5}

¹Northern (Arctic) Federal University Named After M.V. Lomonosov, Arkhangelsk, Russia

²N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia

³North-Western State Medical University named after I.I. Mechnikov, Saint-Petersburg, Russia

⁴National Research University Higher School of Economics, Institute of Ecology, Moscow, Russia

⁵Northwestern Scientific Center for Hygiene and Public Health of the Federal Service for Consumer Rights Protection and Human Welfare, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: mitia.kotsur@yandex.ru

The results of an experiment on oral exposure of polychlorinated biphenyl (PCB) 118 into fish *Danio rerio* (Hamilton, 1822) (F0) with food at calculated doses of 5, 20, 80 µg/ind. are presented. In the first generation F1, there is a decrease in survival rate and a shift in the sex ratio, predominantly towards females. In the second generation F2, the same effects are noted as in F1, but they are not as pronounced. It has been hypothesized that the effects seen in the F2 generation may be caused by epigenetic mechanisms, which are still poorly understood. It is possible that the feminization of animal populations and a decrease in their survival rate are very strong factors in reducing the populations of living organisms, including humans, especially near sites of distribution of PCBs. It is necessary to study epigenetic mechanisms in order to develop measures to eliminate and prevent problems with the biotic degradation and depopulation of fish exposed to PCBs in the sites that arise as a result of the improper disposal of electrical engineering waste containing PCBs.

Keywords: PCBs, 2,3',4,4',5-pentachlorobiphenyl, *Danio rerio*, zebrafish, survival rate, sex ratio, reproductive system

УДК 504.054

МИКРОПЛАСТИК В АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТАХ МЕШИНСКОГО ЗАЛИВА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (РЕСПУБЛИКА ТАТАРСТАН)

© 2024 г. Н. Ю. Степанова^{a,*}, К. А. Шевчук^a, Л. С. Кузьмин^a, А. Р. Гайсин^a

^aКазанский федеральный университет, Казань, Россия

*e-mail: step090660@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.12.2022 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 29.01.2024 г.

Выявлено содержания микропластика в воде (20.5 ± 22.3 ед./м³), донных отложениях (44.7 ± 41.8 ед./кг), жабрах (12.3 ± 8.4 ед./экз.) и желудочно-кишечном тракте (14.5 ± 11.5 ед./экз.) леща (*Abramis brama* L., 1758) в устье р. Меша, правом притоке р. Камы. В пробах воды, в жабрах и желудочно-кишечном тракте рыб преобладали нити, в донных отложениях – фрагменты. Корреляционный анализ показал наличие отрицательной связи между содержанием микропластика в жабрах и желудочно-кишечном тракте и биологическими показателями исследованных рыб. По частоте встречаемости и содержанию микропластика в жабрах и желудочно-кишечном тракте загрязнение исследованных рыб относится к высокому уровню по сравнению с литературными данными, что связано с особенностями пищевого поведения леща.

Ключевые слова: микропластик, вода, донные отложения, лещ *Abramis brama*, Куйбышевское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965224040157, **EDN:** YIPKQY

ВВЕДЕНИЕ

Производство пластика в мире постоянно увеличивается. Различные изделия из пластика стали обычным явлением в повседневной жизни людей. За последние 40 лет использование пластмасс увеличилось в 25 раз благодаря минимальной стоимости, долговечности, низкой массе и эластичности (Sutherland et al., 2016). Во всем мире пластмассы широко используют в упаковке пищевых продуктов, строительстве, автомобильных изделиях, электрических устройствах, домашних видах спорта и отдыха, сельском хозяйстве, здравоохранении и пластиковой мебели (Bhuyan, 2022).

По данным (Ma et al., 2020), ~6300 млн т пластиковых отходов было произведено в период с 1950 по 2015 гг., в 2018 г. – ~359 млн т. Часть их в итоге поступила в окружающую среду, где пластик фрагментировался до микрочастиц под воздействием физико-химических факторов. За счет малого размера МП легко заглатывается животными и перемещается по пищевой цепи в организмы более высокого трофического уровня, включая человека (Никитин и др., 2019). МП оказывает не только физическое воздействие на ор-

ганизм, вызывая угнетение роста и развития, но представляет токсическую опасность, поскольку выступает сорбентом, аккумулируя на своей поверхности высокотоксичные соединения.

В пресноводные экосистемы МП поступает преимущественно с поверхностным стоком, коммунальными сточными водами и отходами, несанкционированно размещенными в водохранилище.

Основная часть публикаций посвящена исследованию МП в морских экосистемах и недостаточно изучено его содержание в реках и озерах (Никитин и др., 2019).

Цель работы – оценить содержание микропластика в воде, донных отложениях, жабрах и ЖКТ бентосоядных рыб (лещ *Abramis brama* L., 1758) в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Меша – правый приток р. Камы, впадает в Камский залив Куйбышевского водохранилища. Длина реки 204 км, ширина колеблется от 30 м до 2–3 км. Скорость течения ~1–2 м/с. Глубина реки 0.2–0.6 м. Площадь бассейна 4180 км² (Водные..., 2006). Река испытывает антропогенную

Сокращения: ДО – донные отложения, ЖКТ – желудочно-кишечный тракт, МП – микропластик.

нагрузку со стороны сельскохозяйственных и коммунальных предприятий.

Мешинский залив находится в северной части Волжско-Камского плеса, имеет воронкообразную форму, сужаясь к северу, и представляет собой затопленное водное расширение р. Меша и ее пойменных приустьевых участков площадью ~120 км². Залив имеет большое количество мелководных участков и островов, особенно в его предустьевой части, которые представляют собой бывшие пойменные дюны и луговые террасы, расположенные в основном вдоль водораздельной гряды между руслами рек Меша и Камы (Структура..., 1980). В прибрежной части Мешинского залива нерестится в среднем ~40% всего рыбного населения Куйбышевского водохранилища, кроме нереста здесь происходит и нагул рыбы (Северов и др., 2018).

Пробы отбирали в мае и сентябре 2021 г. в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища (рис. 1). Воду объемом 100 л пропускали через планктонную сеть (размер отверстия 100 мкм) с объемом стакана 100 мл, донные отложения отбирали штанговым дночерпателем ГР-91 в прибрежной зоне. Рыбу (леща *Abramis brama*) отлавливали в прибрежье, около островов и в открытой части Мешинского залива на станции контрольного лова Татарского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“ВНИРО”) сетями с ячейей 30, 45 и 65 мм. Выбор рыбы для анализа на содержание МП осуществляли случайным образом. Возраст отобранной рыбы – 6–7 лет, средняя масса – 695 ± 256 г, длина – 30.1 ± 3.7 см. Общее количество отобранных проб: воды – 20, донных отложений – 8, рыбы – 15 шт.

Подготовку проб воды и донных отложений проводили по методике, описанной в работе (Зобков, Есюкова, 2017). У каждого экземпляра рыбы выделяли жабры и ЖКТ, взвешивали, заливали 10%-ным раствором КОН в соотношении 1 : 20 сырой массы и выдерживали на водяной бане при температуре 40°C в течение 48 ч (Santana et al., 2021). Раствор с ЖКТ и жабрами фильтровали последовательно через металлические сита с размером ячейки 2 мм и 100 мкм, далее промывали 70%-ным раствором этилового спирта для удаления жира. Частицы МП идентифицировали под микроскопом, размер определяли при помощи окуляра-микрометра.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ полученных данных показал, что МП был обнаружен во всех средах. Частота встречаемости МП в пробах воды, ДО, жабрах и ЖКТ рыбы различалась (рис. 2). В воде из 20 отобранных проб воды МП был выявлен в 13 (65%), из

15 проб жабр рыб МП отмечен в 14 (93%), в ДО и ЖКТ рыб МП обнаружен во всех проанализированных пробах (100%).

В воде содержание МП в среднем было 20.5 ± 22.3 ед./м³, со средним размером частиц по длине 2074.1 ± 1885.9 мкм. Масса частиц, рассчитанная по зависимости между площадью и массой МП в работе (Mukhanov, 2019), в среднем достигала 1347.4 ± 1479.7 мкг (табл. 1).

В донных отложениях рассчитанная масса МП была 44.7 ± 41.8 ед./кг, длина в среднем – 145.4 ± 212.9 мкм с преобладанием частиц со средней массой 24.6 ± 42.9 мкг/кг.

Количество МП в пересчете на экземпляр составило 12.3 ± 8.4 и 14.5 ± 11.5 ед./экз. в жабрах и ЖКТ рыб соответственно. Длина частиц МП достигала 334.5 ± 408.9 мкм в жабрах и 292.7 ± 358.1 мкм в ЖКТ, масса частиц – 121.9 ± 227.6 мкг в жабрах и 198.9 ± 409.2 мкг в ЖКТ.

Анализ данных по видам частиц микропластика показал, что наиболее часто в воде и в рыбе обнаруживали нити (рис. 3). В ДО преобладали фрагменты, в пробах воды пленка отсутствовала, в жабрах и ЖКТ рыб на нею приходилось 18 и 13% соответственно.

Частицы МП по своему виду значительно отличались в пробах воды и ДО (рис. 3). Основная часть (87.5%) МП присутствовала в воде в виде нитей, в ДО – в виде фрагментов (75.8%). Последние в силу физических свойств легче оседают и накапливаются в ДО, а нити, обладающие высокой плавучестью, легко перемещаются с током воды.

Наибольший вклад в пробах воды внесли частицы МП размером >900 мкм, в ДО большая доля приходилась на частицы размером <100 мкм, в жабрах и ЖКТ рыб ≥50% МП было представлено частицами с размером <200 мкм (рис. 4).

Распределение МП по видам в абиотических и биотических компонентах повлияло на средний размер частиц по длине и массе. Преобладание нитей в воде определило средние размеры: длина частиц МП, в основном, находилась в диапазоне >900 мкм. В ДО преобладали фрагменты, раз-

Таблица 1. Содержание и характеристика частиц МП в воде (ед./м³), донных отложениях (ед./кг), жабрах (ед./экз.) и ЖКТ рыб (ед./экз.)

Вид пробы	Содержание	Масса, мкг	Длина, мкм
Вода	20.5 ± 22.3	1347.4 ± 1479.7	2074.1 ± 1885.9
ДО	44.7 ± 41.8	24.6 ± 42.9	145.4 ± 212.9
Жабры	12.3 ± 8.4	121.9 ± 227.6	334.5 ± 408.9
ЖКТ	14.5 ± 11.5	198.9 ± 409.2	292.7 ± 358.1

Примечание. ДО – донные отложения, Ж – жабры, ЖКТ – желудочно-кишечный тракт рыб. Даны среднее значение ± среднеквадратическое отклонение.

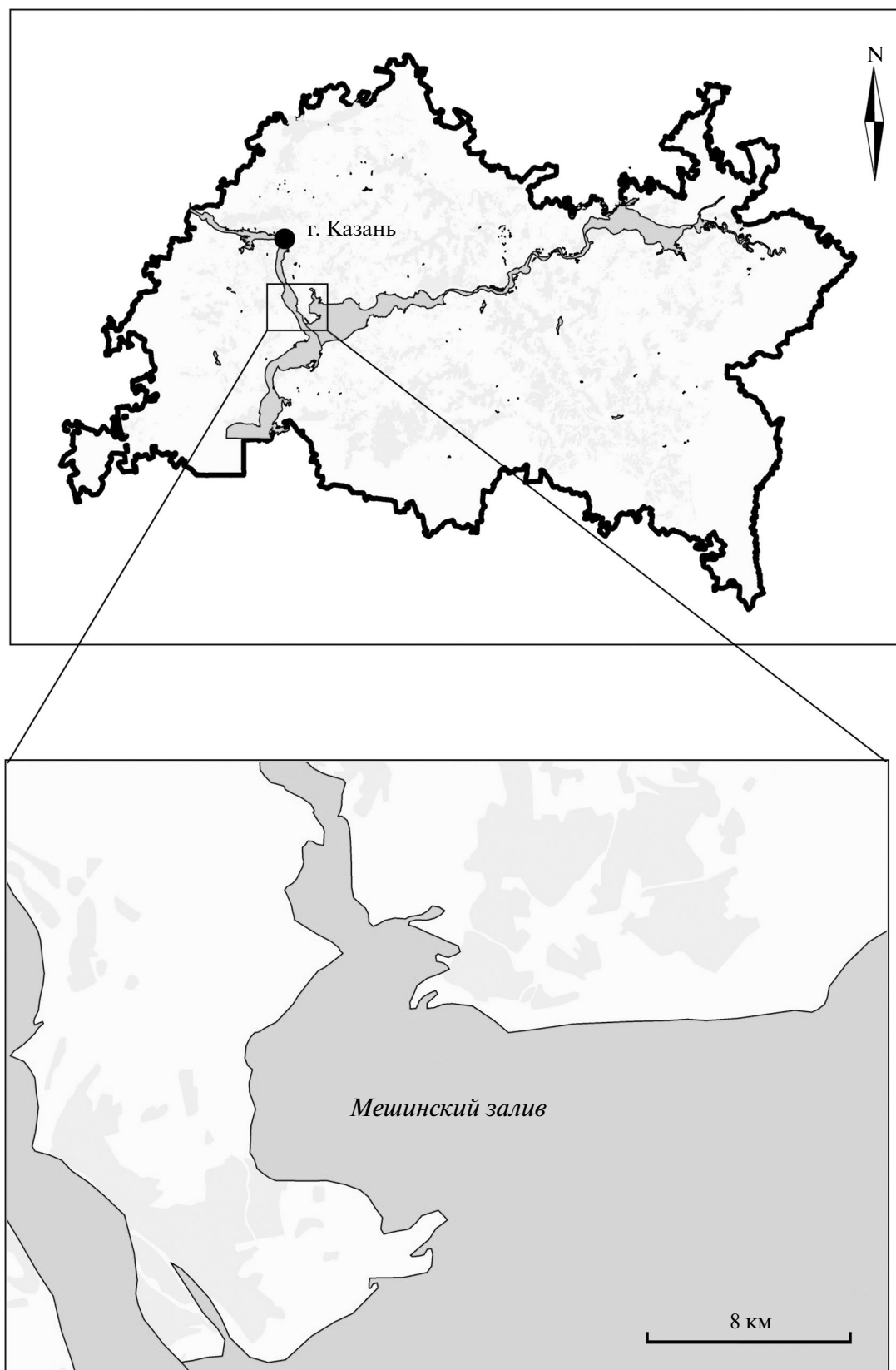


Рис. 1. Карта-схема района исследования.

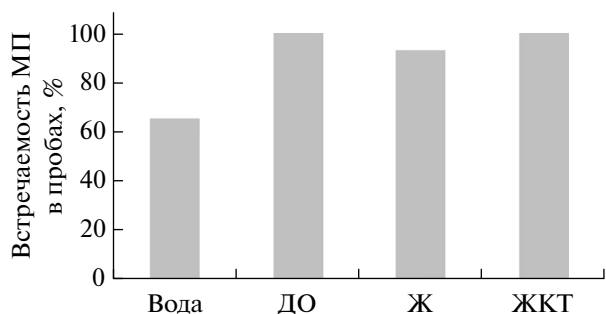


Рис. 2. Частота встречаемости частиц МП в пробах воды, ДО, жабрах (Ж) и ЖКТ рыб.

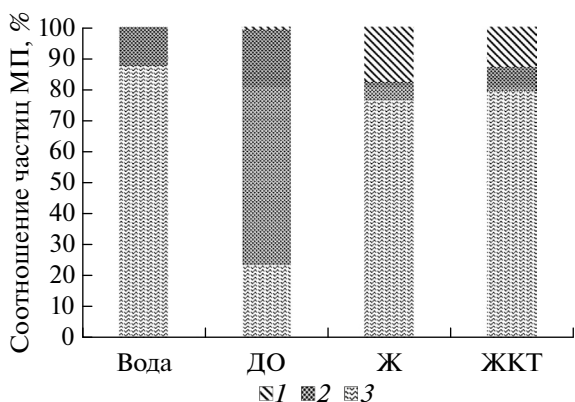


Рис. 3. Процентное соотношение различных форм частиц МП в пробах воды, ДО, Ж и ЖКТ рыб. 1 – пленка, 2 – фрагмент, 3 – нить.

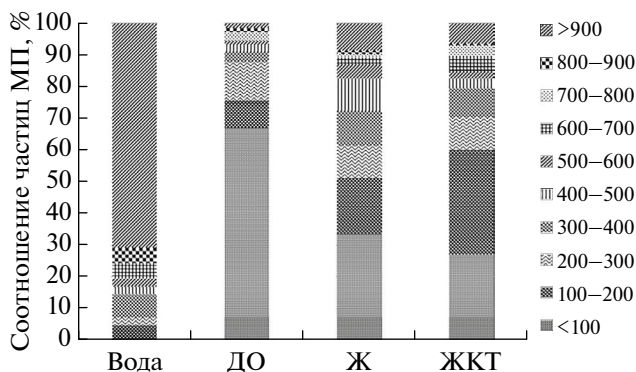


Рис. 4. Процентное соотношение частиц МП по длине (мкм) в пробах воды, ДО, жабрах Ж и ЖКТ рыб.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции (для $p < 0.05$, критерий Спирмена) зависимостей между длиной, массой рыбы и числом МП в жабрах и ЖКТ

Показатель	L	M
$N_{ж}$	-0.76	-0.86
$N_{жкт}$	-0.63	-0.63

Примечание. L – длина рыбы, см; M – масса, г; $N_{ж}$ – число МП в жабрах, $N_{жкт}$ – число МП в желудочно-кишечном тракте.

меры которых относились, в основном, к диапазону <100 мкм. В жабрах и ЖКТ рыб идентифицированы в основном мелкие частицы размером <200 мкм с преобладанием нитей.

Количество обнаруженных частиц МП в жабрах и ЖКТ отразилось на биологических показателях исследованных рыб. Корреляционный анализ показал обратную зависимость между количеством частиц МП в жабрах/ЖКТ и длиной/массой рыбы (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для выявления вероятных источников поступления МП в Мешинский залив Куйбышевского водохранилища проведен анализ содержания частиц в воде и органах рыб в сезонном аспекте. Количество частиц МП в воде весной (май) в пересчете на кубический метр достигало 12 ед., осенью (сентябрь) – 29 ед. (рис. 5). Это косвенно указывает, что поверхностный сток не является главным источником поступления МП в воду. Сброс коммунальных сточных вод, активная антропогенная деятельность в навигационный и рекреационный периоды приводят к поступлению в воду мезо- и микропластика, скоплению пластиковых отходов в прибрежной зоне, которые подвергаются деградации под воздействием физико-химических процессов, что подтверждается увеличением содержания МП в осенних пробах воды.

Осенью содержание МП в жабрах и ЖКТ рыб уменьшилось по сравнению с весной. Такое несоответствие с количеством МП в воде, по-видимому, связано с особенностями пищевого поведения рыб в условиях различного уровня пищевых ресурсов весной и осенью.

Лещ относится к бентофагам, в связи с этим возможные пути поступления МП в организм из воды через жабры в процессе дыхания и питания (когда рыба принимает МП за корм), а также из ДО при взмучивании грунта в процессе поиска и заглатывания бентосных организмов. На жабрах и в ЖКТ были обнаружены, главным образом, нити (рис. 3), что указывает на преимущественный путь поступления МП в организм через воду. Однако в жабрах и ЖКТ рыб фрагменты и особенно пленки идентифицировали значительно чаще по сравнению со средой обитания (водой и ДО).

Большее разнообразие частиц МП в жабрах и ЖКТ рыб наблюдали осенью, когда были выявлены все виды МП при преобладании нитей (рис. 6). Весной в ЖКТ рыб встречались, главным образом, фрагменты и нити примерно в равных соотношениях, что, по-видимому, обусловлено сезонными предпочтениями в рационе питания. Сезонная вариабельность диеты была отмечена и для других видов рыб (Березина и др., 2021).

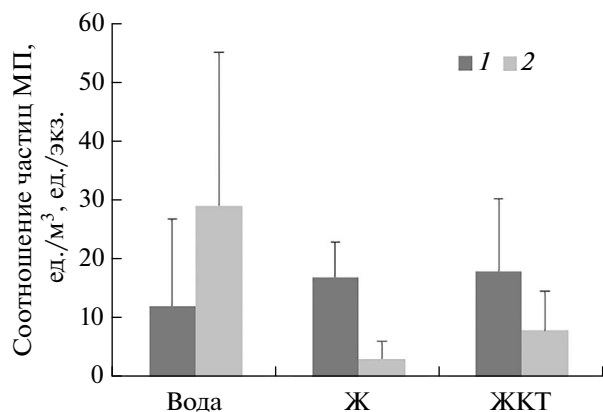


Рис. 5. Сезонное содержание МП в пробах воды (ед./м³), жабрах Ж и ЖКТ рыб (ед./экз.). 1 – весна, 2 – осень.

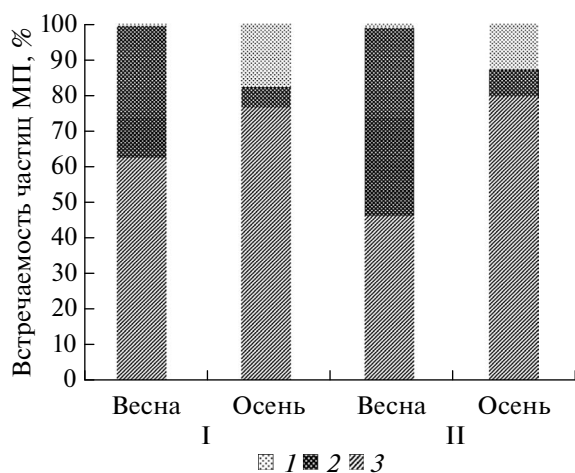


Рис. 6. Сезонное распределение встречаемости частиц МП по форме в Ж (I) и ЖКТ (II) рыб. 1 – пленка, 2 – фрагмент, 3 – нить.

По данным (Вhуан, 2022), накопление МП в ЖКТ причиняет рыбе физический вред: происходит закупорка и анатомические повреждения ЖКТ, снижение аппетита. В исследованиях воздействия МП на рыбах группы орисий (*Oryzias melastigma* McClelland, 1839) также наблюдали торможение роста, дисбактериоз кишечника рыбы, снижение массы тела, нарушение антиоксидантного состояния печени, повреждение репродуктивных органов.

Влияние МП на массу и длину рыб также может быть связано с токсическим эффектом. Мелкие частицы МП представляют опасность в силу наличия адсорбционных свойств, в результате чего на их поверхности концентрируются стойкие токсиканты (Kirstein et al., 2016). Полициклические ароматические углеводороды и полихлорированные дифенилы, а также тяжелые металлы (свинец, никель, кадмий и цинк) были обнаруже-

ны на частицах МП, извлеченных из различных сред (Kirstein et al., 2016). Отмечено также негативное воздействие на иммунную систему. МП работает как переносчик, доставляя патогенные микроорганизмы в ткани-мишени, вызывая воспалительные процессы (Kirstein et al., 2016).

Если сравнивать полученные данные по содержанию МП в абиотических компонентах исследованного района с литературными, можно сделать вывод, что они соответствуют низкому уровню. Анализ проб воды из 168 рек по всему миру показал, что содержание МП в воде достигает в среднем 11 128 ед./м³, в донных отложениях из 96 рек – в среднем 1161 ед./кг (Gallitelli et al., 2020; Cera et al., 2020). Однако загрязнение рек в зависимости от места отбора проб варьирует от значений, близких к нулю, до тысяч единиц на единицу массы или объема (Gallitelli et al., 2020; Cera et al., 2020). Например, в воде р. Миньон, Италия, разброс содержания МП был 40–1170 ед./м³, в ДО 0.3–2.5 ед./кг (Gallitelli et al., 2020). Содержание МП в ДО в значительной степени зависит от гидрологических характеристик реки и механического состава грунта. Река Меша характеризуется средней водностью, ее притоки зарегулированы прудами, средний многолетний годовое расход воды составляет 17.4 м³/с (Водные..., 2006), грунт в местах отбора илисто-глинистый, что способствует накоплению МП, однако полученные нами данные по содержанию МП в ДО р. Меша на уровне 44.7 ± 41.8 ед./кг позволяют охарактеризовать уровень загрязнения донного грунта как низкий.

Содержание МП в рыбе также имеет значительный разброс в водных объектах. Например, в промысловой рыбе северо-восточной части Атлантического океана частота встречаемости МП для 150 проб трех видов рыб достигала 48 и 30%, со средними значениями 1.2 ± 2.0 и 0.7 ± 1.2 ед./экз. в ЖКТ и жабрах соответственно (Barboza et al., 2020).

Исследования, проведенные у берегов Австралии и островов Фиджи (Wootton et al., 2021), показали, что частота встречаемости МП в ЖКТ рыбы была на уровне 61.6 и 35.3% со средними значениями 1.58 ± 0.23 и 0.86 ± 0.14 ед./экз. для изученных районов Австралии и островов Фиджи соответственно.

Степень загрязнения рыбы МП зависит не только от типа водного объекта (океан, море, река, озеро) и его гидрологического режима, но и типа питания рыбы (Березина и др., 2021). На доступность МП для рыб влияет множество факторов. Считается, что рыбы–планктофаги и рыбы–бентофаги более уязвимы к попаданию МП в организм, чем рыбы–хищники, из-за их неселективного пищевого поведения (Wesch et al., 2016; Lusher et al., 2017). По данным (Mizraji et al., 2017), всеядные рыбы поглощают больше МП, чем растительноядные и плотоядные рыбы.

Результаты нашего исследования показали, что встречаемость МП в рыбе Мешинского залива значительно выше по сравнению с литературными данными как в процентном выражении встречаемости в пробах рыбы, так и по количеству МП на экземпляре (табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование выявило невысокий уровень загрязнения по частоте встречаемости и содержанию МП в воде и ДО устьевой части р. Меша по сравнению с реками и озерами различных стран мира. В пробах воды преобладали нити, в ДО – фрагменты; содержание МП в осенних пробах было выше по сравнению с весенними. По частоте встречаемости и содержанию МП в жабрах и ЖКТ леща *Abramis brama* загрязнение рыбы относится к высокому уровню по сравнению с литературными данными, что связано с особенностями пищевого поведения исследованного вида рыбы. В жабрах преобладали нити, в ЖКТ – в основном нити, а также фрагменты в весенних пробах. Корреляционный анализ показал, что содержание МП в жабрах и ЖКТ негативно влияет на биологические показатели рыбы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам Татарского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии за рыбу, предоставленную для анализа.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания в сфере научной деятельности, проект № FZSM-2024-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Водные объекты Республики Татарстан // Гидрографический справочник. 2006. Казань: Изд-во "Идел-пресс".
- Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф., Максимов А.А. 2021. Связь пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере // Биология внутр. вод. № 4. С. 406. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040069>
- Зобков М.Б., Есюкова Е.Е. 2017. Микропластик в морской среде: обзор методов отбора, подготовки и анализа проб воды, донных отложений и береговых наносов // Океанология. Т. 58. № 1. С. 149.
- Никитин О.В., Латыпова В.З., Миннегулова Л.М. и др. 2019. Загрязнение пресных вод микропластиком: необходимость мониторинга и контроля // Химия

и инженерная экология: Сб. тр. Междунар. науч. конф., 26–28 сентября 2019 г. Казань: Изд-во ИП Сагиева А.Р. С. 154.

- Северов Ю.А., Кузнецов В.А., Шакирова Ф.М. и др. 2018. Оценка численности ранней молоди рыб на прибрежных нерестилищах Мешинского залива Куйбышевского водохранилища // Вестн. Астрахан. гос.-техн. ун-та. Серия: рыбное хозяйство. № 2. С. 33. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2018-2-33-40>
- Структура островных экосистем Куйбышевского водохранилища. 1980. М.: Наука.
- Barboza L.G.A., Lopes C., Oliveira P. et al. 2020. Microplastics in wild fish from North East Atlantic Ocean and its potential for causing neurotoxic effects, lipid oxidative damage, and human health risks associated with ingestion exposure // Sci. Total Environ. V. 717. e134625. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134625>
- Bhuyan M.S. 2022. Effects of microplastics on fish and in human health // Front. Environ. Sci. V. 10. 827289?. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.827289>
- Cera A., Cesarini G., Scalicia M. 2020. Microplastics in freshwater: what are the news from the world? // Diversity. V. 12. P. 276. <https://doi.org/10.3390/d12070276>
- Gallitelli L., Cesarini G., Cera A. et al. 2020. Transport and deposition of microplastics and mesoplastics along the river course: a case study of a small river in central Italy // Hydrology. V. 7. P. 90. <https://doi.org/10.3390/hydrology7040090>
- Kirstein I.V., Kirmizi S., Wichels A. et al. 2016. Dangerous Hitchhikers? Evidence for potentially pathogenic *Vibrio* spp. on microplastic particles // Mar. Environ. Res. V. 120. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.07.004>
- Lusher A.L., Welden N.A., Sobral P. et al. 2017. Sampling, isolating and identifying microplastics ingested by fish and invertebrates // Anal. Methods. V. 9. P. 1346. <https://doi.org/10.1039/C6AY02415G>
- Ma J., Niu X., Zhang D. et al. 2020. High levels of microplastic pollution in aquaculture water of fish ponds in the Pearl River Estuary of Guangzhou, China // Sci. Total Environ. V. 744. P. 140679. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140679>
- Mizraji R., Ahrendt C., Perez-Venegas D. et al. 2017. Is the feeding type related with the content of MPs in intertidal fish gut? // Mar. Pollut. Bull. V. 116. № 1–2. P. 498. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.01.008>
- Mukhanov V.S. 2019. A new method for analyzing microplastic particle size distribution in marine environmental samples // Ecologica Montenegrina. V. 23. P. 77. <https://doi.org/10.37828/em.2019.23.10>
- Santana M.F., Dawson A.L., Motti C.A. et al. 2021. Ingestion and depuration of MPs by a planktivorous coral reef fish, *Pomacentrus amboinensis* // Front. Environ. Sci. V. 9. P. 79. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.641135>
- Sutherland W. J., Broad S., Caine J. et al. 2016. A horizon scan of global conservation issues for 2016 // Trends Ecol. Evol. V. 31(1). P. 44. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.007>

Wesch C., Bredimus K., Paulus M. et al. 2016. Towards the suitable monitoring of ingestion of mps by marine biota: a review // Environ. Pollut. V. 218. P. 1200. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.08.076>

Wootton N., Ferreira M., Reis-Santos P. et al. 2021. A comparison of microplastic in fish from Australia and Fiji // Front. Mar. Sci. V. 8. P. 690991. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.690991>

Microplastic in Abiotic and Biotic Parts of the Mesha Bay of the Kuibyshev Reservoir (Republic of Tatarstan)

N. Y. Stepanova^{1,*}, K. A. Shevchuk¹, L. S. Kuzmin¹, A. R. Gaisin¹

¹Kazan Federal University, Kazan, Russia

*e-mail: step090660@yandex.ru

The study of microplastic content in water, sediments, gills and gastrointestinal tract of bream (*Abramis brama*) at the mouth of the Mesha River, the right tributary of the Kama River, was conducted. The content of microplastics in water was found at the level of 20.5 ± 22.3 units/m³, in bottom sediments 44.7 ± 41.8 units/kg, in fish gills 12.3 ± 8.4 units/example, in the gastrointestinal tract 14.5 ± 11.5 units/example. Fibers dominated in water samples, in the gills and gastrointestinal tract of fish, fragments dominated in the sediment. Correlation analysis showed the presence of a negative relationship between the content of microplastics in the gills, gastrointestinal tract and biologic indicators of studied fish. In terms of the frequency of occurrence and content of microplastics in the gills and gastrointestinal tract, the contamination of the studied fish is at a high level compared to literature data, which is associated with the feeding behavior of bream.

Keywords: microplastic, water, bottom sediments, bream *Abramis brama*, Kuibyshev Reservoir

УДК 574.5+(581.19: 547.9+543.42)

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНОМ МЕТАБОЛОМЕ *Lobelia dortmanna* (Campanulaceae, Magnoliophyta), ПРОИЗРАСТАЮЩЕМ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

© 2024 г. А. М. Чернова^{а, *}, Д. А. Филиппов^а, Е. А. Курашов^{а, b}

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

^bИнститут озероведения Российской академии наук,
обособленное подразделение СПб ФИЦ РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: nuphar@mail.ru

Поступила в редакцию 16.07.2023 г.

После доработки 01.11.2023 г.

Принята к публикации 21.11.2023 г.

Методом газовой хроматографии/масс-спектрометрии впервые исследован компонентный состав низкомолекулярного метаболома (НМ) реликтового водного макрофита, занесенного в Красные книги Российской Федерации и Республики Беларусь, *Lobelia dortmanna* L. (Campanulaceae, Magnoliophyta), произрастающей на северо-западе Вологодской обл. Выявлено 127 летучих низкомолекулярных органических соединений, включая 13 мажорных соединений, достигающих 77.23% общей концентрации летучих низкомолекулярных органических соединений (198.75 мкг/г сухой массы растения). В составе НМ преобладали карбоновые кислоты и углеводороды. Присутствие в составе НМ *L. dortmanna* большого числа биологически активных метаболитов с высокой концентрацией может свидетельствовать о значительном влиянии данного растения на гидробиоценозы литоральной зоны олиготрофных озер. Дальнейшие исследования НМ водных макрофитов олиготрофных озер позволят оценить фоновые характеристики природной среды для более эффективного мониторинга экологического состояния водных объектов Северо-Запада РФ и рационального использования их биологических ресурсов.

Ключевые слова: *Lobelia dortmanna*, лобелия Дортмана, эфирное масло, низкомолекулярный метаболом, хромато-масс-спектрометрия, летучие низкомолекулярные органические соединения, олиготрофные озера

DOI: 10.31857/S0320965224040163, **EDN:** YINTRH

Род лобелия *Lobelia* L. (Campanulaceae, Magnoliophyta) насчитывает ~300 видов растений, распространенных почти по всему миру, прежде всего, в субтропическом поясе и несколько меньше — в зонах умеренного климата. Представители рода являются ценным природным ресурсом, поскольку растения *Lobelia* обладают, в частности, лекарственными свойствами (Cocks, Moller, 2002; Joshi et al., 2011; Tamboli et al., 2012; Chen et al., 2014; Vigneshwaran et al., 2014). Из наземных представителей *Lobelia* выделяют сапонины, флавоноиды, фенолы, фитостеролы, белки, дубильные вещества и >20 алкалоидных соединений, самые важные из которых лобелин, лобеланин, лобеланидин, лелобанидин, лобинин, лобинанидин (Bálványos et al., 2004; Glover et al.,

2010; Мазнев, 2012; Stolom et al., 2016; Folquitto et al., 2019). В то же время компонентный состав НМ единственного в роде водного растения *Lobelia dortmanna* L. почти не изучен. Имеются лишь отрывочные сведения о содержании следовых концентраций алкалоидов в растениях (Калашников, 1939). Известно, что между корнями *Lobelia dortmanna* L. и сообществами микроорганизмов в донных отложениях образовались специфические функциональные отношения, позволяющие благополучно существовать обоим компонентам в литоральной зоне олиготрофных озер (Lewicka-Rataj et al., 2018).

L. dortmanna — реликтовый атлантический вид, обитатель олиготрофных вод, отмечен в северной Европе, Великобритании, Скандинавии, Финляндии, Прибалтике, Беларуси, а также в умеренном поясе Северной Америки и европей-

Сокращения: НМ — низкомолекулярный метаболом, ЛНОС — летучие низкомолекулярные органические соединения.

ской части России; считается редким исчезающим видом (Farmer, Spence, 1987; Красная..., 2008; Филиппов и др., 2016).

В Вологодской обл. *L. dortmanna* встречается обычно в малых (как правило, олиготрофных, непроточных или слабо проточных) озерах небольшими группами (хотя максимально зафиксированная площадь сообществ с участием лобелии достигает 22 га), большей частью в мелководных хорошо прогреваемых заливах. Зарастание озер с лобелией обычно прибрежное, прибрежно-фрагментарное или сплошное подводное. В Вологодской обл. лобелию регистрировали, в основном, на мелководных участках озер (0.1–0.8 м), однако, отмечали и на большей глубине (до 2.8–3.5 м) (Филиппов и др., 2016).

Цель работы – получить данные о компонентном составе НМ и возможной биологической активности наиболее значимых летучих низкомолекулярных органических соединений (ЛНОС) *L. dortmanna*, произрастающей в олиготрофных местообитаниях Северо-Запада Российской Федерации.

Растительный материал собран в середине июня 2013 г. на оз. Янсорское в Вытегорском р-не Вологодской обл. (61.1039° с.ш., 37.9132° в.д.). Это малое озеро площадью 1.6 км², из которого берет начало р. Янсорка (бассейн Верхней Волги). Растения собраны в заливе, на мелководье глубиной 0.4–0.7 м, на песчано-мелкокаменистом с наилком грунте в лобелиево-тростниковом сообществе (ассоциация *Lobelieto dortmannae-Phragmitetum australis*). Проективное покрытие лобелии достигало 15–25% всего фитоценоза, растения находились на стадии вегетации. В сообществе, помимо *Lobelia dortmanna* и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., зафиксированы единичные экземпляры *Carex rostrata* Stokes и *Isoetes echinospora* Durieu (Philippov et al., 2022).

Собранный для анализа растительный материал состоял из вегетативных розеточных побегов и корневой части (совокупности придаточных корней). Растения тщательно промывали от имеющихся загрязнений и обрабатывали в соответствии с ГОСТ 31412-2012¹ и сушили до воздушно-сухого состояния без доступа прямых солнечных лучей при комнатной температуре и влажности ≤ 75%.

Перед гидродистилляцией растительный материал (несколько экземпляров растений) измельчали до порошкообразного состояния в лабораторном блендере для получения интегральной пробы, из которой брали навеску массой 4.96 г для

дальнейшего исследования. Эфирное масло лобелии получали на приборе Клевенджера методом паровой гидродистилляции в течение 6 ч. Полученный дистиллят экстрагировали 5 мл гексана. Гексановый экстракт для дальнейшего хромато-масс-спектрометрического анализа хранили в плотно закрытых пузырьках из темного стекла в морозильной камере при температуре –18°С.

Состав ЛНОС эфирного масла *L. dortmanna* выявляли в гексановых экстрактах на хромато-масс-спектрометрическом комплексе PΟ-LARISQ (ThermoElectronCorporation) с колонкой TRACETMTR-5MSGCColumn 30 м × 0.25 мм с фазой ID 0.25 мкм в Санкт-Петербургском государственном университете (г. Санкт-Петербург) на кафедре экологической безопасности и устойчивого развития регионов. Газом-носителем служил гелий. Напряжение ионизации было 70 эВ. Масс-спектры снимали в режиме сканирования по полному диапазону масс (30–580 m/z) в программированном режиме температур (40° – 3 мин, 5°/мин до 80° – 3 мин, 10°/мин до 150° – 3 мин, 15°/мин до 240° – 10 мин) с последующей пошаговой обработкой хроматограмм. Выявленные низкомолекулярные органические соединения идентифицировали с помощью библиотек масс-спектров “NIST-2014” и “Wiley”. Для более точной идентификации применяли линейные индексы удерживания (Ткачев, 2008), полученные с использованием стандартов алканов C7 – C30. Для количественного анализа применяли сертифицированные эталонные материалы Мерк декафторбензофенона и бензофенона (номера CAS 119-61-9 и 853-30-4) в качестве внутренних стандартов.

В составе НМ *L. dortmanna* обнаружено 127 соединений, из них 116 идентифицированы (Доп. мат., табл. S1). Среди выявленных ЛНОС преобладали карбоновые кислоты, достигающие ~50% суммарной концентрации веществ (табл. 1). Второе место по значимости занимали углеводороды (29.27%), третье – кетоны (7.29%). На остальные группы соединений приходилось 13.5% (табл. 1).

Среди ЛНОС *L. dortmanna* 13 соединений были мажорными (>1% по содержанию): гексакановая кислота (hexadecanoic acid) (34.4%), пентакозан (pentacosane) (11.92%), циклогексадец-8-ен-1-он (cyclohexadec-8-en-1-one) (4.75%), генэйкозан (hencosane) (4.52%), линолевая кислота (linoleic acid) (4.07%), тетрадекановая кислота (tetradecanoic acid) (3.46%), α-линоленовая кислота (α-linolenic acid) (3.36%), 2,3-диметилгептан (2,3-dimethylheptane) (3.08%), 3,5-диметилгептан (3,5-dimethylheptane) (3.06%), пальмитолеиновая кислота (palmitoleic acid) (2.10%), трикозан (tricosane) (1.39%), (Z)-докоз-13-ен-1-ол((Z)-docos-13-en-1-ol) (1.34%), фуран-2-карбальдегид (furan-2-carbaldehyde) (1.12%). На их долю в сумме

¹ ГОСТ 31412-2010. Водоросли, травы морские и продукция из них. Методы определения органолептических и физических показателей. М.: Стандартинформ, 2011. 3+8 с. [= GOST 31412-2010. Seaweeds, sea grasses and products of their processing. Methods for determination of sensory and physical characteristics]. <https://docs.cntd.ru/document/1200082727>

Таблица 1. Группы ЛНОС эфирного масла *L. dortmanna*

Группа соединений	%	C _{ср}
Ароматические углеводороды	2.39	4.76
Спирты	3.00	5.97
Альдегиды	3.18	6.32
Углеводороды	29.06	57.76
Карбоновые кислоты	49.59	98.56
Эфиры	1.79	3.55
Неидентифицированные	1.04	2.06
Кетоны	7.26	14.44
Полифункциональные	1.58	3.14
Азотсодержащие	0.083	0.16
Хлор- или бромсодержащие	1.02	2.03
Всего	100.00	198.75 мкг/г

Примечание. % – процентное содержание группы в сумме всех веществ эфирного масла; C_{ср} – концентрация соединений группы в сухом растении, мкг/г сухой массы растения.

приходилось 77.23% общей концентрации ЛНОС. Пять из этих соединений – жирные кислоты с суммарным содержанием 47.39% (94.188 мкг/г сухой массы растения). Всего в составе НМ *L. dortmanna* выявлено 11 жирных кислот. Высокое содержание жирных кислот в процентном отношении и по абсолютной концентрации, а также их значительное число свидетельствуют, что исследуемое растение обитает в чистом олиготрофном водоеме. Такую закономерность ранее отмечали для других водных макрофитов (Курашов и др., 2018; Kurashov et al., 2018).

Основной особенностью выявленных жирных кислот, имеющей экологическое значение, можно считать их способность ограничивать/подавлять в процессе аллелопатического взаимодействия развитие фитопланктона, включая цианобактерий (Nakai et al., 2012; Wang et al., 2014; Kurashov et al., 2021; Zhu et al., 2021). Не исключено, что на фитообрастания и разнообразную микобиоту погруженных в воду фрагментов тростника (Воронин, Копытина, 2023), с которым водная лобелия часто образует растительные ассоциации, жирные кислоты оказывают активное биологическое влияние. Кроме того, жирные кислоты могут быть элементом химической защиты против фитофагов. Обнаружено, что тетрадеконовая кислота проявляет репеллентную активность против комаров *Aedes aegypti* (Linn.) и *Culex quinquefasciatus* (Say.) (Insecta: Diptera: Culicidae) (Sivakumar et al., 2011). Жирные кислоты могут иметь значение с точки зрения их использования в медицине и фармакологии, пищевой промышленности; они считаются ценным возобновляемым источником для промышленных химикатов и биотоплива (Zhao et al., 2004; Barceló-Coblijn, Murphy, 2009; Wu et al., 2012; Kim et al., 2014; Fukuda et al., 2015; Merino et al., 2016; Rad et al., 2016; Zhou et al., 2017).

Примечательно нахождение в составе ЛНОС лобелии водной бром- и хлорсодержащих соединений, в частности 2-хлоро-1,4-диметокси-нафталена (2-chloro-1,4-dimethoxynaphthalene) (0.06%) и 1-бром-3-метилбутана (1-bromo-3-methylbutane) (0.97%). Подобные соединения обладают определенной токсичностью и, возможно, могут рассматриваться как элементы химической защиты *L. dortmanna*. Кроме того, 1-бром-3-метилбутан (1-bromo-3-methylbutane) способен участвовать в синтезе гибридов кумаринов и халконов, обладающих разнообразными сильными биологическими активностями (Kang et al., 2018).

Также интересно обнаружение у лобелии водной некоторых соединений, ранее не обнаруженных у водных растений, например, моноамилфталат (monoamylphthalate) и жирная кислота 2-этилгексановая кислота (2-ethylhexanoic acid). Относительно последней известно, что она опасна для водных организмов² и, таким образом, ее синтез лобелией можно рассматривать как защитную реакцию против различных растительных гидробионтов и патогенов. Ранее данную кислоту находили у наземных растений *Theobroma cacao* L. и *Cordylandra renggerioides* Planchon & Triana (Erickson et al., 1987; Nogueira et al., 2001).

Происхождение и роль моноамилфталата (содержание 0.762 мкг/г сухой массы растения) неясна, является ли это соединение метаболитом растения или аккумулировано из окружающей среды. Однако, последнее маловероятно, поскольку при полученных в экспериментах значениях фактора биоконцентрации моноалкилфталатных эфиров растениями (1.7–2.5) (Sun et al., 2015) концентрация моноамилфталата в воде озера должна быть ~1.5 мг/л. Такое предположение вряд ли реалистично в отношении олиготрофного озера на территории особо охраняемой природной территории в Вытегорском р-не Вологодской обл. в отсутствии видимых источников загрязнения.

Как и у наземных видов рода (Joshi et al., 2011; Stolom et al., 2016), в составе НМ лобелии водной большое значение имеют углеводороды, в том числе относящиеся к терпенам и терпеноидам. Однако, в отличие от наземных видов рода у *L. dortmanna* преобладали карбоновые кислоты, что, по-видимому, связано со спецификой обитания в водной среде чистых олиготрофных водоемов, это подтверждают более ранние наблюдения (Курашов и др., 2018).

Для наземных представителей рода (*L. chinensis* L., *L. davidii* Franch., *L. flaccida* (C. Presl) A.DC., *L. inflata* L., *L. sessilifolia* Lamb., *L. trigona* Roxb.) выявлено присутствие многих биологически ак-

² 2-Этилгексановая кислота. 2018. [Электронный ресурс]. Дата обращения: 25.06.2023. https://www.ilo.org/dyn/icsc/showcard.display?p_lang=ru&p_card_id=0477&p_version=2

тивных соединений и наличие целого ряда биологических активностей и фармакологических свойств: мочегонное, желчегонное, возбуждение дыхательного центра, способность нейтрализовать яды, ингибирование альфа-глюкозидазы и снижение транспорта глюкозы через кишечный эпителий, анестезирующие свойства, антибактериальные и противовоспалительные свойства, а также способность проявлять противораковую активность (Ishimaru et al., 1991, 1994; Shibano et al., 2001; Bálványos et al., 2004; Kuo et al., 2011; Chen et al., 2014; Rex et al., 2015). Такие особенности наземных *Lobelia* позволили использовать их в народной медицине (Stolom et al., 2016; Alamgir, 2018). Не исключено, что исследованная нами водная *L. dortmannia* может обладать подобными свойствами. Спирты, альдегиды и кетоны, выявленные среди ЛНОС лобелии, также относятся к биологически активным соединениям (Kurashov et al., 2014).

Суммарное содержание ЛНОС у *L. dortmannia* довольно высокое (>198 мкг/г сухой массы растения) и наиболее активной с экологической точки зрения группы карбоновых кислот (98.56 мкг/г сухой массы растения), что может свидетельствовать о значительном влиянии метаболитов лобелии на гидробиоценозы тех водоемов, где это растение развивается в достаточном количестве, как, например, в исследованном нами оз. Янсорское.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые исследован компонентный состав НМ представителя флоры олиготрофных озер реликтовой *Lobelia dortmannia* L. (Campanulaceae, Magnoliophyta). Выявлен компонентный состав ЛНОС ее НМ. Присутствие в составе НМ *L. dortmannia* большого числа биологически активных метаболитов с высокой концентрацией может свидетельствовать о значительном влиянии данного растения на гидробиоценозы литоральной зоны тех олиготрофных озер, где доля лобелии в растительных сообществах сравнительно высока. Необходимы дальнейшие исследования НМ водных макрофитов олиготрофных озер (ценного возобновляемого ресурса), которые позволят оценить фоновые характеристики природной среды для более эффективного мониторинга экологического состояния водных объектов Северо-Запада Российской Федерации и рационального использования их биологических ресурсов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Дополнительный материал (Приложение, табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Таблица S1. Компонентный состав эфирного масла *Lobelia dortmannia* L.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Полевые работы и подготовка проб выполнены в рамках госзадания Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (№ 124032100076-2), анализ материала и написание статьи – за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00658, <https://rscf.ru/project/22-24-00658РНФ>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин Л.В., Копытина Н.И. 2023. Микобиота отмерших фрагментов тростника, погруженных в воду (Ярославская обл., Россия) // Биология внутр. вод. № 1. С. 20.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223010199>
- Калашиников В.П. 1939. О содержании алкалоидов в культивируемых и дикорастущих видах лобелии // Фармация. № 2–3. С. 24.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Егорова А.А. и др. 2018. Перспективы использования низкомолекулярного метаболома водных макрофитов для индикации экологического состояния водных экосистем // Вода: химия и экология. № 1–3. С. 68.
- Мазнев Н.И. 2012. Высокоэффективные лекарственные растения. Большая энциклопедия. М.: Эксмо.
- Качев А.В. 2008. Исследование летучих веществ растений. Новосибирск: Издательско-полиграфическое предприятие “Офсет”.
- Филиппов Д.А., Бобров Ю.А., Чхобадзе А.Б., Левашов А.Н. 2016. *Lobelia dortmannia* (Lobeliaceae) в Вологодской области // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 1. С. 84.
<https://doi.org/10.21638/spbu03.2016.106>
- Alamgir A.N.M. 2018. Therapeutic use of medicinal plants and their extracts: V. 2. Phytochemistry and bioactive compounds. Springer Int. Publ. AG.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-92387-1>
- Bálványos I., Kursinszki L., Bányai P., Szöke É. 2004. Analysis of polyacetylenes by HPLC in hairy root cultures of *Lobelia inflata* cultivated in bioreactor // Chromatographia. V. 60. P. 235.
<https://doi.org/10.1365/s10337-004-0188-x>
- Barceló-Coblijn G., Murphy E.J. 2009. Alpha-linolenic acid and its conversion to longer chain n–3 fatty acids: Benefits for human health and a role in maintaining tissue n–3 fatty acid levels // Progress in Lipid Res. V. 48. № 6. P. 355.
<https://doi.org/10.1016/j.plipres.2009.07.002>
- Chen M.-W., Chen W.-R., Zhang J.-M. et al. 2014. *Lobelia chinensis*: chemical constituents and anticancer activity perspective // Chin. J. Nat. Med. V. 12. № 2. P. 103.
[https://doi.org/10.1016/S1875-5364\(14\)60016-9](https://doi.org/10.1016/S1875-5364(14)60016-9)

- Cocks M.L., Moller V. 2002. Use of indigenous and indigenized medicines to enhance personal well-being: a South African case study // Soc. Sci. Med. V. 54. № 3. P. 387. [https://doi.org/10.1016/s0277-9536\(01\)00037-5](https://doi.org/10.1016/s0277-9536(01)00037-5)
- Erickson B.J., Young A.M., Strand M.A., Erickson E.H. 1987. Pollination biology of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae): II. Analyses of floral oils // Insect Sci. and Its Appl. V. 8. № 3. P. 301. <https://doi.org/10.1017/S1742758400005282>
- Farmer A.M., Spence D.H.N. 1987. Environmental control of the seasonal growth of the submersed aquatic macrophyte *Lobelia dortmanna* L. // New Phytol. V. 106. № 2. P. 289. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb00144.x>
- Folquitto D.G., Swiech J.N.D., Pereira C.B. et al. 2019. Biological activity, phytochemistry and traditional uses of genus *Lobelia* (Campanulaceae): A systematic review // Fitoterapia. V. 134. P. 23. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2018.12.021>
- Fukuda H., Takeshima F., Akazawa Y. et al. 2015. Mo 1694 Potential role of palmitoleate in inflammatory bowel disease // Gastroenterology. V. 148. № 4. Suppl. 1. S. 687. [https://doi.org/10.1016/S0016-5085\(15\)32324-6](https://doi.org/10.1016/S0016-5085(15)32324-6)
- Glover E.D., Rath J.M., Sharma E. et al. 2010. A multi-center phase 3 trial of lobeline sulfate for smoking cessation // Am. J. Health Behav. V. 34. № 1. P. 101. <https://doi.org/10.5993/ajhb.34.1.12>
- Ishimaru K., Yonemitsu H., Shimomura K. 1991. Lobetyolin and lobetiolfom hairy root culture of *Lobelia inflata* // Phytochemistry. V. 30. № 7. P. 2255. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(91\)83624-T](https://doi.org/10.1016/0031-9422(91)83624-T)
- Ishimaru K., Arakawa H., Yamanaka M., Shimomura K. 1994. Polyacetylenes in *Lobelia sessilifolia* hairy roots // Phytochemistry. V. 35. № 2. P. 365. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)94765-4](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)94765-4)
- Joshi S., Mishra D., Bisht G., Khetwal K.S. 2011. Essential oil composition and antimicrobial activity of *Lobelia pyramidalis* Wall. // EXCLI. J. V. 10. P. 274.
- Kang L., Gao X.-H., Liu H.-R. et al. 2018. Structure-activity relationship investigation of coumarin-chalcone hybrids with diverse side-chains as acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase inhibitors // Mol. Diversity. V. 22. P. 893. <https://doi.org/10.1007/s11030-018-9839-y>
- Kim K.-B., Nam Y.A., Kim H.S. et al. 2014. α -Linolenic acid: Nutraceutical, pharmacological and toxicological evaluation // Food and Chem. Toxicol. V. 70. P. 163. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2014.05.009>
- Kuo P.-Ch., Hwang T.-L., Lin Y.-T. et al. 2011. Chemical constituents from *Lobelia chinensis* and their anti-virus and anti-inflammatory bioactivities // Arch. Pharm. Res. V. 34. № 5. P. 715. <https://doi.org/10.1007/s12272-011-0503-7>
- Kurashov E.A., Krylova J.V., Mitrukova G.G., Chernova A.M. 2014. Low-molecular-weight metabolites of aquatic macrophytes growing on the territory of Russia and their role in hydroecosystems // Contemp. Probl. Ecol. V. 7. № 4. P. 433. <https://doi.org/10.1134/S1995425514040064>
- Kurashov E.A., Mitrukova G.G., Krylova J.V. 2018. Interannual variability of low-molecular metabolite composition in *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) from a floodplain lake with a changeable trophic status // Contemp. Probl. Ecol. V. 11. № 2. P. 179. <https://doi.org/10.1134/S1995425518020063>
- Kurashov E., Krylova J., Protopopova E. 2021. The Use of Allelochemicals of Aquatic Macrophytes to Suppress the Development of Cyanobacterial “Blooms” // Plankton Communities. L.: Intech Open. <https://doi.org/10.5772/intechopen.95609>
- Lewicka-Rataj K., Świątecki A., Górniak D. 2018. The effect of *Lobelia dortmanna* L. on the structure and bacterial activity of the rhizosphere // Aquat. Bot. V. 145. P. 10. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.11.003>
- Merino J., Sala-Vila A., Plana N. et al. 2016. Serum palmitoleate acts as a lipokine in subjects at high cardiometabolic risk // Nutr. Metab. Cardiovasc. Dis. V. 26. № 3. P. 261. <https://doi.org/10.1016/j.numecd.2015.12.008>
- Nakai S., Zou G., Okuda T. et al. 2012. Polyphenols and fatty acids responsible for anti-cyanobacterial allelopathic effects of submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* // Water Sci. Technol. V. 66. № 5. P. 993. <https://doi.org/10.2166/wst.2012.272>
- Nogueira P.C. de L., Bittrich V., Shepherd G.J. et al. 2001. The ecological and taxonomic importance of flower volatiles of *Clusia* species (Guttiferae) // Phytochem. V. 56. P. 443.
- Philippov D.A., Ivicheva K.N., Makarenkova N.N. et al. 2022. Biodiversity of macrophyte communities and associated aquatic organisms in lakes of the Vologda Region (north-western Russia) // Biodiversity Data J. V. 10. e77626. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e77626>
- Rad H.M., Eslami M., Ghanie A. 2016. Palmitoleate enhances quality of rooster semen during chilled storage // Animal Reproduction Sci. V. 165. P. 38. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2015.12.003>
- Rex J.R.S., Sreeraj K., Nadar M.S.A.M. 2015. Qualitative Phytoconstituent Profile of *Lobelia trigona* Roxb Extracts // Int. J. Pharm. Tech. Res. V. 8. № 10. P. 47.
- Shibano M., Tsukamoto D., Masuda A. et al. 2001. Two new pyrrolidine alkaloids, radicamines A and B, as inhibitors of α -glucosidase from *Lobelia chinensis* Lour. // Chem. Pharm. Bull. V. 49. № 10. P. 1362. <https://doi.org/10.1248/cpb.49.1362>
- Sivakumar R., Jebanesan A., Govindarajan M., Rajasekar P. 2011. Larvicidal and repellent activity of tetradecanoic acid against *Aedes aegypti* (L.) and *Culex quinquefasciatus* (Say.) (Diptera: Culicidae) // Asian Pac. J. Trop. Med. V. 4. № 9. P. 706. [https://doi.org/10.1016/S1995-7645\(11\)60178-8](https://doi.org/10.1016/S1995-7645(11)60178-8)
- Stolom S., Oyemita I.A., Mawu R. et al. 2016. Chemical and biological studies of *Lobelia flaccida* (C. Presl) A. DC leaf: a medicinal plant used by traditional healers in Eastern Cape, South Africa // Trop. J. Pharm. Res. V. 15. № 8. P. 1715. <https://doi.org/10.4314/tjpr.v15i8.17>

- Sun J., Wu X., Gan J. 2015. Uptake and Metabolism of Phthalate Esters by Edible Plants // Environ. Sci. Technol. V. 49. № 14. P. 8471.
https://doi.org/10.1021/acs.est.5b01233
- Tamboli A.M., Rub R.A., Ghosh P., Bodhankar S. 2012. Antiepileptic activity of lobeline isolated from the leaf of *Lobelia nicotianaefolia* and its effect on brain GABA level in mice // Asian Pac. J. Trop. Biomed. V. 2. № 7. P. 537.
https://doi.org/10.1016/S2221-1691(12)60092-6
- Vigneshwaran V., Somegowda M., Pramod S. 2014. Pharmacological evaluation of analgesic and antivenom potential from the leaves of folk medicinal plant *Lobelia nicotianaefolia* // Amer. J. of Phytomedicine and Clinical Therapeutics. V. 2. № 12. P. 1404.
- Wang H.Q., Zhu H.J., Zhang L.Y. et al. 2014. Identification of antialgal compounds from the aquatic plant *Elodea nuttallii* // Allelopathy J. V. 34. № 2. P. 207.
- Wu Y., Li R., Hildebrand D.F. 2012. Biosynthesis and metabolic engineering of palmitoleate production, an important contributor to human health and sustainable industry // Progress in Lipid Res. V. 51. № 4. P. 340.
https://doi.org/10.1016/j.plipres.2012.05.001
- Zhao G., Etherton T.D., Martin K.R. et al. 2004. Dietary α -linolenic acid reduces inflammatory and lipid cardiovascular risk factors in hypercholesterolemic men and women // J. Nutr. V. 134. № 11. P. 2991.
https://doi.org/10.1093/jn/134.11.2991
- Zhou W., Wang H., Chen L. et al. 2017. Heterotrophy of filamentous oleaginous microalgae *Tribonema minus* for potential production of lipid and palmitoleic acid // Bioresour. Technol. V. 239. P. 250.
https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.05.045
- Zhu X., Dao G., Tao Y. et al. 2021. A review on control of harmful algal blooms by plant-derived allelochemicals // J. Hazardous Mat. V. 401. P. 123403.
https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123403

The First Information on the Low Molecular Metabolome *Lobelia dortmanna* (Campanulaceae, Magnoliophyta) Growing in the Northwest of the Russian Federation

A. M. Chernova^{1,*}, D. A. Philippov¹, E. A. Kurashov^{1,2}

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

²Institute of Limnology, a separate subdivision of the St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: nuphar@mail.ru

The low molecular weight metabolome (LMWM) of *Lobelia dortmanna* L. (Campanulaceae, Magnoliophyta), a relic aquatic macrophyte listed in the Red Data Books of the Russian Federation and Republic of Belarus, was studied for the first time using the GC/MS technique. It is a macrophyte that grows in oligotrophic lakes in the northwest of the Vologda Region, Russia. Thirteen major chemicals were among the 127 volatile low molecular weight organic compounds (VOCs) discovered, which accounted for 77.23% of the overall VOC content (198.75 $\mu\text{g/g}$ dry plant weight). The main components of LMWM were carboxylic acids and hydrocarbons. The presence of a large number of biologically active metabolites with a high concentration in *L. dortmanna* LMWM may indicate a significant effect of this plant on the hydrobiocenoses of the littoral zone of oligotrophic lakes. Further research into the LMWM of aquatic macrophytes in oligotrophic lakes, a valuable renewable resource, is needed to assess the background characteristics of the natural environment for more effective monitoring of the ecological state of water bodies in the Russian Federation's North-West and the rational use of their biological resources.

Keywords: *Lobelia dortmanna*, water lobelia, essential oil, low molecular weight metabolome, gas chromatography-mass spectrometry, low molecular weight volatile organic compounds, oligotrophic lakes