

ISSN 0320-9652

Номер 4

Июль - Август
2023



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2023

Общая гидробиология

Биологические показатели качества воды Дреновского водохранилища (Босния и Герцеговина)

Д. Голуб, Д. Дмитриевич, С. Лолич, Г. Шукало, Р. Декич, Р. Тошич 433

Водная флора и фауна

Расширение флористического спектра диатомовых водорослей (Bacillariophyta) тундровых водоемов сопредельных территорий Усть-Ленского заповедника (Якутия, Россия) с помощью электронной микроскопии

С. И. Генкал, В. А. Габышев 434

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Hofmaenneria baikalensis sp. n. и *Paratrilobus longisomus* sp. n. (Nematoda) из оз. Байкал

Т. В. Наумова, В. Г. Гагарин 435

Структура фенетического разнообразия и систематика язей *Leuciscus idus* (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов России и сопредельных стран

А. В. Кожара, А. С. Маврин, Е. Е. Слынько, А. Н. Мироновский 444

Ранее не известные в Черном море виды бычков рода *Pomatoschistus* по данным изменчивости гена 16S рРНК митохондриальной ДНК

*Е. Е. Слынько, Е. П. Карпова, А. Н. Мироновский,
А. Ю. Слынько, А. В. Кожара, А. С. Маврин* 455

Связь плодовитости с количеством позвонков у плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища

Н. И. Комова 457

Водная микология

Комплексы грибов на пластинах, покрытых противобрастающей краской, модифицированной наночастицами

*Н. И. Копытина, Н. А. Андреева, О. С. Сизова,
А. А. Мосунов, В. П. Евстигнеев, Е. А. Бочарова* 464

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Влияние высоконапорной Братской ГЭС на зоопланктон Братского водохранилища

*Ю. В. Герасимов, Н. Я. Поддубная, А. Ф. Вахненко, А. С. Семенова,
С. М. Жданова, А. И. Цветков, Д. Д. Павлов, С. Э. Болотов, Э. С. Борисенко* 473

Моллюск-вселенец *Anadara kagoshimensis* в структуре донных сообществ шельфа Крыма

Н. Н. Шаловенков 491

Донные макропозвоночные р. Кызылырмак (Невшехир, Турция) и их связь с переменными окружающей среды

Севал Арас, Озлем Финдик 501

Ихтиология

Разнообразие способов захвата пищи костистых рыб (Teleostei) в связи с морфологией их челюстного аппарата (Обзор)

Е. С. Громова, В. В. Махотин

503

Состояние изолированных популяций пеляди *Coregonus peled* горных озер Алтая по гистологическим показателям и элементному составу хрусталика глаза

А. Л. Никифоров-Никишин, Д. Л. Никифоров-Никишин, Н. И. Кочетков

527

Паразитология гидробионтов

Региональные различия зараженности европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* в зимний период у берегов Крыма и Кавказа

А. В. Завьялов, Ю. В. Самотой, Е. Н. Сибирцова

541

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Содержание натрия, калия, кальция, магния в организме личинок видов двойников *Chironomus balatonicus* и *Chironomus plumosus* в зависимости от солености среды

В. И. Мартемьянов, М. Ф. Маркиянова

547

Случаи спонтанного роста концентрации метгемоглобина в крови костистых рыб на протяжении годового цикла

А. А. Солдатов

549

Краткие сообщения

Влияние морфофизиологических изменений органов иммунной системы на лизоцим самцов щуки *Esox lucius*

М. Ф. Субботкин, Т. А. Субботкина

557

Распространение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) в водоемах и водотоках Республики Дагестан, Россия

Р. М. Бархалов, И. А. Столбунов, О. Н. Артаев, И. С. Турбанов,
Н. И. Рабазанов, М. В. Хлопкова, Д. П. Карабанов

563

Сравнение криорезистентности тестикулярных и уринальных сперматозоидов жабы *Bufo bufo* (Amphibia, Anura, Bufonidae) в процессе медленного замораживания

Н. В. Шишова, С. А. Каурова, В. К. Утешев, Э. Н. Гахова

570

УДК 614.77:574.583(560)(285.2)

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КАЧЕСТВА ВОДЫ ДРЕНОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (БОСНИЯ И ГЕРЦЕГОВИНА)¹

© 2023 г. Д. Голуб^а, *, Д. Дмитрович^а, С. Лолич^а, Г. Шукало^а, Р. Декич^а, Р. Тошич^а

^аБаня-Лукский университет, факультет естественных наук и математики,
78000 Баня-Лука, Республика Сербская, Босния и Герцеговина

*e-mail: dragojla.golub@pmf.unibl.org

Поступила в редакцию 26.02.2021 г.

После доработки 27.06.2022 г.

Принята к публикации 22.07.2022 г.

В работе рассмотрено состояние биоты Дреновского водохранилища в Боснии и Герцеговине (В&Н) как показателя качества воды. Дреновское водохранилище выполняет множество функций: защищает бассейн р. Виджака от наводнений, обеспечивает водой рыбный пруд Прнявор, а также является объектом спортивной рыбалки. Принимая во внимание multifunctionality этого водохранилища и скудность данных о его биоте, в 2017 г. проведены исследования фитопланктона, зоопланктона, макрозообентоса и ихтиофауны. На основании полученных результатов (качественный и количественный состав, сапробный индекс Пантле–Букк, индекс Шеннона) установлено, что вода Дреновского водохранилища по состоянию сообществ фитопланктона и зоопланктона соответствует переходу от олигосапробных вод к бета-мезосапробным, по состоянию макрозообентоса и ихтиофауны относится к категории бета-мезосапробной. Выявлено малое количество представителей фитопланктона (качественно и количественно), а также отсутствие видов, характерных для данного типа водных экосистем в наблюдаемый период. Состояние таксонов макрозообентоса связано со свойствами субстрата, на котором он находится. Ихтиоценоз характеризуется небольшим числом видов и небольшим числом особей этих видов.

Ключевые слова: Дреновское водохранилище, качество воды, биота (фитопланктон, зоопланктон, макрозообентос, ихтиофауна)

DOI: 10.31857/S0320965223040095, EDN: RVSLHI

Biological Indicators of Water Quality of Drenova Reservoir (Bosnia and Herzegovina)¹

D. Golub^a, *, D. Dmitrović^a, S. Lolić^a, G. Šukalo^a, R. Dekić^a, and R. Tošić^a

^aUniversity of Banja Luka, Faculty of Natural Sciences and Mathematics,
78000 Banja Luka, Republic of Srpska, Bosnia and Herzegovina

*e-mail: dragojla.golub@pmf.unibl.org

This paper presents the state of biota of Drenova reservoir in Bosnia and Herzegovina (B&H) as water quality indicator. The Drenova reservoir has a multiple role: protection of the Vijaka river basin from floods, provision of water for the Prnjavor fishpond, as well as sport fishing. Bearing in mind the multifunctionality of this reservoir, but also the scarcity of data on the biota of this water body, in 2017, research on phytoplankton, zooplankton, macrozoobenthos and ichthyofauna was performed. Based on the obtained results (qualitative and quantitative composition, saprobic index according to Pantle Buck, Shannon index), it was established that the water of Drenova reservoir, as far as phytoplankton and zooplankton community is concerned, corresponds to the transition from oligosaprobic to β -mesosaprobic waters while macrozoobenthos and ichthyofauna refer to β -mesosaprobic water. A small number of representatives of phytoplankton (both qualitatively and quantitatively) is noticeable, as well as the absence of species common to this type of aquatic ecosystems in the observed period. The state of macrozoobenthos taxa is expected considering the properties of the substrate of this accumulation. Ichthyocenosis is characterized by a small number of species, but also by a small number of individuals within those species.

Keywords: Drenova reservoir, water quality, biota, phytoplankton, zooplankton, macrozoobenthos, ichthyofauna

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

**РАСШИРЕНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СПЕКТРА ДИАТОМОВЫХ
ВОДОРΟΣЛЕЙ (Bacillariophyta) ТУНДРОВЫХ ВОДОЕМОВ
СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ УСТЬ-ЛЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА
(ЯКУТИЯ, РОССИЯ) С ПОМОЩЬЮ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ¹**

© 2023 г. С. И. Генкал^а, В. А. Габышев^б

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

^бИнститут биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, Якутск, Россия

*e-mail: genkal47@mail.ru

Поступила в редакцию 26.01.2023 г.

После доработки 17.02.2023 г.

Принята к публикации 29.03.2023 г.

С применением электронной микроскопии в 14 разнотипных тундровых водоемах, расположенных в окрестностях Усть-Ленского государственного заповедника, севернее Полярного круга, на северной экспозиции склона Приморского кряжа (восточный отрог Хараулахского хребта Верхоянской горной системы) выявлено 435 диатомовых водорослей из 78 родов. Среди них 24 таксона видового ранга и один таксон родового — новые для флоры России. Большинство выявленных новых для флоры России видов встречается в олиготрофных водоемах и водотоках Европы. Зафиксированы 66 диатомовых водорослей из 28 родов, определенных только до рода, большинство из которых относятся к *Planothidium* (7) и *Gomphonema* (10).

Ключевые слова: новые виды, диатомовые водоросли, фитопланктон, фитобентос, электронная микроскопия, тундровые водоемы, Усть-Ленский заповедник, Якутия

DOI: 10.31857/S032096522304006X, EDN: RVQCEE

**Broadening the Taxonomic Composition of Diatoms (Bacillariophyta) in Tundra Water
Bodies of Adjacent Territories of the Lena Delta Wildlife Reserve
(Yakutia, Russia) Using Electron Microscopy¹**

S. I. Genkal^а * and V. A. Gabyshev^б

^аPapanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

^бInstitute for Biological Problems of Cryolithozone Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia

*e-mail: genkal47@mail.ru

Using the electron microscopy, 435 diatom algae from 78 genera of 14 different types of tundra water bodies located in the vicinity of the Ust-Lensky State Reserve, north of the Arctic Circle, on the northern exposure of the slope of the Primorsky Ridge (the eastern spur of the Kharaulakh Range of the Verkhoyansk Mountain system) 435 diatom algae from 78 genera were revealed. Among them, 24 taxa of the species rank and 1 of the generic rank are new to the flora of Russia. Most of the identified species, which are new to the flora of Russia, are found in Europe and are characteristic of oligotrophic water bodies and watercourses. Of all the species under study, 66 species belonging to 28 genera have been identified to the genus, with the largest number of them belonging to the genera *Planothidium* (7) and *Gomphonema* (10).

Keywords: new species, diatom, phytoplankton, benthos, electron microscopy, tundra reservoirs, Ust-Lena State Reserve, Yakutia

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

Hofmaenneria baikalensis sp. n. И *Paratrilobus longisomus* sp. n. (Nematoda) ИЗ оз. БАЙКАЛ

© 2023 г. Т. В. Наумова^{a, *}, В. Г. Гагарин^{b, **}

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

^bИнститут 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 21.10.2022 г.

После доработки 11.11.2022 г.

Принята к публикации 14.11.2022 г.

Приведено иллюстрированное описание двух новых для науки видов свободноживущих нематод, обнаруженных в оз. Байкал: *Hofmaenneria baikalensis* sp. n. и *Paratrilobus longisomus* sp. n. Первый вид наиболее близок к *Hofmaenneria keoladeoensis* Khan et al., 2005, *H. niddensis* (Skwarra, 1921) Schneider, 1940 и *H. sitnikovae* Gagarin, Naumova, 2010, но отличается от этих трех видов наличием кристаллов в полости тела и трех овальных кардиальных желез. *Paratrilobus longisomus* sp. n. по размерам тела близок к *P. expugnator* (Tsalolikhin, 1976) и *P. rapis* Gagarin, 1991, но отличается от них относительно более коротким и менее стройным хвостом и наличием субтерминальной щетинки на кончике хвоста.

Ключевые слова: новые виды, свободноживущие нематоды, систематика, морфология

DOI: 10.31857/S0320965223040174, **EDN:** SATHEV

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Hofmaenneria* Gerlach, Meyl 1957 встречаются редко, они обитают в пресных и солоноватых водоемах, а также в сырой почве. Обнаружены в Европе, Азии и Северной Америке. В настоящее время известно 11 валидных видов: *H. brachystoma* (Hofmänner in Hofmänner et Menzel, 1914) Gerlach et Meyl, 1957; *H. elongata* Gagarin, 1987; *H. gratiosa* Alekseev, 1983; *H. hazanensis* Mulvey, 1969; *H. keoladeoensis* Khan, Hussain, Sultana & Tahseen, 2005; *H. longicaudata* Gagarin, 1999; *H. longispiculata* Gagarin, Naumova, 2010; *H. niddensis* (Skwarra, 1921) Schneider, 1940; *H. obesa* Gagarin, Naumova, 2010; *H. optata* Alekseev, 1983; *H. sitnikovae* Gagarin, Naumova, 2010. Восемь видов зарегистрированы на территории России, из них четыре – в оз. Байкал (Алексеев, 1983; Andrassy, 2005; Coomans, Eyualem-Abebe, 2005; Гагарин, Наумова 2022; Nemys eds., 2022; WoRMS, 2022).

Род *Paratrilobus* представлен 11 валидными видами: *P. brevis* (Tsalolikhin, 1976), *P. delicatus* (Shoshin, 1988), *P. expugnator* (Tsalolikhin, 1976), *P. grandipapilloides* Micoletzky, 1922, *P. ponticus* Tsalolikhin, 1981, *P. rapis* Gagarin, 1991, *P. strenuus* (Gagarin, 1991), *P. ultimus* (Tsalolikhin, 1977), *P. granulosus* Gagarin, Naumova, 2011, *P. tankhoyensis* Naumova, Gagarin, 2020 и *P. aquaticus* Naumo-

va, Gagarin, 2020. Все представители рода пресноводные. Десять видов обнаружены в оз. Байкал на разных глубинах (Mulvey, 1969; Zullini, 2006; Andrassy, 2007; Naumova, Gagarin, 2020; Nemys eds., 2022).

Цель работы – описание обнаруженных в оз. Байкал новых для науки видов круглых червей из рассмотренных выше родов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы мейобентоса, собранные водолазами на глубине 20 м в оз. Байкал, зал. Тишиген (мористая часть о-ва Ольхон) (53°00'1371 с.ш., 106°57'1925 в.д.) 26 июня 2020 г. Грунт – светлый серо-голубой песок со щебенкой и слюдой. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Определение и промеры червей проводили с помощью микроскопа “Olympus CX-21” на подкрашенных красителем бенгальский розовый глицериновых препаратах, окантованных бесцветным лаком. Фотографии сделаны с помощью микроскопа “Nikon Eclipse 80i”, оборудованного принадлежностями для наблюдения методом DIC-контраста, цифровой камерой “Nikon DS-Fil” и ПК с программой NIS-Elements D 3.2 для анализа и документирования изображения с препаратов.

Таблица 1. Морфометрическая характеристика *Paratrilobus longisomus* sp. n. и *Hofmaenneria baikalensis* sp. n.

Признак	<i>Paratrilobus longisomus</i> sp. n.				<i>Hofmaenneria baikalensis</i> sp. n.				
	Голотип ♂	5♂♂		2♀♀	Голотип ♂	9♂♂		10♀♀	
		min–max	среднее			min–max	среднее	min–max	среднее
<i>L</i> , мкм	4826	4668–5180	4892	5010, 5338	1242	1072–1262	1208	1268–1411	1350
<i>a</i>	32	25–35	30	37, 26	23	20–30	24	22–29	25
<i>b</i>	4.6	4.5–4.8	4.6	4.5, 4.3	5.2	4.9–6.7	5.2	4.5–5.8	4.9
<i>c</i>	16.8	16.7–18.2	17.6	18.2, 17.8	8.5	7.6–8.5	8.0	7.9–8.8	8.4
<i>c'</i>	4.0	3.5–4.0	3.7	4.0, 3.3	4.3	4.1–5.3	4.7	4.4–5.3	4.9
<i>V</i> , %	—	—	—	48, 53	—	—	—	60–68	66
Ширина, мкм:									
области губ	56	51–56	54	62, 77	26	20–28	24	23–33	27
тела в его среднем отделе	150	142–188	165	133, 202	53	40–56	51	48–63	54
тела в области ануса или клоаки	72	72–79	75	68, 90	34	28–34	32	29–38	33
Длина, мкм:									
внешних губных щетинок	27	25–30	27	25, 34	14	12–15	14	14–17	16
фаринкса	1038	1000–1095	1059	1118, 1250	240	200–250	234	238–282	273
стомы	70	70–75	73	90, 91	—	—	—	—	—
хвоста	288	270–288	278	275, 300	147	140–162	151	150–172	160
спикул по дуге	97	97–102	100	—	68	57–70	64	—	—
рулька	37	37–40	38	—	10	10–15	13	—	—
супплементарного ряда	775	690–830	746	—	—	—	—	—	—
Расстояние, мкм:									
от фовеи амфид до переднего конца тела	—	—	—	—	24	17–25	23	25–29	27
от конца фаринкса до вульвы	—	—	—	1275, 1600	—	—	—	575–668	624
от конца фаринкса до клоаки	3500	3388–3825	3555	—	855	712–975	823	—	—
от вульвы до ануса	—	—	—	2342, 2188	—	—	—	270–328	293
Число супплементарных органов	6	5–6	6	—	—	—	—	—	—

“—” — данные отсутствуют.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Отряд Monhysterida Filipjev, 1929

Семейство Xyalidae Chitwood, 1951

Род *Hofmaenneria* Gerlach, Meyl, 1957

Hofmaenneria baikalensis Naumova, Gagarin sp. n.
(рис. 1, рис. 2).

Материал. Голотип ♂, инвентарный номер препарата 1766-1; паратипы: 9♂♂, 10♀♀. Препараты голотипа и паратипов хранятся в коллекции нематод Лимнологического института СО РАН (г. Иркутск, Россия)

Местонахождение. Россия, Восточная Сибирь, оз. Байкал, зал. Тишиген (мористая часть о-ва Ольхон), глубина 20 м, светлый серо-голубой песок со щебенкой и слюдой.

Описание. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 1.

Самцы. Тело сравнительно длинное и толстое. Передний конец тела сужен. Кутикула гладкая под световым микроскопом, толщиной ~1 мкм.

Соматические щетинки редкие и короткие, длиной 5–6 мкм. В полости тела многочисленные кристаллы. Внутренние губные сенсиллы рас-

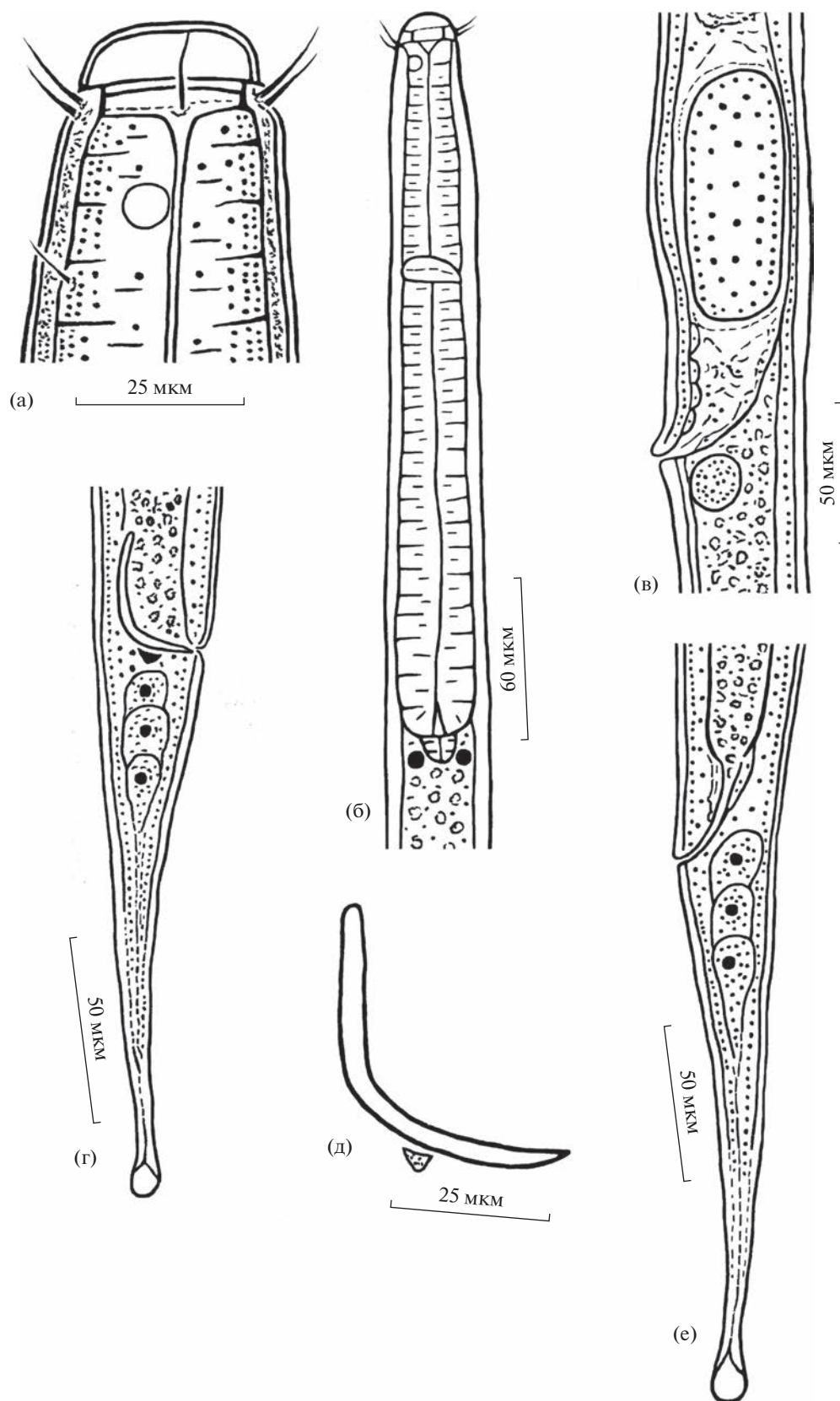


Рис. 1. *Hofmaenneria baikalensis* sp. n.: а — голова самца; б — передний конец самца; в — тело самки в области вульвы; г — задний конец тела самца; д — спикула и рулек; е — задний конец тела самки.

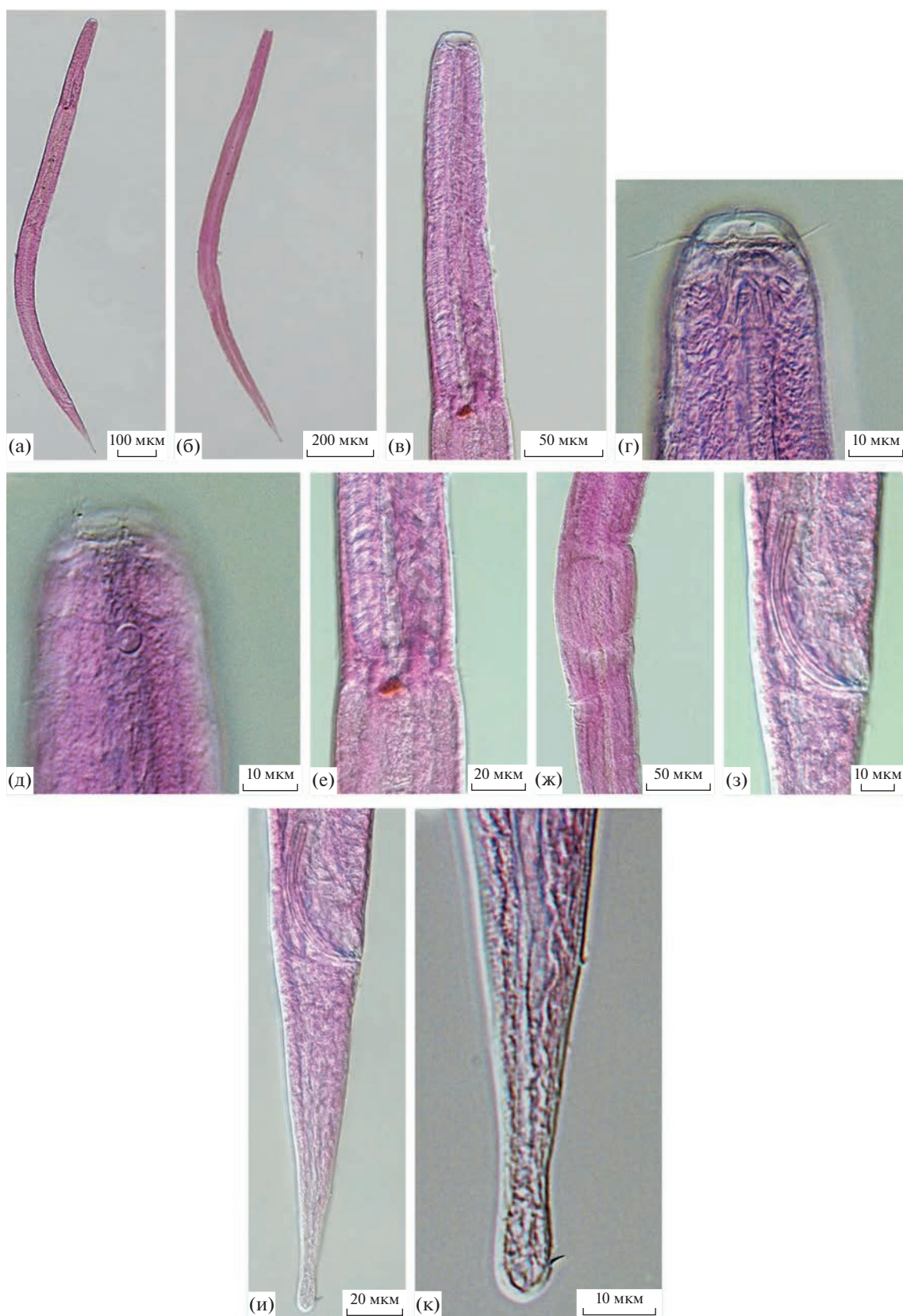


Рис. 2. Микрофотографии самца (а, в, г, е, з, и) и самки (б, д, ж, к) *Hofmanneria baikalensis* sp. n.: а, б — общий вид; в — передний конец тела; г, д — голова; е — тело в области кардия; ж — тело в области вульвы; з — тело в области клоаки; и, к — хвост.

смотреть не удалось. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок. Длина внешних губных щетинок 12–15 мкм, головных щетинок — 7–10 мкм. Имеется шейная щетинка длиной 5–7 мкм. Область губ слегка обособлена от тела. Хейлостома обширная. Фарингостома узкая, шириной 16–19 мкм. Фовеи амфид в форме круга диаметром 7–8 мкм (21–25% ширины тела на данном уровне) и расположены на расстоянии 17–25 мкм от переднего конца тела. Фаринкс мускулистый, в форме цилиндра, только немного расширяется к своему основанию. Кардий маленький, вдаётся в просвет средней кишки. Вокруг кардия расположены три сравнительно мелкие овальные железы. Ренетту, ее протоки и экскреторную пору разглядеть не удалось.

Семенник один, прямой, расположен с правой стороны от средней кишки. Спиккулы тонкие, изогнуты вентрально, без головок. Их длина 57–70 мкм, что в 1.8–2.2 раза больше диаметра тела в области клоака. Рулек маленький, треугольный, длиной 10–15 мкм.

Преклоакальные супплементарные органы отсутствуют. Хвост стройный, удлинённо-конический, постепенно сужается к своему конусу. Субтерминальные щетинки отсутствуют. Каудальные железы и спиннерета имеются.

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего отдела тела как у самцов. Кутикула гладкая под световым микроскопом. Соматические щетинки редкие и короткие, длиной 6–8 мкм. Кристаллы в полости тела многочисленные. Область губ обособлена от остального тела. Внутренние губные сенсиллы не выявлены. Шесть внешних губных сенсилл в форме тонких щетинок длиной 14–17 мкм. Четыре головные сенсиллы в форме щетинок длиной 8–10 мкм. Шейная щетинка длиной 5–7 мкм. Хейлостома обширная. Фарингостома узкая. Фовеи амфидов в форме круга диаметром 4–5 мкм, они расположены на расстоянии 25–29 мкм от переднего конца тела. Фаринкс мускулистый, цилиндрический, слегка расширяется к своему основанию. Кардий маленький, вдаётся в просвет средней кишки. Вокруг кардия расположены три мелкие овальные железы. Длина ректума меньше диаметра тела в области ануса.

Половая система монодельфная, продельфная. Яичник сравнительно длинный, расположен справа от средней кишки. Вульва постэкваториальная, в форме поперечной щели. Губы вульвы не кутикулизованы. Вагина короткая, с тонкими стенками, наклонена к заднему концу тела. Матка обширная, заполнена многочисленными сперматозоидами. У шести самок в матке имелось по одному яйцу размером 82–97 × 40–52 мкм. Мешок задней матки отсутствует. Поствульвар-

ная железистая клетка имеется. Хвост стройный, удлинённо-конический, постепенно сужается к своему концу. Субтерминальные щетинки отсутствуют. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

Дифференциальный диагноз. Новый вид по размерам тела близок к *H. niddensis*, *H. keoladeoensis* и *H. sitnikovae*. От всех трех видов отличается наличием кристаллов в полости тела и трех прекардиальных желез. Кроме того, от *H. niddensis* новый вид отличается относительно более толстым телом ($a = 20\text{--}30$ vs $a = 35\text{--}44$ у *H. niddensis*), более коротким и менее стройным хвостом ($c = 7.6\text{--}8.8$, $c' = 4.1\text{--}5.3$ vs $c = 4.5\text{--}6.1$, $c' = 8.3\text{--}9.7$ у *H. niddensis*), ближе к переднему концу тела расположенными фовеями амфидов (на расстоянии примерно равном ширине области губ vs на расстоянии в 1.6–1.9 раз превышающем ширину области губ у *H. niddensis*) и более длинными спиккулами (их длина 57–70 vs 36 мкм у *H. niddensis* (Gerlach, Meyl, 1957; Gerlach, Riemann, 1973; Skwarra, 1921)). От *H. keoladeoensis* новый вид отличается относительно более толстым телом ($a = 20\text{--}30$ vs $a = 43\text{--}57$ у *H. keoladeoensis*), менее стройным хвостом ($c' = 4.1\text{--}5.3$ vs $c' = 6.5\text{--}11.3$ у *H. keoladeoensis*), более длинными внешними губными щетинками (их длина 12–17 vs 9–10 мкм *H. keoladeoensis*), ближе к переднему концу тела расположенными фовеями амфид (на расстоянии примерно равном диаметру области губ vs на расстоянии в 1.5–2.0 раза превышающее диаметр области губ у *H. keoladeoensis*) и более длинными спиккулами (их длина 57–70 vs 23–25 мкм у *H. keoladeoensis*) (Khan et al., 2005). От *H. sitnikovae* новый вид отличается более длинными внешними губными щетинками (их длина 12–17 vs 6–7 мкм у *H. sitnikovae*) и более длинными спиккулами (их длина 57–70 vs 45–50 мкм у *H. sitnikovae*).

Этимология. Видовое название означает “байкальский”, “из оз. Байкал”.

Отряд Triplonchida Cobb, 1920

Семейство Tobrilidae Filipjev, 1918

Род *Paratrilobus* Micoletzky, 1922

Paratrilobus longisomus sp. n. (рис. 3, рис. 4).

Материал. Голотип ♂, инвентарный номер препарата 1711-2; паратипы: 5♂♂, 2♀♀. Препараты голотипа и паратипов хранятся в коллекции нематод Лимнологического института СО РАН (г. Иркутск, Россия).

Местонахождение. Россия, Восточная Сибирь, оз. Байкал, зал. Тишиген (мористая часть о-ва Ольхон), глубина 20 м, светлый серо-голубой песок со щебенкой и слюдой.

Описание. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 1.

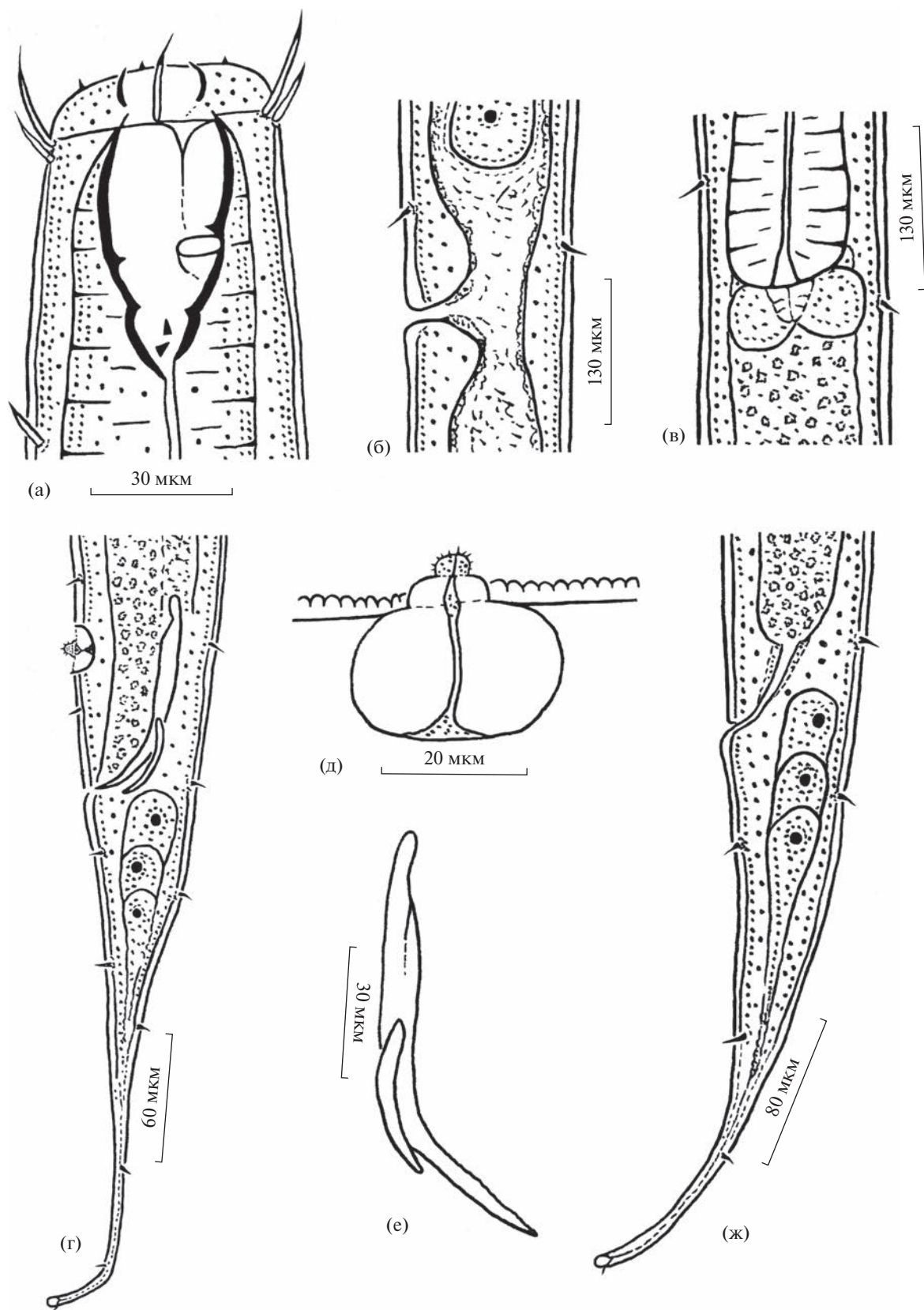


Рис. 3. *Paratrilobus longisomus* sp. n.: а – голова самца; б – тело самки в области вульвы; в – тело самца в области кардия; г – задний конец тела самки; д – супплемент; е – спикула и рулек; ж – задний конец тела самки.



Рис. 4. Микрофотографии самца (а, в, г, ж, з, и, л) и самки (б, д, е, к) *Paratrilobus longisomus* sp. n.: а, б — общий вид; в — передний конец тела; г, д — голова; е — тело в области вульвы; ж — тело в области клоаки; з — супплементы; и, к — хвост; л — терминус хвоста.

Самцы. Тело сравнительно крупное и толстое. Передний конец тела сужен. Кутикула кольчатая, толщиной 3 мкм. Соматические щетинки редкие и короткие, длиной 8–10 мкм. Кристаллы в полости тела отсутствуют. Губы хорошо развиты. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл в форме гладких (не членистых) щетинок, длиной 25–30 мкм, что равно 45–55% ширины области губ. Четыре головные щетинки длиной 15–17 мкм. Хейлостома сравнительно маленькая. Фарингостома в форме вытянутого бокала. Длина стомы 70–75 мкм, ширина — 31–37 мкм. В основании фарингостомы находятся два мелких остроконечных онха. Фовеи амфидов карманообразные, расположены на уровне задней половины стомы. Фаринкс мускулистый, равноутолщен по всей длине. Кардий маленький. Кардиальные железы крупные, овальные.

Семенники парные, расположены слева от средней кишки. Спикулы стройные, изогнуты вентрально, с рукоятками. Длина спикул 97–102 мкм, что в 1.3–1.4 раза больше диаметра тела в области клоаки. Рулек в форме изогнутой пластинки, длиной 37–40 мкм. Перед клоакой пять-шесть супплементарных органов. Супплементы ежвидные, плечики и шапочка сравнительно маленького размера. Супплементы довольно сильно вдаются в полость тела. Хвост стройный, длинный, оканчивается коротким тонким отделом. Субтерминальные щетинки имеются. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего отдела тела как у самцов. Кутикула кольчатая. Соматические щетинки редкие и короткие. Кристаллы в полости тела отсутствуют. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл. Внешние губные сенсиллы и головные сенсиллы в форме щетинок. Длина внешних губных щетинок 25–34 мкм, головных щетинок — 13–15 мкм. Хейлостома мелкая. Фарингостома в форме удлинённого бокала, с сильно кутикулизованными стенками. В основании стомы находятся два мелких онха. Длина фарингостомы 90–91 мкм, ширина 37–40 мкм. Фовеи амфидов расположены на уровне задней половины стомы. Длина ректума примерно равна диаметру тела в области ануса.

Половая система дидельфная, амфидельфная. Яичники расположены слева от средней кишки. Вульва в форме продольной щели, расположена примерно в середине тела. Вагина сравнительно короткая, прямая, со сравнительно толстыми стенками. Матка обширная, заполнена многочисленными сперматозоидами. Задний мешок матки и поствульварная клетка не обнаружены. Хвост стройный, длинный. Задний конец хвоста тонкий, хлыстовидный. Субтерминальная щетинка

на кончике хвоста имеется. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

Дифференциальный диагноз. В настоящее время в состав рода *Paratrilobus* Micoletzky, 1922 входят 11 валидных видов (Andrássy, 2007; Naumova, Gagarin, 2020). Новый вид по размерам тела ближе всего к *P. expugnator* (Tsalolikhin, 1976), обнаруженному в оз. Байкал (Цалолихин, 1976) и *P. rapis*, описанному только по самкам из оз. Таймыр (Восточная Сибирь, Россия) (Гагарин, 1991). От первого вида новый вид отличается более коротким и менее стройным хвостом ($c = 16.7–18.2$, $c' = 3.5–4.0$ vs $c = 8.2–10.4$, $c' = 7.5$ у *P. expugnator*), более длинными спикулами (их длина равна 97–102 vs 90 мкм у *P. expugnator*) и наличием субтерминальной щетинки на кончике хвоста (у *P. expugnator* эта щетинка отсутствует) (Цалолихин, 1976). От *P. rapis* новый вид отличается относительно более коротким и менее стройным хвостом ($c = 16.7–18.2$, $c' = 3.5–4.0$ vs $c = 11.0–13.3$, $c' = 4.1–4.3$ у *P. rapis*) и наличием субтерминальной щетинки на кончике хвоста (Гагарин, 1991).

Этимология. Видовое название означает “длиннотелый”, “с длинным телом”.

Выводы. Описаны два новых для науки вида нематод, обитающих в оз. Байкал. Морфологически *Hofmaenneria baikalensis* sp. n. близок к *H. niddensis*, *H. keoladeoensis* и *H. sitnikovae*, а *Paratrilobus longisomus* sp. n. наиболее близок к *P. expugnator* и *P. rapis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь при фотографировании препаратов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (темы 121032300180-7 и 121051100109-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.М. 1983. Систематическое положение рода *Hofmaenneria* (Nematoda, Monhysterida) и два новых вида этого рода из озера Ханка // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 11. С. 1605.
- Гагарин В.Г. 1991. Нематоды семейства Tobrilidae (Enoplida) из водоемов Заполярья // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 9. С. 11.
- Гагарин В.Г., Наумова Т.В. 2022. Обзор рода *Hofmaenneria* Gerlach, Meyl, 1957 (Nematoda, Monhysterida) // Амурский зоол. журн. Т. 14. № 1. С. 131. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-1-131-138>
- Цалолихин С.Я. 1976. Новые виды байкальских нематод отряда Enoplida // Зоол. журн. Т. 55. № 3. С. 346.

- Andrássy I. 2005. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda, errantia). V. 1. Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences. Budapest.
- Andrássy I. 2007. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda Errantia). V. 2. Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences. Budapest.
- Coomans A., Eyualet-Abebe. 2005. Order Monhysterida // Freshwater nematodes: Ecology and Taxonomy. Wallingford: CABI Publishing. P. 574.
- Gerlach S.A., Meyl A.H. 1957. Freilebenden Nematoden aus dem Ohrid See // Beaufortia series of Miscellaneous Publication // Zoological Museum of Amsterdam. Bd 5(59). S. 157.
- Gerlach S.A., Riemann F. 1973. The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes. Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Suppl. 4. P. 1.
- Khan R., Husain A., Sultana R., Tahseen Q. 2005. Description of two new Monhysterida species (Nematoda) from Keoladeo Natural Park, Rajasthan, India // Nematol. Mediterranean. V. 33. P. 67.
- Mulvey R.H. 1969. Soil-inhabiting nematodes of the orders Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida and Monhysterida from the Canadian high Arctic // Can. J. Zool. V. 47. P. 365.
- Naumova T.V., Gagarin V.G. 2020. Two new nematode species of the genus *Paratrilobus* Micoletzky, 1922 (Nematoda, Triplonchida) from the water area of Lake Baikal (Russia) // European J. Taxon. V. 723. P. 159. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.723.1151>
- Nemys eds. 2022. Nemys: World Database of Nematodes. *Hofmaenneria* Gerlach & Meyl, 1957. Accessed at: <https://nemys.ugent.be/aphia.php?p=taxdetails&id=582940> on 2022-10-13
- Skwarra E. 1921. Diagnosen neuer freilebender Nematoden Ostpreussens // Zoologischer Anzeiger. V. 53. № 1. P. 66.
- WoRMS Editorial Board 2022. World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2022-10-13. <https://doi.org/10.14284/170>
- Zullini A. 2006. Order Triplonchida // Freshwater nematodes // Ecol. and Taxon. Wallingford: CABI-Publishing. P. 293.

***Hofmaenneria baikalensis* sp. n. and *Paratrilobus longisomus* sp. n. (Nematoda) from Lake Baikal**

T. V. Naumova¹, * and V. G. Gagarin², **

¹*Limnological Institute Siberian Branch of 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

Illustrated descriptions of two new species of free-living nematodes *Hofmaenneria baikalensis* sp. n. and *Paratrilobus longisomus* sp. n. found in the Lake Baikal (Russia) are given. *Hofmaenneria baikalensis* sp. n. is close to *H. keoladeoensis* Khan et al., 2005, *H. niddensis* (Skwarra, 1921) Schneider, 1940 and *H. sitnikovae* Gagarin, Naumova, 2010. It differs from these three species in a presence of crystals in the body cavity and presence of three oval cardial glands. *Paratrilobus longisomus* sp. n. is close in the body size to *P. expugnator* (Tsalolichin, 1976) and *P. rapis* Gagarin, 1991 but it has a relatively shorter and slenderer tail and presence of subterminal seta at the tail end.

Keywords: new species, free-living nematodes, systematic, morphology

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.3-14:597.1/.5:597-115

СТРУКТУРА ФЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И СИСТЕМАТИКА ЯЗЕЙ *Leuciscus idus* (Cypriniformes, Cyprinidae) ВОДОЕМОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

© 2023 г. А. В. Кожара^{a, b, *}, А. С. Маврин^a, Е. Е. Слынько^{a, c}, А. Н. Мироновский^d

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

^bЛаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

^cРоссийский биотехнологический университет, Москва, Россия

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

*e-mail: akozhara@mail.ru

Поступила в редакцию 26.09.2022 г.

После доработки 16.01.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Методами популяционной морфологии изучена структура фенетического разнообразия язя *Leuciscus idus* (L.) на территории Российской Федерации и некоторых сопредельных стран. Используются собственные коллекционные и литературные данные по счетным признакам внешней морфологии и осевого скелета, а также формуле глоточных зубов. Основные признаки, вносящие вклад в межпопуляционную дифференциацию — число чешуй в боковой линии, общее число позвонков и число позвонков в отделах позвоночника. Показано, что тесная положительная корреляция первых двух признаков с географической широтой мест обитания связана, в первую очередь, не с прямым воздействием физических факторов, функционально зависящих от широты, а со спецификой формообразования в речных бассейнах и проникновением на север эволюционно более продвинутых форм. Полученные результаты обсуждаются в свете эволюционных тенденций в подсемействе ельцовых и позволяют поставить вопрос о таксономической ревизии этого вида в его современном объеме и выделении туркестанского язя *L. idus oxianus* в качестве самостоятельного вида.

Ключевые слова: пресноводные рыбы, Cyprinidae, Leuciscinae, меристические признаки, внутривидовая изменчивость, структура вида, систематика, формообразование, эволюция

DOI: 10.31857/S0320965223040149, **EDN:** RZXJXB

ВВЕДЕНИЕ

Язь *Leuciscus idus* (L., 1758) — широко распространенный массовый вид подсемейства ельцовых (Leuciscinae) семейства карповых (Cyprinidae). Его природный ареал простирается от бассейнов низовья р. Луары и р. Сены на восток до бассейна р. Лены включительно (Берг, 1949; Атлас..., 2003; Kottelat, Freyhof, 2007). В южной Европе язь отсутствует, в понто-каспийском бассейне распространен от р. Дуная до р. Эмбы, ис-

ключая реки и озера Кавказа. В Азии обитает в реках и озерах ледовитоморского бассейна и, кроме того, в бессточных водоемах Казахстана и Средней Азии, включая бассейн Аральского моря и реки, исторически к нему принадлежащие (Сарысу, Чу). Эта сравнительно крупная бентопелагическая рыба — типичный лимнофил, обитатель равнинных рек и умеренно эвтрофированных озер. Встречается также в распресненных частях акваторий внутренних морей, где местами склонен к факультативной анадромии (Атлас..., 2003; Kottelat, Freyhof, 2007; Rohtla et al., 2020). В ряде речных бассейнов, в особенности за Уралом, имеет промысловое значение.

В составе вида *L. idus* выделяют два подвида: обыкновенный язь *L. idus idus* (L.) и туркестанский язь *L. idus oxianus* (Kessler, 1877), обитающий в бассейне Аральского моря и бывших притоков р. Сырдарьи рек Сарысу и Чу. Основным отличительный признак последнего — более крупная чешуя

Сокращения: СФР — структура фенетического разнообразия; *A* — число ветвистых лучей в анальном плавнике; *D* — число ветвистых лучей в спинном плавнике; *D. ph1* — число глоточных зубов первого ряда; *D. ph2* — число глоточных зубов второго ряда; *ll* — число перфорированных чешуй в боковой линии; *sp.br.* — число тычинок на первой жаберной дуге; *V_a* — число грудных позвонков (вместе с себеровскими); *V_i* — число переходных позвонков; (*V_{a+i}*) — число туловищных позвонков; *V_c* — число хвостовых позвонков (включая преуральные); *V_t* — общее число позвонков; *L* — географическая широта.

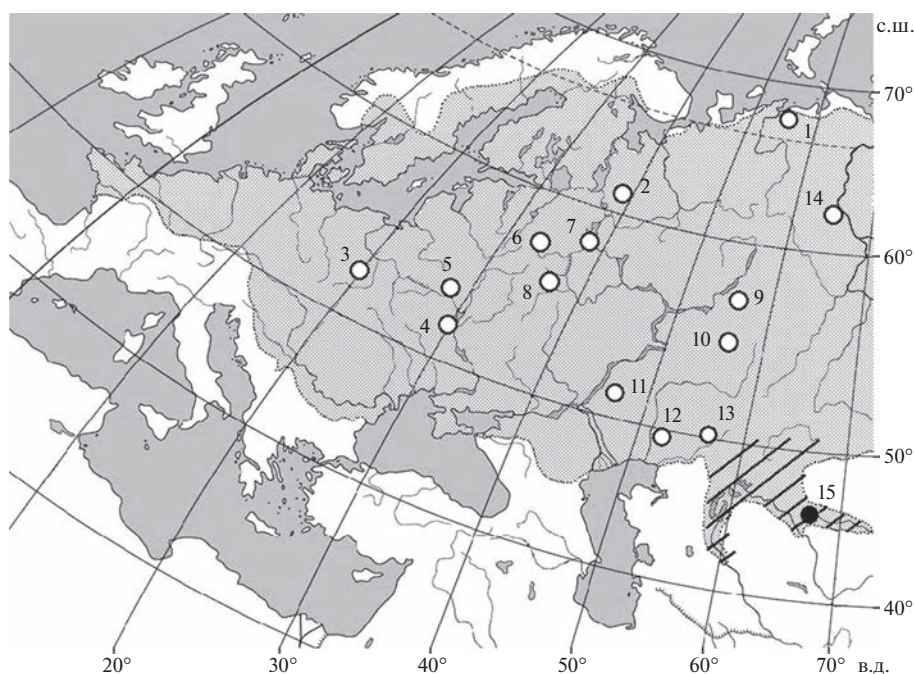


Рис. 1. Ареал язя (дан пунктирной линией с заливкой) по совокупности литературных данных и места сбора материала (1–15, описание в табл. 1). Штриховкой выделен ареал туркестанского язя. ○ — обыкновенный язь, ● — туркестанский язь.

(// обычно 52–55 против 55–61 у типичной формы) (Никольский, 1940; Берг, 1949). Внутривидовая изменчивость язя почти не изучена. Масштабного популяционно-морфологического исследования этого вида до сих пор не проводили. Все выполненные к настоящему моменту работы носят локальный либо региональный характер, затрагивая лишь отдельные речные бассейны (Козьмин, 1958; Шапошникова, 1964; Мовчан, Смирнов, 1981; Митрофанов и др., 1987; Промоторова, 2019).

Одна из причин, препятствовавшая анализу СФР язя во всем ареале или в значительной его части, — ограниченный набор легкодоступных для изучения морфологических признаков, которые традиционно сводили к нескольким наружным счетным признакам и набору промеров, относенных к длине тела и длине головы. Число позвонков, не говоря уже о распределении позвонков по отделам позвоночника, использовали значительно реже. Другая причина заключается в невозможности сопоставить данные разных авторов, которые нередко применяют разные методики подсчетов, не указывая, какие именно.

Цель работы — проанализировать СФР язя в пределах России и сопредельных стран по более широкому набору признаков, выявить основные тенденции его географической и экологической изменчивости и оценить их значение для систематики данного полиморфного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили полевые сборы язя в период с 1980 по 2021 гг. из водоемов Российской Федерации, Казахстана, Украины, Белоруссии и Польши (табл. 1, рис. 1). Обработано 15 выборок язя из РФ, Польши, Украины, Белоруссии и Казахстана. Всего 374 экз. Материал взят из бассейнов рек Висла, Днепр, Онега, Волга, Обь и бессточных водоемов Казахстана в широтном диапазоне от 44.3° с.ш. до 68.3° с.ш. Взрослых особей отлавливали ставными сетями, неводами различной длины и удочкой. Анализировали счетные признаки — наружные и остеологические. После выполнения измерений и подсчетов на свежем материале и последующей обработки рыб горячей водой кости черепа и осевые скелеты очищали от мягких тканей, тщательно промывали в теплой воде и высушивали. Оценивали следующие наружные и остеологические признаки: число ветвистых лучей в спинном плавнике, число ветвистых лучей в анальном плавнике, число перфорированных чешуй в боковой линии, число жаберных тычинок на первой жаберной дуге, число грудных позвонков, число переходных позвонков, число туловищных позвонков, число хвостовых позвонков, общее число позвонков, а также число глоточных зубов первого и второго ряда.

Два последних ветвистых луча в плавниках, опирающиеся на один птериigioфор, считали за один луч. Наружные счетные признаки подсчи-

Таблица 1. Статистические характеристики изменчивости наружных счетных признаков и признаков осевого скелета обыкновенного язя

Номер	Водный объект	Год	n	L° с.ш.	D	A	II	V_a	V_i	V_c	V_t
1	р. Печора, дельта	2003	13	68.3	8.00 ± 0.00 8	10.33 ± 0.21 10-11	58.17 ± 0.40 57-59	22.85 ± 0.19 18-20	3.31 ± 0.13 3-4	20.23 ± 0.20 16-18	46.31 ± 0.21 45-47
2	оз. Воже	2003	33	60.5	8.00 ± 0.00 8	9.88 ± 0.07 9-11	58.09 ± 0.26 53-60	22.61 ± 0.12 17-20	3.33 ± 0.10 2-4	20.33 ± 0.12 15-19	46.27 ± 0.13 45-48
3	Реки Срыва Права и Джевичка (бассейн р. Висла, Польша)	1997	11	52.0	8.00 ± 0.0 8	9.90 ± 0.18 9-11	56.92 ± 0.84 51-60	21.91 ± 0.09 17-18	3.45 ± 0.16 3-4	20.09 ± 0.09 17-18	45.45 ± 0.21 45-47
4	Киевское вдхр. (Украина)	1988	10	50.7	8.00 ± 0.00 8	9.90 ± 0.10 9-10	57.36 ± 0.28 56-59	22.00 ± 0.21 17-19	2.80 ± 0.29 2-5	21.10 ± 0.18 17-19	45.90 ± 0.10 45-46
5	р. Припять у г. Мозыря (Белоруссия)	1991	12	52.1	—	—	—	22.33 ± 0.14 18-19	3.00 ± 0.12 2-4	20.33 ± 0.14 17-18	45.67 ± 0.14 45-46
6	оз. Селигер	1990	17	57.2	8.00 ± 0.00 8	10.00 ± 0.09 9-11	57.13 ± 0.63 53-64	22.65 ± 0.12 18-19	2.88 ± 0.12 2-4	20.47 ± 0.15 17-19	46.00 ± 0.12 45-47
7	Рыбинское вдхр.	1980–1989	53	58.1	8.00 ± 0.03 7-9	9.98 ± 0.07 9-12	57.60 ± 0.23 54-61	22.32 ± 0.09 17-20	3.13 ± 0.11 1-5	20.23 ± 0.09 16-19	45.66 ± 0.09 44-47
8	Можайское вдхр.	1989	26	55.5	7.92 ± 0.05 7-8	9.96 ± 0.04 9-10	56.42 ± 0.38 53-60	22.27 ± 0.15 17-20	2.73 ± 0.12 2-4	20.38 ± 0.10 17-18	45.38 ± 0.12 44-46
9	Воткинское вдхр.	1990	45	57.3	8.00 ± 0.00 8	10.09 ± 0.07 9-11	—	22.18 ± 0.07 17-19	2.60 ± 0.08 2-4	20.80 ± 0.09 16-19	45.60 ± 0.09 44-47
10	р. Уфа	1990	20	54.8	8.00 ± 0.00 8	10.05 ± 0.09 9-11	—	22.50 ± 0.15 17-20	2.80 ± 0.14 2-4	20.45 ± 0.11 17-18	45.75 ± 0.12 45-47
11	Волгоградское вдхр. у пос. Луговая Пролейка	1990	38	49.3	8.11 ± 0.05 8-9	10.17 ± 0.10 9-12	57.46 ± 0.30 54-61	22.05 ± 0.10 17-19	2.50 ± 0.08 2-3	20.97 ± 0.10 17-19	45.50 ± 0.10 44-47
12	р. Урал, низовье	1984–1991	10	49.0	8.00 ± 0.00 8	10.20 ± 0.13 10-11	57.10 ± 0.64 53-61	21.70 ± 0.15 17-18	3.10 ± 0.10 3-4	20.20 ± 0.13 17-18	45.00 ± 0.15 44-46
13	р. Сагиз (Казахстан)	1989	58	47.9	8.00 ± 0.00 8	9.98 ± 0.05 9-11	56.64 ± 0.24 52-60	22.00 ± 0.07 17-19	3.19 ± 0.07 2-4	19.66 ± 0.08 16-18	44.83 ± 0.09 43-46
14	р. Обь ниже пос. Приобье	2021	17	62.8	8.00 ± 0.00 8	10.06 ± 0.10 9-11	57.94 ± 0.56 54-67	22.41 ± 0.15 17-19	3.35 ± 0.17 2-5	19.82 ± 0.13 16-18	45.59 ± 0.15 45-47
15	р. Чу (Казахстан)	2018	11	44.3	8.00 ± 0.00 8	9.64 ± 0.20 9-11	53.36 ± 0.28 51-56	20.55 ± 0.16 16-17	3.55 ± 0.16 3-4	19.27 ± 0.14 16-17	43.36 ± 0.15 43-44

Примечание. n — число рыб, над чертой — выборочные средние и стандартные ошибки, под чертой — пределы колебаний, “—” — данные отсутствуют.

тивали операторы: А.Н. Касьянов (№ 1, 2, 4–13, см. табл. 1) и А.В. Кожара (№ 3, 14, 15). Грудными позвонками названы позвонки, несущие ребра и короткие парапофизы, сочлененные с телом позвонка, в отличие от переходных позвонков, расположенных в задней части туловищного отдела и несущих удлинённые парапофизы, сросшиеся с телами позвонков (Яковлев и др., 1981; Яковлев, Изюмов, 1982). Для грудных позвонков эти авторы использовали термин “собственно туловищные”. На наш взгляд, термин “грудные” предпочтительнее, так как он не требует уточнения, выделяющего эти позвонки из всего множества туловищных (prescaudal), к которому относятся и грудные, и переходные позвонки.

Координаты мест лова определяли при помощи картографического сервиса Яндекс. В случае составных выборок, взятых из нескольких географически близких мест лова, использовали усредненные значения широты. Статистическую обработку данных, включая расчет средних и ошибок выборочных распределений, корреляционный и регрессионный анализ, выполняли в программном пакете Statistica 6.0. Проверку распределений на нормальность осуществляли при помощи критерия Колмогорова–Смирнова в модификации Лиллиефорса. Сравнение выборок проводили по t -критерию Стьюдента, а в случае значимых ($p < 0.05$) отклонений от нормальности – по критерию Манна–Уитни. Для визуализации СФР использовали двумерные графики.

Для сравнения использовали также литературные данные. Средние значения признаков D , A , ll , $И$, V_{a+i} и V_c , язя, полученные нами, сопоставляли со значениями, взятыми из публикаций. Сравнение носило в основном качественный характер и затрагивало, главным образом, диапазоны изменчивости каждого из признаков по литературным данным.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Статистические характеристики исследованных признаков язя представлены в табл. 1. Выборочные средние D , по нашим данным, колеблются от 7.92 ± 0.05 (Можайское водохранилище) до 8.11 ± 0.05 (Волгоградское водохранилище), незначительно отклоняясь от целого числа. При этом в большинстве случаев в выборках представлен единственный численный вариант – 8. В анальном плавнике разброс значений числа ветвистых лучей выше, чем в спинном, – от 9.64 ± 0.20 (р. Чу, Казахстан) до 10.33 ± 0.21 (р. Печора), но и в этом случае прослеживается явное тяготение к ближайшему целому – 10. Подавляющее большинство выборочных средних по этому признаку сосредоточено в сравнительно узком интервале 9.88–10.20, и только выборки из рек Чу и Печоры располагаются несколько особняком,

хотя их отличия от большинства остальных статистически незначимы.

Колебания выборочных средних D и A в целом вполне сопоставимы с диапазонами величин, содержащихся в опубликованных работах по язю водоемов Евразии, если не принимать во внимание возможные опечатки или же явные расхождения в методике подсчета. Например, в некоторых публикациях (Меньшиков, 1929; Карасев, 1987; Митрофанов и др., 1987) число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках по сравнению с видовой нормой увеличено на единицу (9 и 11 соответственно), что, по-видимому, указывает на учет двух последних лучей, опирающихся на один птеригиофор, как самостоятельных счетных элементов. В других случаях (Шапошникова, 1964; Промоторова, 2019) D и/или A увеличены на число, близкое к 0.5. С высокой вероятностью можно предположить, что авторы следовали рекомендации Правдина (1939), поддерживаемой и современными европейскими систематиками (Kottelat, Freyhof, 2007), обозначать такие два луча на одном общем птеригиофоре как $1\frac{1}{2}$ и включали дробную часть в итоговое выборочное среднее. Жесткая канализованность значений обоих признаков, отмеченная нами и зафиксированная в подавляющем числе публикаций, делает крайне маловероятными альтернативные трактовки.

Туркестанского язя, как следует из сказанного выше, в этой ситуации нужно рассматривать отдельно. Кесслер (1877) ошибочно описал язей, полученных им из разных участков бассейна р. Амударьи как два разных вида: *Squalius oxianus* (2 экз.) и *Idus oxianus* (3 экз.) (см. обсуждение синонимии у Берга (1905)). Для *Squalius oxianus* Кесслер указывает единственное значение $A = 9$ (т.е. по 9 ветвистых лучей у обеих рыб), а для *Idus oxianus* – варианты 9–10, т.е. у одной из трех рыб 9 лучей, а у двух – 10, либо наоборот. Берг (1912) дополнительно приводит счетные признаки для 17 экз. *L. idus oxianus* из музейных коллекций. Объединяя все эти данные, получаем по 22 экз. (с учетом указанных выше вариантов) A от 9.68 ± 0.12 до 9.73 ± 0.12 . Если же ограничиться только бассейнами рек Амударьи и Сырдарьи, исключив 4 экз. из верховьев р. Сарысу на крайнем северо-востоке ареала туркестанского язя, то получим для оставшихся 18 рыб A от 9.55 ± 0.12 до 9.61 ± 0.12 . Это даже меньше, чем по нашим данным, и указывает на несколько более низкие значения A у *L. idus oxianus*, чем у типичной формы. Однако И.А. Пивнев (1963) для 44 язей из р. Чу, отловленных в 1958 г. близ пос. Фурмановка (ныне Мойынкум), приводит значение $A = 9.98 \pm 0.05$, что требует проверки на дополнительном материале.

Наибольший интерес представляет географическая изменчивость числа чешуй в боковой линии язя, поскольку именно по этому признаку

выявлена существенная внутривидовая подразделенность и выделен подвида туркестанский язык *L. idus oxianus*. У туркестанского языка из р. Чу $l = 53.36 \pm 0.20$, что вполне соответствует диагнозу этого подвида. В остальных исследованных нами выборках это значение колеблется от 56.42 ± 0.38 (Можайское водохранилище) до 58.17 ± 0.4 (р. Печора). Соответствующий диапазон для массива литературных данных по типичному языку значительно шире, его нижняя граница достигает 54.6 для р. Чаган, притока р. Урал (Шапошникова, 1964), верхняя — 60.4 для низовьев р. Иртыш (Шерышова, Ефимов, 2014).

Важная особенность l , как и других полимерных признаков, связанных с сегментацией тела рыб, — зависимость от географической широты, обусловленная, как считается, влиянием температуры, с которой связан темп индивидуального развития рыб (Hubbs, 1922; Татарко, 1968; Кожара и др., 1996; Смирнов и др., 2006; Левин, 2011). В связи с этим необходимо рассмотреть различия исследованных выборок с учетом L . Зависимость l языка от L показана на рис. 2а. Из графика видно, что в выборках обыкновенного языка число чешуй медленно возрастает с юга на север при визуальном линейном характере связи ($l = 0.062L + 53.91$; $r = 0.703$, $p < 0.016$). При столь пологом градиенте увеличение/уменьшение l всего на единицу соответствует смещению вдоль меридиана на 16° . Туркестанский язык занимает обособленное положение, располагаясь значительно ниже (на три с лишним единицы) линии регрессии, рассчитанной для обыкновенного языка.

Сходная картина выявляется и при анализе широтной зависимости общего числа позвонков (рис. 2б). Выборки типичного языка образуют облако, вытянутое вдоль оси абсцисс с небольшим уклоном в сторону низких широт ($V = 0.050L + 42.86$; $r = 0.701$, $p < 0.005$). Колебания V в этой группе варьируют от 44.83 ± 0.09 (р. Сагиз) до 46.31 ± 0.21 (р. Печора). Как и в случае числа чешуй в боковой линии, язык из р. Чу с его $V = 43.36 \pm 0.15$ стоит особняком, почти на два позвонка отклоняясь от значения, предсказанного регрессией для типичного языка на этой широте. Данные по V типичного языка в целом также согласуются с литературными. Как исключение следует указать значения 42.7 ± 0.36 для р. Дуная у г. Вилково (Мовчан, Смирнов, 1981), 43.62 ± 0.15 для бассейна р. Вилкой (Кириллов, 1972) и 47.0 ± 0.21 в Кременчугском водохранилище (Бруенко и др., 1974). Эти значения резко отличаются от полученных нами и объясняются, по-видимому, иной методикой подсчета и/или разного рода ошибками при подготовке и наборе статей. Остальные известные нам данные варьируют в диапазоне от 44.9 (43–46) в р. Чаган (Шапошникова, 1964) до 46.2 ± 0.56 в нижнем течении р. Иртыш (Промоторова, 2019), весьма близком к найденному нами.

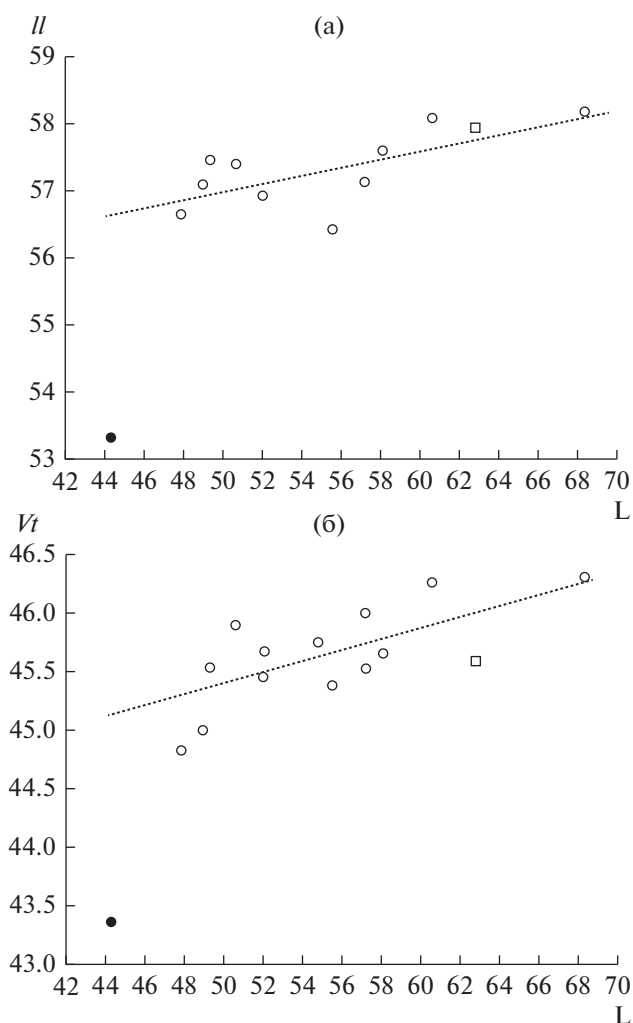


Рис. 2. Число чешуй в боковой линии (а) и число позвонков (б) в выборках языка в зависимости от географической широты. $\circ$ — обыкновенный язык (Европа и Казахстан), $\square$ — обыкновенный язык (бассейн р. Оби), $\bullet$ — туркестанский язык. Пунктирной линией дана прямая регрессии.

Литературные данные по числу позвонков у туркестанского языка чрезвычайно скудны. Выборочные средние по этому признаку не приводятся ни в одном из источников. И.А. Пивнев (1963), ссылаясь на работу В.И. Ерещенко (1956), указывает в сводной таблице для языка из р. Сарысу значение 40.84, тогда как сам В.И. Ерещенко в упомянутой статье дает лишь пределы варьирования признака (39–43) и модальные варианты (40–41). Для р. Чу И.А. Пивнев также указывает лишь диапазон варьирования признака (40–43). Никольский (1940) для низовьев Амударьи и Сырдарьи вовсе не приводит значений V Кесслера (1877) для одного из трех экземпляров туркестанского языка, описанных им под названием *Idus oxianus*, указывает 43 (20 + 23) позвонка, что ближе всего к нашим данным (табл. 1).

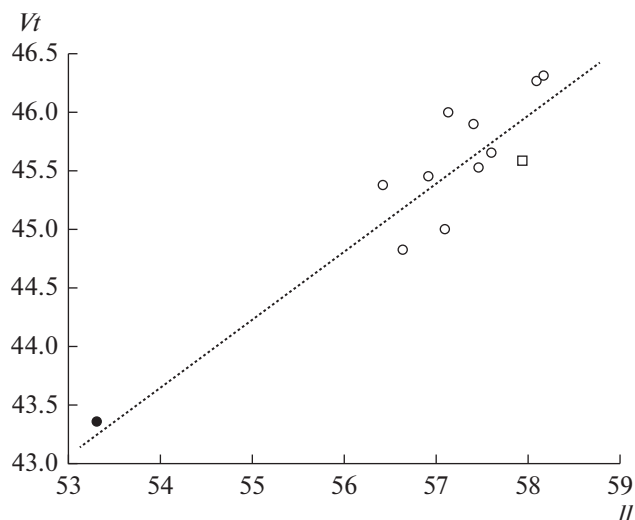


Рис. 3. Распределение выборок язя по сочетанию числа чешуй в боковой линии и числа позвонков. Обозначения, как на рис. 2.

Таким образом, туркестанский язь резко отличается от типичного не только более низким числом чешуй в боковой линии, но и малым числом позвонков. Распределения индивидуальных значений по этому признаку почти не перекрываются. Это проявляется еще нагляднее при совместном рассмотрении язей по признакам l и V_l (рис. 3). В выборках обыкновенного язя эти признаки связаны между собой линейной положительной зависимостью ($V_l = 0.596l + 11.47$; $r = 0.726$; $p = 0.011$), которая, как отмечено выше, в какой-то мере опосредована положительной связью каждого из них с географической широтой. Связь эта, однако, лишь частично объясняет представленную зависимость (частный коэффициент корреляции l и V_l при фиксированном L статистически значим: $r = 0.431$; $p = 0.025$). Интересно, что значения выборки туркестанского язя из р. Чу располагаются почти на регрессионной прямой, построенной для типичной формы, отклонение составляет лишь +0.11 позвонка, что даже меньше ошибки среднего (0.15).

Анализ распределения V_l по отделам позвоночника демонстрирует однородность СФР язя в пределах бассейнов Балтийского моря, Днепра и Волги. Соответствующие выборки образуют в пространстве признаков $V_{a+i} - V_c$ довольно компактный фенон в виде узкого эллипса, вытянутого под тупым углом к оси абсцисс (рис. 4). Внутри этого эллипса соседствуют выборки из разных речных бассейнов, например, Волгоградского и Киевского водохранилищ. Вместе с тем, следует отметить обособленное положение выборок из ледовитоморского бассейна, прежде всего, си-

бирских, для которых характерно сочетание низких V_c и весьма высоких V_{a+i} .

Наряду с модальной формулой глоточных зубов (3.5–5.3) у язей нами найдено большое количество других вариантов, из которых далеко не все отмечены в литературе. В основном изменчивости подвержен второй, внутренний ряд зубов. Их число колеблется от одного до четырех, не обнаруживая направленной асимметрии. Вкупе с изменчивостью в главном ряду это порождает множество билатеральных сочетаний (2.5–5.3, 3.5–5.2, 2.5–5.2, 3.5–5.4, 2.5–4.2, 2.5–4.3, 1.5–5.2, 2.6–5.3 и др.), которые в силу своей редкости не поддаются статистической оценке при сравнении небольших выборок. Доля таких редких фенотипов в выборках обыкновенного язя варьирует в широких пределах — от 5% (Можайское водохранилище и р. Сагиз) до 45% (оз. Воже), составляя в целом по всему изученному материалу 23%. В выборке туркестанского язя доля таких вариантов еще выше (55%), что подтверждает наблюдение Берга (1949) о более высоком разнообразии зубной формулы у этого подвида.

Для язей характерна свойственная всем ельцовым преимущественно левосторонняя асимметрия глоточных зубов первого ряда. В целом для типичной формы доля асимметричных вариантов 5–4 и 6–5 невелика (4%), хотя в отдельных выборках, как в Волгоградском и Воткинском водо-

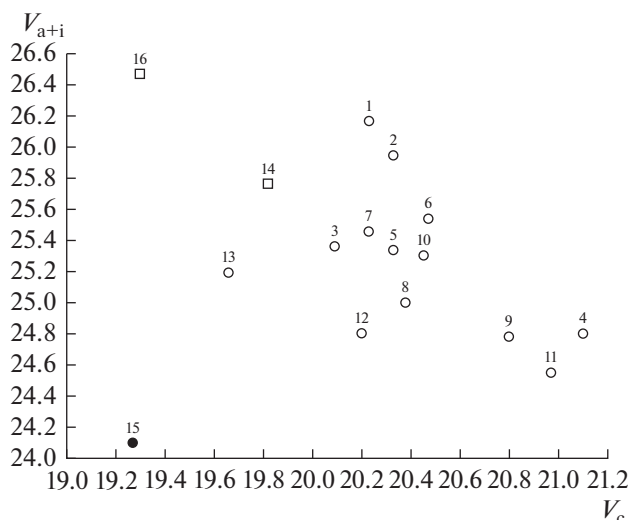


Рис. 4. Распределение выборок язя по сочетанию числа туловищных (V_{a+i}) и хвостовых (V_c) позвонков. 1 — р. Печора, 2 — оз. Воже, 3 — притоки р. Вислы, 4 — Киевское водохранилище, 5 — р. Припять, 6 — оз. Селигер, 7 — Рыбинское водохранилище, 8 — Можайское водохранилище, 9 — Воткинское водохранилище, 10 — р. Уфа, 11 — Волгоградское водохранилище, 12 — р. Урал, 13 — р. Сагиз, 14 — р. Обь, 15 — р. Чу, 16 — оз. Чаны. Значения признаков для язя бассейна оз. Чаны рассчитаны по данным (Ядренкина и др., 2005). Обозначения, как на рис. 2.

хранилищах, она достигает 11 и 15% соответственно.

Число жаберных тычинок оценено нами только у язей из р. Оби (11.75 ± 0.16 , 11–13) и р. Чу (12.08 ± 0.15 , 11–13). Последнее значительно выше, чем указывает для р. Чу И.А. Пивнев (1963) (10.62 ± 0.14 , 9–14). Известные нам из литературы значения *sp.br.* для бассейна р. Обь колеблются от 11.04 ± 0.09 (Меньшиков, 1948, цит. по: Козьмин, 1958) до 11.85 ± 0.13 (Бочкарев, 2009).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Представленные данные демонстрируют, что в СФР полиморфного вида *Leuciscus idus* выделяются всего два заведомо дискретных фенона, соответствующие изолированным группам популяций. Это популяции в бассейне Аральского моря вкупе с его бывшими притоками, который авторы называли палеоаральским (туркестанский язь), и всего остального ареала (типичная форма). Соответственно, основное событие формообразования внутри этой линии — разделение предков туркестанского и обыкновенного язя.

Основной вклад в географическую подразделенность вида *L. idus* вносят меристические признаки, связанные с сегментацией тела — общее число позвонков и число чешуй в боковой линии. При этом степень различий столь велика (четыре—пять чешуй и два позвонка), что палеоаральские популяции, безусловно, заслуживают видового статуса по сочетанию уже только этих двух признаков. Несмотря на описанную выше положительную связь числа счетных элементов у

обыкновенного язя с географической широтой (рис. 2), соответствующие регрессии объясняют лишь очень небольшую долю наблюдаемых различий между обитающим южнее туркестанским язем и типичной формой. Особенно наглядно это проявляется в зоне непосредственного контакта двух форм в центральном Казахстане, где соседствуют бассейны рек Сарысу и Нура, берущих начало на одном водоразделе на $\sim 49^\circ$ с.ш. Если у язей из р. Сарысу отмечены средние значения $I\bar{I}$ 54.52 (Ерещенко, 1956) и 54.1 (Никольский, 1940), то у язей из р. Нура это значение достигает 58.4 (Никольский, 1940). По числу позвонков пока нет данных по язам из р. Нура, однако значения $I\bar{I}$ в выборках из южной части ареала обыкновенного язя вкупе с их ошибками (табл. 1) дают представление о разрыве между туркестанским и обыкновенным язем по этому признаку. У язя из бассейна оз. Чаны (54.8° с.ш.) $I\bar{I}$ по четырем выборкам — $45.72\text{--}45.80 \pm (0.08\text{--}0.12)$ (Ядренкина и др., 2005).

Показательно, что и в бассейне р. Оби, и в бассейне р. Волги число позвонков, как и чешуй в боковой линии, у язя не меняется с юга на север на протяжении многих сотен километров. Достаточно сопоставить оз. Селигер и Рыбинское водохранилище в верховьях р. Волги ($I\bar{I}$ 46.00 ± 0.12 и 45.66 ± 0.09 соответственно (табл. 1)) и Волгоградское водохранилище в ее нижнем течении (45.50 ± 0.10). В низовье р. Оби (62.8° с.ш.) $I\bar{I}$, по нашим данным, составляет 45.59 ± 0.15 , что даже меньше, чем в оз. Чаны (Ядренкина и др., 2005, см. выше). Сходная картина наблюдается и по числу чешуй. Если у язя низовья р. Оби $I\bar{I}$, по на-

шим данным, 57.94 ± 0.56 , то для выборки из р. Оби у г. Новосибирска Бочкарев (2009) приводит значение 58.95 ± 0.57 , что на единицу больше, несмотря на значительно более южное положение места сбора.

Все это позволяет предположить, что наблюдаемая нами статистически значимая корреляция II и Vt с широтой у типичного язя в значительной степени объясняется межбассейновыми различиями популяций, связанными с историей их происхождения и диверсификации, т.е. популяционно-генетической гетерогенностью исследуемого материала, а не условиями обитания на разных широтах. Более высокие значения этих признаков в выборках из ледовитоморского бассейна, очевидно, отражают специфику формообразования в этой популяционной системе, а не прямое влияние температуры. Сходную ситуацию с II и Vt , когда обе широтные клины демонстрировали преимущественно ступенчатую структуру, наблюдали у красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) (Кожара и др., 2020).

Аналогичный вывод справедлив и в отношении сравнительно низких II и Vt в выборках из бассейнов рек Урал и Эмба (табл. 1) на юге ареала типичной формы. Шапошникова (1964), подробно исследовавшая язей р. Урала и его притоков, отмечает еще более низкие, чем по нашим данным, значения числа чешуй (наиболее частые — 54–56, средние — от 54.6 до 55.9), что уже ближе к туркестанскому язю. Тем не менее, Шапошникова полагает, что эти цифры следует трактовать с осторожностью из-за возможной зависимости II от локальных условий обитания рыб и оставляет вопрос о таксономическом положении уральского язя открытым.

Ниже дана предварительная оценка статуса сибирского язя. По совокупности наших и литературных данных, среднее число чешуй в боковой линии у язей бассейнов Балтики и Понто-Каспия, как правило, <58 , тогда как для язей Сибири характерны значения 58–60. За пределами Сибири средние $II \geq 59$ встречаются исключительно в бассейне рек Печоры и Северной Двины. Тенденцию к более высоким II у язей европейского Севера и Сибири отмечали и ранее (Козьмин, 1958). Тем не менее, этот автор констатирует значительную морфологическую однородность и устойчивость обыкновенного язя в ареале и, в частности, возражает Гундризеру (1955), который считал обоснованным выделение в особый подвид западносибирского язя. Вторая особенность язей Сибири, заслуживающая дальнейшего изучения, — распределение позвонков по отделам позвоночника. Язи из р. Оби и оз. Чаны, расположенного в Обь-Иртышском междуречье, выделяются относительно коротким хвостовым отделом позвоночника (рис. 4). Кроме того, сибирские выборки

отличает более высокое число переходных позвонков, особенно в оз. Чаны. Решение этого вопроса требует изучения дополнительного материала. Более подробно особенности СФР обыкновенного язя, не связанные с широтой, авторы намерены обсудить в отдельной работе, где будут, в частности, рассмотрены новые данные по язям Сибири и Казахстана.

Практика систематики показывает, что именно различия в числе позвонков и их распределения по отделам позвоночника во многих случаях становятся решающими при пересмотре систематического положения подвидов и фенетически своеобразных популяций рыб. При этом нередко отмечают параллельные различия по числу чешуй в боковой линии, которые положительно коррелируют с различиями в числе позвонков. У рыб подсемейства ельцовых в последние десятилетия видовой ранг присваивается все большему числу ранее описанных внутривидовых форм. Так, к самостоятельному виду *Leuciscus tumensis* в последнее время стали относить туменского язя из рек бассейна Японского моря, которого традиционно считали подвидом амурского язя *L. waleckii* (Dybowski) (Колпаков, 2016). Для этой формы Берг (1949) указывает 45–51 (чаще 48) чешуй в боковой линии и 41–42 позвонка, тогда как для амурского язя характерны II и Vt 52–54 и 44–46 соответственно. Н.Г. Богуцкая и А.М. Насека (2004), предположившие возможный видовой статус туменского язя, вероятнее всего, имели в виду именно эти различия. Низкие значения II и Vt в юго-восточных популяциях красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.), обитающих от низовьев р. Волга до аральского бассейна (II 39–40 против 41–42 у обыкновенной красноперки и Vt 37–38 против 39–40), позволили отнести юго-восточную красноперку к самостоятельному виду (Кожара и др., 2020). Аналогичный вывод на основании анализа тех же признаков сделан в отношении подвида закавказской густеры *Blicca bjoerkna transcaucasica*, которую следует считать отдельным видом *Blicca transcaucasica* (Кожара, 2010). Значительную роль признаки осевого скелета и боковой линии сыграли и в ревизии быстринок вида *Alburnoides bipunctatus* (Bloch), в составе которого выделено сразу несколько видов, ранее считавшихся подвидами (Bogutskaya, Coad, 2009).

Из приведенных выше примеров следует, что более южная форма, независимо от ее статуса, во всех известных нам случаях отличается от более северной типичной формы меньшими значениями II и Vt , причем величину этих различий невозможно объяснить тривиальной зависимостью числа метамерных структур от географической широты. По-видимому, в основе наблюдаемого паттерна формообразования сразу в нескольких родах лежит эволюционная история подсемейства ельцовых (Leuciscinae). Авторы разделяют

мнение Н.Г. Богуцкой (1990) о преобладающей роли радиации в формообразовании в рамках этого подсемейства. В ходе дивергенции более специализированных форм от генерализованного ельцепоподобного предка происходило их укрупнение и параллельно увеличение числа счетных элементов, связанных с сегментацией тела — чешуй в боковой линии, позвонков и отчасти лучей в анальном плавнике. А.В. Кожара (2005), исследовавший этот вопрос более детально, пришел к выводу, что примитивное состояние для *Vt* у предковой формы *Leuciscinae* составляет <40 позвонков (нижний порог оценки ~35 позвонков), что значительно ниже, чем у большинства рецентных представителей подсемейства. Что касается обыкновенного язя, его *Vt* — одно из самых высоких в пределах рода *Leuciscus*. Н.Г. Богуцкая (Bogutskaya, 1994) указывает для этого рода верхний предел 46 позвонков, однако у язя довольно обычно значение и 47 позвонков, а в оз. Воже (табл. 1) отмечен даже вариант 48. Таким образом, разнообразие специализации у ельцовых и повышенные значения *Vt* вкуче с *II* можно рассматривать как синапоморфии, а взаимосвязь этих двух признаков (рис. 3) — как графическое изображение вероятной морфоклины. Соответственно, южные популяции ряда видов, как правило, имеющие подвидовой ранг и отличающиеся от типичной формы более низкими значениями этих признаков, фиксируют их плезиоморфное состояние. Туркестанского язя в рамках этих представлений следует рассматривать как архаичную реликтовую форму. Более подробное описание этого вида и оценка его места в системе рода *Leuciscus* — предмет дальнейших исследований.

До настоящего времени, кажется, никем не оспаривалась точка зрения Берга (1912), поддерживаемая Никольским (1931), согласно которой язь проник в палеоаральский бассейн из водоемов Сибири. Примитивные состояния признаков *II* и *Vt*, удержавшиеся у туркестанского язя, вопреки этому мнению, указывают на автохтонность этой формы. Можно ожидать взаимопроникновения представителей обеих форм в водные объекты у границы их ареалов, прежде всего, в бассейнах рек Тургай и Нура, и их гибридизации, в первую очередь, вследствие интенсивного гидростроительства в ходе минувшего столетия. Не исключено, что такое взаимодействие происходило и в прошлые эпохи. Маловероятно, однако, что проникновение с юга оказало существенное влияние на язей бассейна р. Иртыш, которых, без сомнения, следует отнести к типичной форме.

Выводы. Популяции туркестанского язя следует относить к самостоятельному виду *Leuciscus oxianus* (Kessler, 1877), который авторы считают эволюционно более примитивным по сравнению с типичной формой. Этот вид характеризуется наиболее частыми значениями *II* 52–55 (против 56–59 у

обыкновенного язя) и *Vt* 43–44 (против 45–47). Статус популяций язя бассейнов Урала, Эмбы и, возможно, Иргиз-Тургайской речной системы требует уточнения. Ареал вида *Leuciscus idus* ограничен восточной и северной Европой и Сибирью. Специфика сибирских популяций нуждается в дополнительном изучении.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны [А.Н. Касьянову] и Т.В. Горошковой (Институт биологии внутренних вод РАН) за неоценимый вклад в сбор и обработку материала для настоящей статьи, а также Мирославу Пшибыльскому (Лодзкий университет) за предоставление выборки язя из притоков р. Висла.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Тюменской обл. в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2), а также в рамках разделов государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН (№ 0109-2018-0076, AAAA-A18-118042490059-5, № FFER-2021-0006) и Института биологии внутренних вод РАН (№ 121051100109-1 и 121051100104-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука.
- Берг Л.С. 1905. Рыбы Туркестана. Спб: Типография И. Гольдберга.
- Берг Л.С. 1912. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т. 3. Вып. 1. СПб: Изд-во Импер. акад. наук.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР.
- Богуцкая Н.Г. 1990. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (*Leuciscinae*, *Cyprinidae*). Сообщение 2 // Вopr. ихтиологии. Т. 30. № 6. С. 920.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Бочкарев Н.А. 2009. Морфологическая характеристика язя (*Leuciscus idus*) из оз. Чаны и приплотинного участка р. Обь // Рыбоводство и рыбн. хоз-во. № 4. С. 4.
- Бруенко В.П., Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1974. Морфо-экологическая характеристика язя [*Leuciscus idus* (Linné)] Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 10. № 5. С. 70.
- Гундризер А.Н. 1955. Язь Западной Сибири: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Томск: Томск. гос. ун-т им. В. В. Куйбышева.

- Ерещенко В.И. 1956. Ихтиофауна бассейна реки Сары-Су // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. Алма-Ата: АН КазССР. № 1. С. 94.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука.
- Кесслер К.Ф. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-каспийско-понтийской ихтиологической области // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 4. Прил. к Тр. Санкт-Петербург. общ-ва естествоиспыт. Санкт-Петербург.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука.
- Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1996. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 179.
- Кожара А.В. 2005. Особенности строения осевого скелета в некоторых группах родов ельцовых рыб (Cyprinidae, Leuciscinae) // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 594.
- Кожара А.В. 2010. О таксономическом статусе армянской густеры *Blicca bjoerkna derjavini* (Dadikyan, 1970) // Экология оз. Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидро-экологическому обследованию оз. Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ. С. 243.
- Кожара А.В., Маврин А.С., Мироновский А.Н. 2020. Структура фенетического разнообразия и систематика красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов России и сопредельных стран // Биология внутр. вод. № 6. С. 538. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060121>
- Козьмин Ю.А. 1958. К морфологии язя Средней Камы // Изв. ЕНИ при Пермском гос. ун-те. Т. 14. № 2. С. 59.
- Колпаков Н.В. 2016. Продукция рыб в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 3. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-184-3-22>
- Левин Б.А. 2011. Об онтогенетических причинах и механизмах изменчивости числа чешуй у рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 220.
- Меньшиков М.И. 1929. Рыбы реки Камы и ее долины в окрестностях города Перми // Изв. Биол. науч. исслед. ин-та и биолог. станции при Пермском гос. ун-те. Т. 6. № 8. С. 377.
- Меньшиков М.И. 1948. Рыбы бассейна Оби. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь: Пермск. гос. ун-т.
- Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф., Солонинова Л.Н. и др. 1987. Рыбы Казахстана. Карповые. Т. 2. Алма-Ата: Наука Казахской ССР.
- Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1981. Коропові // Фауна України. Т. 8. Риби. Вип. 2. Ч. 1. Київ: Наукова думка.
- Никольский Г.В. 1931. Рыбы среднего и нижнего течения р. Чу. // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. Т. XXXII. С. 227.
- Никольский Г.В. 1940. Рыбы Аральского моря. М.: Красный пролетарий.
- Пивнев И.А. 1963. Материалы по биометрии и биологии туркестанского язя и киргизского ельца из басс. р. Чу // Ихтиологический сборник. Фрунзе: Киргизский гос. ун-т. С. 65.
- Правдин И.Ф. 1939. Руководство по изучению рыб. Л.: ЛГУ.
- Промоторова Е.Ю. 2019. Экология карповых рыб бассейна нижнего Иртыша. Тамбов: ООО "Консалтинговая компания Юком".
- Смирнов С.В., Дзержинский К.Ф., Левин Б.А. 2006. О зависимости числа чешуй в боковой линии у африканского усача *Barbus intermedius* (Cyprinidae) от скорости онтогенеза: данные эксперимента // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 1. С. 134.
- Татарко К.И. 1968. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 8. № 3(50). С. 425.
- Шапошникова Г.Х. 1964. Биология и распределение рыб в реках уральского типа. М.: Наука.
- Шерышова А.В., Ефимов С.Б. 2014. О внутривидовой структуре язя *Leuciscus idus* (L., 1758) нижней Оби и нижнего Иртыша // Вест. рыбхоз. науки. Т. 1. № 3. С. 70.
- Ядренкина Е.Н., Интересова Е.А., Ядренкин А.В., Хакимов Р.М. 2005. К вопросу о пространственной дифференциации популяций карповых рыб оз. Чаны (Западная Сибирь). Особенности изменчивости остеометрических признаков речной и озерной групп язя *Leuciscus idus* и плотвы *Rutilus rutilus* (сем. Cyprinidae) // Сиб. экол. журн. Т. 2. С. 293.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г. 1982. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука. С. 171.
- Bogutskaya N.G. 1994. A description of *Leuciscus lepidus* (Heckel, 1843) with comments on *Leuciscus* and leuciscinae – aspinine relationships (Pisces: Cyprinidae) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. V. 96 B. P. 599.
- Bogutskaya N.G., Coad B.W. 2009. A review of vertebral and fin-ray counts in the genus *Alburnoides* (Teleostei: Cyprinidae) with a description of six new species // Zoosystematica Rossica. № 18(1). P. 126.
- Hubbs C.L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development // The American Naturalist. V. 56. № 645. P. 360.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publications Kottelat, Cornol and Freyhof.
- Rohtla M., Vilizzi L., Kováč V., Almeida D. et al. 2020. Review and Meta-Analysis of the Environmental Biology and Potential Invasiveness of a Poorly-Studied Cyprinid, the Ide *Leuciscus idus* // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. V. 29. № 4. P. 512. <https://doi.org/10.1080/23308249.2020.1822280>

Patterns of Phenetic Diversity and Taxonomy of the Ide *Leuciscus idus* (Cypriniformes, Cyprinidae) from Water Bodies of Russia and Adjacent Countries

A. V. Kozhara^{1, 2, *}, A. S. Mavrin¹, E. E. Slynko^{1, 3}, and A. N. Mironovsky⁴

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

²*AquaBioSafe Laboratory, University of Tyumen, Tyumen, Russia*

³*Russian Biotechnological University, Moscow, Russia*

⁴*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*e-mail: akozhara@mail.ru

Using the methods of population morphology, we studied the structure of phenetic diversity of the ide *Leuciscus idus* (L.) from the water bodies of the Russian Federation and some neighboring countries. We analysed our own collection and literature data on meristic characters of external morphology, axial skeleton, as well as the pharyngeal teeth formula. The main features contributing to population differentiation were the number of lateral line scales, total vertebrae count, caudal and pre-caudal vertebrae ratio. It was shown that the strong positive relationships of the first two features with the geographical latitude of fish habitats is associated, first of all, not with the direct influence of physical factors functionally dependent on latitude, but with particular (sub)speciation processes in river basins and dispersal of evolutionarily derived forms to the north. The results obtained are discussed in terms of evolutionary trends in the subfamily Leuciscinae and call for a taxonomic revision of the *L. idus* species in its current volume with elevation of the former subspecies *L. idus oxianus* to a species rank.

Keywords: freshwater fish, Cyprinidae, Leuciscinae, meristic characters, intraspecific variations, species structure, systematics, speciation, evolution

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.585.1:575(26)

РАНЕЕ НЕ ИЗВЕСТНЫЕ В ЧЕРНОМ МОРЕ ВИДЫ БЫЧКОВ
РОДА *Pomatoschistus* ПО ДАННЫМ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГЕНА 16S рРНК
МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК¹

© 2023 г. Е. Е. Слынько^{а, б, *}, Е. П. Карпова^с, А. Н. Мироновский^д, А. Ю. Слынько^е,
А. В. Кожара^а, А. С. Маврин^а

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

^бФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
Российский биотехнологический университет, Москва, Россия

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

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

^еФедеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования
Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия

*e-mail: elena.slynko.76@mail.ru

Поступила в редакцию 26.09.2022 г.

После доработки 13.01.2023 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

По данным анализа нуклеотидных последовательностей 16S рРНК мтДНК проведено уточнение таксономического статуса бычков рода *Pomatoschistus* в Черном море. Среди 12 особей рода *Pomatoschistus* (Одесский залив и Казачья бухта Севастополя) по гаплотипам гена 16S идентифицированы виды *P. marmoratus*, *P. bathi* и *P. quagga*. При сравнении параметров генетической изменчивости наиболее массового вида *P. marmoratus* из Черного моря с популяциями Средиземного моря установлено, что черноморская популяция *P. marmoratus* имеет все признаки краевой популяции, что, вероятно, обусловлено относительно недавней натурализацией этого вида в Черном море. Вид *P. quagga* впервые указан для Черного моря.

Ключевые слова: 16S рРНК мтДНК, *Pomatoschistus*, чужеродный вид, таксономическое разнообразие, генетическая изменчивость, Черное море, Средиземное море

DOI: 10.31857/S0320965223040216, EDN: SEHMKF

Some Species of Gobies of the Genus *Pomatoschistus* Previously Unknown in the Black Sea as Identified by the Data on the 16S rRNA Mitochondrial DNA Gene Variability

E. E. Slynko^{1, 2, *}, E. P. Karpova³, A. N. Mironovsky⁴, A. Yu. Slynko⁵, A. V. Kozhara¹, and A. S. Mavrin¹

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

²Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow, Russia

³Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁵National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia

*e-mail: elena.slynko.76@mail.ru

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

Using the analysis of the 16S rRNA of mtDNA nucleotide sequences, the taxonomic composition of gobies of the genus *Pomatoschistus* of the Black Sea was refined. Among the 12 individuals of the genus *Pomatoschistus* studied in the Black Sea (Odessa Bay and Kazachiya Harbour, Sevastopol), the species *P. marmoratus* and *P. quagga* are reliably identified by haplotypes of the 16S gene. When comparing the parameters of the genetic variation of the most abundant species *P. marmoratus* from the Black Sea with populations of the Mediterranean Sea, it was found that the Black Sea population of *P. marmoratus* has all the features of a marginal population, which is probably due to the relatively recent naturalization of this species in the Black Sea. The species *P. quagga* is for the first time indicated for the Black Sea.

Keywords: 16S-rRNA mtDNA, *Pomatoschistus* sp., taxonomic diversity, genetic variation, Black Sea, Mediterranean basin

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597-147.132.2:57.017.5

СВЯЗЬ ПЛОДОВИТОСТИ С КОЛИЧЕСТВОМ ПОЗВОНКОВ У ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Н. И. Комова*

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

*e-mail: komovanadiv@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.12.2022 г.

После доработки 22.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Приведены данные по числу позвонков в отделах позвоночника в разных по относительной плодовитости группах плотвы. Среднее значение числа позвонков в туловищном отделе оказалось наименьшим у низкоплодовитых рыб. При сравнении средних значений относительной плодовитости у самок с разным числом позвонков в отделах позвоночника также выделилась группа низкоплодовитых рыб. В ней особи, имевшие 17 позвонков в туловищном отделе, обладали относительной плодовитостью статистически достоверно ниже, а имевшие 16 в хвостовом и в сумме 40 позвонков в позвоночнике — достоверно более высокой плодовитостью, чем особи с другим числом позвонков в этих отделах. У высокоплодовитых самок никаких различий по плодовитости между рыбами, имевшими разное число позвонков в отделах, не отмечено.

Ключевые слова: плотва *Rutilus rutilus*, относительная плодовитость, отделы позвоночника, число позвонков, Рыбинское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965223040125, EDN: RVVQDQ

ВВЕДЕНИЕ

Популяции рыб состоят из особей, отличающихся разнообразием проявлений генотипа, в том числе изменчивостью такого признака, как плодовитость, которая считается одним из показателей условий существования популяции. Изменение этих условий, в первую очередь — питания, отражается на росте, упитанности, жирности, в связи с чем меняется и плодовитость рыб. По мнению Володина (1983) и Изюмова с соавт. (1983), наряду с условиями среды, в определении уровня плодовитости большую роль играет индивидуальная изменчивость генотипических особенностей самок. В популяции всегда присутствуют как высокоплодовитые самки, так и самки с низкой и средней плодовитостью. Их соотношение в разных популяциях — величина непостоянная

(Володин, 1963, 1983; Анохина, 1969; Шатуновский, Рубан, 2009; Комова, 2016).

Формирование осевого скелета и его регионализация, морфология позвонков и их общее число у разных клад позвоночных, в том числе и у лучеперых рыб, предопределяются генетически (Кирпичников, 1987; Ward, Mehta, 2014; Wong et al., 2015 и др.). В частности, показана наследственная обусловленность числа позвонков в отделах позвоночника у плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758) (Изюмов, Касьянов, 1995), а также у сима *Oncorhynchus masou masou* (Brevoort, 1856) (Ando et al., 2008). Число позвонков может модулироваться самыми разными факторами, хотя колебания температуры наиболее действенны (Lindsey, 1988; Krylov et al., 2016). Известно о сдвигах в числе позвонков при изменениях температуры в период эмбрионального развития (Кирпичников, 1987; Witten, Hall, 2015 и др.). Вместе с тем, имеются данные о том, как значительные различия числа позвонков в отделах позвоночника у выращенной при разной температуре молоди могут маскироваться незначительными отличиями в общем числе позвонков, что, в частности, показано для чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) (De Clercq et al., 2018). Установлено, что ИАП плотвы коррелирует с двумя наиболее часто

Сокращения: ДИ — диаметр одной икринки, мм; ИАП — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. шт.; ИОП — индивидуальная относительная плодовитость, шт./г; В.ИОП — высокая, Н.ИОП — низкая, Ср.ИОП — средняя; МИ — масса одной икринки, мг; ТАГЦ — триацилглицерины; l — длина тела от кончика рыла до конца чешуйного покрова, мм; m — масса тела после извлечения гонад и внутренностей, г; r — коэффициент корреляции; V_a — число позвонков в туловищном отделе, V_i — в переходном, V_c — в хвостовом; V_t — общая сумма позвонков в трех отделах с включением Веберовых (4 шт.) и преуральных (3 шт.); $\bar{x} \pm \sigma$ — средняя арифметическая и среднее квадратичное отклонение.

Таблица 1. Коэффициенты корреляции (r) биологических показателей, плодовитости и числа позвонков в отделах позвоночника

Показатель	ИАП	ИОП	V_a	V_i	V_c	V_t	Группа ИОП			V_t в группе		
	Общая выборка ($n = 268$)						Н.ИОП $n = 45$	Ср.ИОП $n = 93$	В.ИОП $n = 51$	Н.ИОП $n = 45$	Ср.ИОП $n = 93$	В.ИОП $n = 51$
l , мм	0.91	0.49	−0.02	0.02	0.01	−0.01	0.02	0.04	−0.21	—	—	—
m , г	0.94	0.44	−0.03	0.01	0.00	−0.02	0.04	0.03	−0.28	—	—	—
Возраст	0.82	0.42	0.03	−0.02	−0.01	−0.02	−0.01	0.00	−0.08	—	—	—
ИАП		0.69	−0.07	0.03	0.02	−0.03	0.36	0.33	−0.05	—	—	—
V_a	−0.07	−0.08		−0.42	0.03	0.40	−0.46	−0.12	0.19	0.45	0.54	0.19
V_i	0.03	0.03	−0.42		−0.33	0.01	0.13	0.03	0.00	−0.03	−0.06	−0.23
V_c	0.02	0.04	0.03	−0.33		0.66	0.22	−0.02	−0.11	0.68	0.65	0.77
V_t	−0.03	−0.02	0.40	0.01	0.66		−0.08	−0.10	0.06			

Примечание. Здесь и в табл. 2 жирным шрифтом выделены статистически значимые значения r ($p \leq 0.05$); “—” — данные отсутствуют, n — число обследованных особей.

встречающимися фенами переходного отдела позвоночника (Изюмов и др., 1983).

Цель работы — оценить наличие и степень связи таких, в значительной степени наследуемых показателей, как плодовитость и строение осевого скелета, в частности, общее число позвонков и их число в отделах позвоночника, на примере самок плотвы Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Самок плотвы отлавливали на одном и том же нерестилище в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в апреле–мае 2007, 2012 и 2013 гг. ИАП и ИОП рассчитывали по общепринятому методу (Анохина, 1969), МИ — по результатам взвешивания свежего материала, методика измерений ДИ описана ранее (Комова, 2011). Следуя принципам, использованным рядом авторов (Мироновский, 1991; Изюмов, Касьянов, 1995; Герасимов и др., 2015; Чеботарева, 2018; Чеботарева, Изюмов, 2021; Кожара и др., 2020 и др.), в позвоночнике выделяли три основных отдела и подсчитывали в них число позвонков. Возраст рыб определяли по чешуе и клейтруму (cleithrum), дополнительно использовали лобные кости (frontale). Общая выборка включала половозрелых самок плотвы, биологические характеристики которых колебались в пределах: l — 132–340 мм, m — 33–670 г, возраст — 4–14 лет, ИОП — 74–314 шт./г, ИАП — 4.41–139.52 тыс. шт. Всего исследовано 268 экз. Уровень связей между рассматриваемыми параметрами оценивали с помощью коэффициентов линейной корреляции Пирсона. Статистическая обработка исходных данных произведена с помощью программ MS Excel 2013, достоверными приняты значения показателей для уровня значи-

мости $p \leq 0.05$. Силу корреляций классифицировали по шкале Чеддока: 0.1–0.3 — незначительная корреляция, 0.3–0.5 — слабая, 0.5–0.7 — средняя, 0.7–0.9 — высокая, 0.9–0.99 — очень высокая.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ корреляционной зависимости между признаками в общей выборке рыб свидетельствовал о высокой и очень высокой связи ИАП с l , m и возрастом, тогда как уровень корреляций ИОП с этими показателями оказался заметно слабее (табл. 1). Вследствие этого, в настоящей работе будем рассматривать, в основном, ИОП. Корреляция общего числа позвонков V_t средняя с V_c , слабая с V_a и полностью отсутствует с V_i .

Для дальнейшего изучения из общей выборки отбирали особей близких размеров с l 221–300 мм, m у них колебалась в пределах 129–421 г, возраст — 6–11 лет, ИОП — 74–314 шт./г, ИАП — 16.31–112.98 тыс. шт. В выборке оказались рыбы с разным уровнем относительной плодовитости: присутствовали самки с низкой, средней и высокой плодовитостью. Поэтому всех особей этой выборки (196 экз.) разделили на группы по величине ИОП по методике, предложенной Бакановым с соавт. (1987). Согласно положению статистики, что в пределах интервала $x \pm 0.67\sigma$ лежит ~50% вариант вариационного ряда, группы выделяли следующим образом. Значения ИОП, имеющие величину ниже $x - 0.67\sigma$ условно определяли как низкие, выше, чем $x + 0.67\sigma$, — как высокие, находящиеся в пределах $x \pm 0.67\sigma$ — как средние. Группы с аномально низкой ($x - 2\sigma$) и аномально высокой ($x + 2\sigma$) ИОП не рассматривали из-за их низкой численности ($n = 5$ и $n = 2$ соответственно).

Таблица 2. Средние значения биологических показателей и числа позвонков в отделах позвоночника в разных по относительной плодовитости группах

Показатель	Группа			Значения <i>t</i> -St между группами		
	Н.ИОП (I)	Ср.ИОП (II)	В.ИОП (III)	I и II	I и III	II и III
<i>l</i> , мм	252.29 ± 2.48 221–300	256.58 ± 1.68 221–295	259.15 ± 2.64 221–295	–1.43	–1.89	–0.82
<i>m</i> , г	273.53 ± 7.85 196–442	280.83 ± 5.96 152–436	294.08 ± 8.65 178–421	–0.74	–1.76	–1.26
ИАП, тыс. шт.	49.20 ± 1.56 32.52–85.49	62.20 ± 1.39 34.08–95.38	77.38 ± 2.20 47.19–110.57	–6.24	–10.45	–5.83
ИОП, шт./г	179.74 ± 1.91 146–194	221.42 ± 1.45 195–245	263.89 ± 1.90 246–295	–17.36	–31.26	–17.76
Возраст, лет	8.93 ± 0.24 6–11	9.31 ± 0.13 6–11	9.29 ± 0.17 6–11	–1.39	–1.23	0.08
ДИ, мм	1.49 ± 0.02 1.39–1.61	1.47 ± 0.01 1.30–1.62	1.46 ± 0.01 1.34–1.62	1.12	1.49	0.41
МИ, мг	1.22 ± 0.02 0.97–1.55	1.19 ± 0.01 0.93–1.50	1.17 ± 0.02 0.96–1.49	1.24	1.97	1.01
<i>Va</i>	16.11 ± 0.09 15–17	16.34 ± 0.06 15–18	16.18 ± 0.07 15–17	–2.23	–0.58	1.78
<i>Vi</i>	2.89 ± 0.09 2–4	2.76 ± 0.05 2–4	2.75 ± 0.07 2–4	1.24	1.28	0.20
<i>Vc</i>	15.09 ± 0.09 14–16	15.09 ± 0.05 14–16	15.20 ± 0.08 14–16	0.03	–0.87	–1.16
<i>Vt</i>	41.09 ± 0.10 40–42	41.19 ± 0.06 40–42	41.12 ± 0.08 40–42	–0.89	–0.22	0.73
<i>n</i>	45	93	51	138	96	144

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – пределы колебаний показателя; *t*-St – критерий Стьюдента. Остальные обозначения, как в табл. 1.

В группах Н.ИОП и Ср.ИОП корреляции с *l*, *m* и возрастом рыб стремились к нулю. В группе В.ИОП единственная статистически значимая корреляция с *m* ($r = -0.28$) по шкале Чеддока была слабой (табл. 1), как и корреляция между ИОП и *Va* в группе Н.ИОП ($r = -0.46$). Прочие корреляции ИОП с числом позвонков в отделах позвоночника (*Vi*, *Vc* и *Vt*) оказались статистически незначимы. У особей всех трех групп корреляции *Vt* с *Vc* были статистически значимы, причем корреляция *Vt* с *Vc* в группе В.ИОП относилась к высоким. Зависимость же *Vt* от *Vi* была статистически незначима.

В выделенных по ИОП группах средние значения основных биологических показателей (*l*, *m* и возраст) очень сходны (табл. 2). Значительно различались средние величины ИОП. Значения

ИАП статистически значимо возрастали в группах от Н.ИОП к В.ИОП, при этом ДИ и МИ между собой близки, хотя и несколько снижались с увеличением плодовитости.

По числу позвонков в отделах позвоночника в разных по ИОП группах можно отметить статистически значимое наименьшее среднее значение *Va* у Н.ИОП. У этой же группы минимальные средние значения *Vc* и *Vi* при максимальном – *Vi*, хотя при данной численности выборок различия статистически недостоверны и можно говорить лишь о возможной тенденции. Предельные значения числа позвонков в группах в целом совпадали (табл. 2).

Сопоставление средних значений ИОП у рыб с определенным числом позвонков в отделах позвоночника в каждой из групп показало (рис. 1),

что у самок с высокой плодовитостью ее средние значения близки, независимо от числа позвонков в отделах. У самок со средней плодовитостью лишь в единственном случае ИОП у особей с $V_a = 15$ достоверно выше, чем с $V_a = 16$ и $V_a = 17$. Выделилась группа Н.ИОП, в которой относительная плодовитость достоверно ниже у особей с $V_a = 17$ и достоверно выше у особей с $V_c = 16$ и $V_t = 40$, чем у особей с другим числом позвонков в данной группе. Причем в этой группе средние величины l , m и возраста оказались очень сходными у рыб с разными фенами (кроме V_i), колебания значений критерия Стьюдента при их сравнении не достигали критических величин.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У многих видов рыб наблюдается достоверная положительная корреляция ИАП с l и m , а также возрастом (Володин, 1963; Анохина, 1969; Зиновьев, Треногин, 2005; Шатуновский, 2006; Шатуновский, Рубан, 2009 и др.). Данные для плотвы Рыбинского водохранилища свидетельствуют об увеличении ИАП, а также ДИ, с перечисленными параметрами, однако закономерной связи ИОП с ними не выявлено (Володин, 1982). По более поздним материалам нами было определено, что у самок плотвы этого водоема ИАП достоверно возрастала с увеличением l , тогда как ИОП росла лишь у мелких рыб (до 180 мм), у особей 221–300 мм некоторое увеличение оказалось статистически незначимым (Комова, 2016). Та же тенденция наблюдается и в настоящем исследовании, отсутствие тесной корреляции ИОП и основных биологических характеристик рыб отмечено во всех по-разному сгруппированных выборках (табл. 1).

Анализ биохимического состава тканей плотвы из Рыбинского водохранилища (Комова, 2005) показал, что яичники рыб крупнее 220 мм, по сравнению с мелкими особями, были богаче общими липидами и основным резервным компонентом — ТАГЦ. У самок в размерной группе 261–280 мм доля ТАГЦ в мышцах была максимальна, в гонадах наблюдался самый высокий уровень общих липидов и высокий уровень ТАГЦ. Следовательно, крупные самки находятся в лучшем физиологическом состоянии и для них характерны высокие репродуктивные показатели. Поэтому в настоящей работе выбор был остановлен на рыбах, находившихся в лучшем физиологическом состоянии, с высоким уровнем генеративного обмена — среднего возраста и таких размеров, в пределах которых у производителей нет значительных изменений ИОП.

В выделенных по относительной плодовитости трех группах (Н.ИОП, Ср.ИОП и В.ИОП) отсутствие корреляции ИОП с биологическими по-

казателями рыб (табл. 1) свидетельствует об однородности внутри группы.

Ю.Г. Изюмов, А.Н. Касьянов (1995) описали наследуемость числа позвонков у плотвы. Причем, наследование признаков с ранней эмбриональной детерминацией, в частности, V_a и V_t , описано как матроклинное, а признака V_i , который формируется последним, — как патроклинное. Для >300 видов рыб показано, что удлинение тела происходит в основном за счет добавления позвонков в брюшном отделе (согласно классификации, которой мы придерживаемся, он соответствует $V_a + V_i$), а не хвостовых позвонков V_c (Maxwell, Wilson, 2013). Ямахира и Нишида (Yamahira, Nishida, 2009) выявили, что особи медаки *Oryzias latipes* (Temminck, Schlegel, 1846), обитающие в более высоких широтах, как правило, имеют большее число позвонков, чем их сородичи, живущие в более низких широтах (соответствие правилу Джордана). Эту широтную клину авторы объясняют разным числом позвонков в $V_a + V_i$, так как число хвостовых не меняется закономерно в зависимости от широты. Впоследствии, по результатам изучения наследуемости числа позвонков у медаки из этих популяций, обнаружена существенная наследуемость $V_a + V_i$, тогда как для V_c она не была статистически значимой (Yamahira et al., 2009; Kiso et al., 2012). Кроме того, среди популяций была отмечена значительная генетическая дифференциация по $V_a + V_i$, но не по V_c . Сделано предположение, что позвонки в этих отделах контролируются отдельными модулями развития. Наследуемость V_a у разных видов рыб подтвердилась и в работе (De Clercq et al., 2018). По материалам нашего исследования можно отметить статистически значимую, близкую к средней по силе, корреляцию ИОП именно с V_a для группы Н.ИОП (табл. 1). Наименьшее среднее значение V_a также у этой группы (табл. 2).

О наследуемости V_c литературные данные противоречивы, хотя на основе регрессионного анализа потомства Андо с соавт. (Ando et al., 2008) оценивали ее для симы как более высокую в сравнении с $V_a + V_i$ (0.84 и 0.65 соответственно).

У трехиглых колюшек *Gasterosteus aculeatus* (L., 1758) из разных популяций Аляски, как $V_a + V_i$, так и V_c , варьировали, что авторы рассматривали как адаптацию к различной среде обитания (Aguirre et al., 2014). Нами отмечена для группы Н.ИОП достоверно более высокая ИОП у рыб с $V_c = 16$. Интересно также, что, судя по величинам коэффициента корреляции, изменения общего числа позвонков теснее связаны с их числом в хвостовом отделе, причем в наибольшей степени это характерно для особей из группы В.ИОП.

При сравнении изучаемых групп по средней относительной плодовитости самок, имевших разное число позвонков в отделах позвоночника,

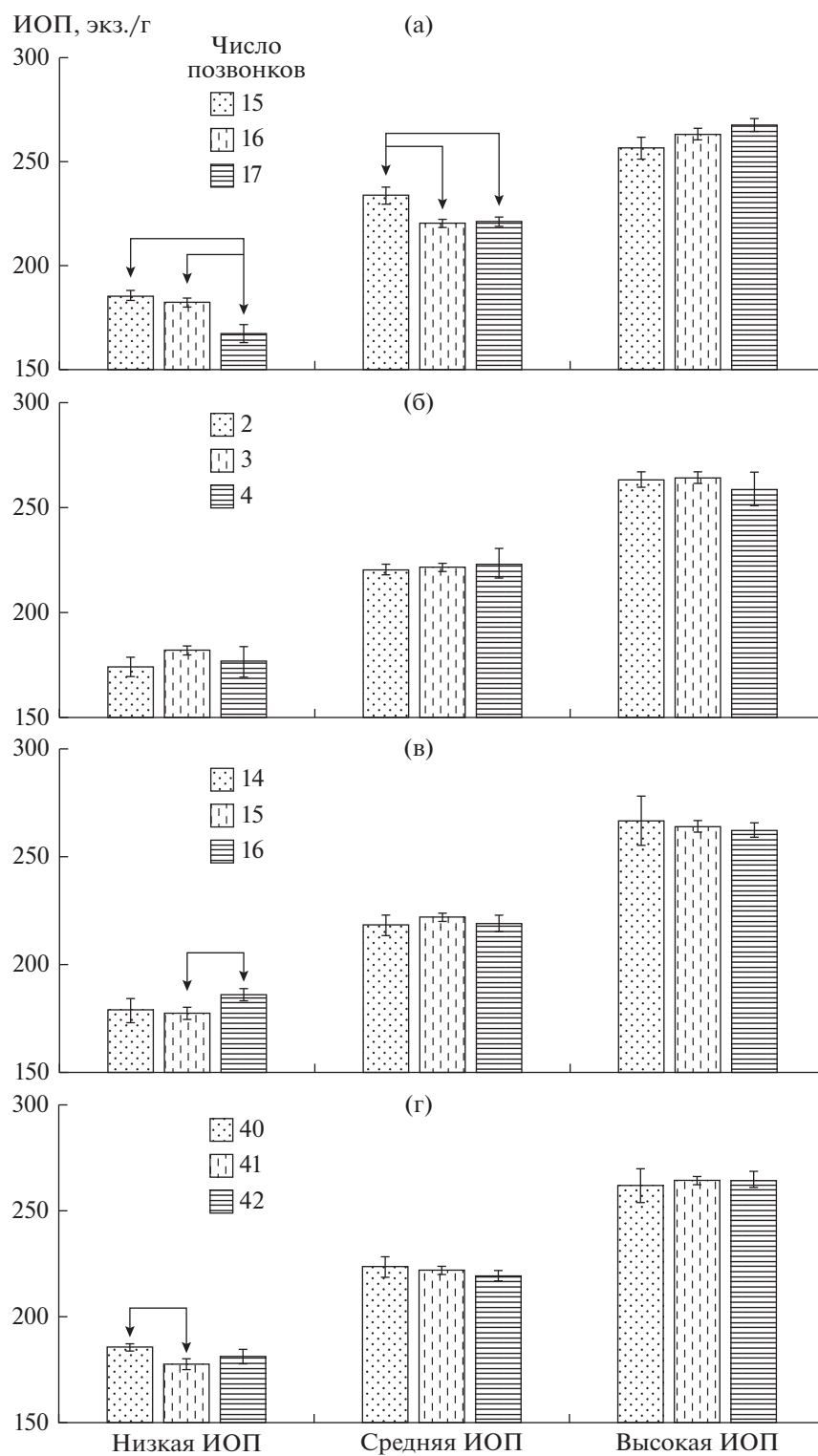


Рис. 1. Средние значения ИОП, экз./г в группах, выделенных по ее величине, у самок плотвы с разным числом позвонков в туловищном *Va* (а), переходном *Vi* (б), хвостовом *Vc* (в) отделах позвоночника и сумма позвонков в трех отделах с включением Веберовых и преуральных позвонков *Vi* (г); стрелками обозначены столбцы средних значений, статистически достоверно отличающихся друг от друга по критерию Стьюдента ($p \leq 0.05$).

следует отметить, что статистически значимые различия обнаружены для двух групп – Н.ИОП и Ср.ИОП у самок с разным числом позвонков именно в *Va*, а для группы Н.ИОП – и в *Vi*, т.е., согласно данным Изюмова и Касьянова (1995), по признакам с материнским эффектом наследования (рис. 1). Тогда как по признаку *Vi* с отцовским эффектом ни в одной из трех групп нет достоверных различий по ИОП у самок с разным числом позвонков.

Согласно полученным данным, в наибольшей степени обращает на себя внимание группа Н.ИОП. Ранее исследователями (Володин, 1983; Изюмов и др., 1983) сделано заключение о воспроизводительной способности рыб как об одном из проявлений свойств генотипа. Авторы также отмечали, что в обычных условиях преимущество в развитии получают рыбы со средней или низкой плодовитостью, у которых соотношение между генеративным и пластическим обменом близко к оптимальному. Возможно поэтому, по результатам нашего анализа, вычленилась именно группа Н.ИОП, тогда как в группе В.ИОП значения ИОП не зависели от числа позвонков.

Выводы. У плотвы из Рыбинского водохранилища наибольшая степень связи между плодовитостью и числом позвонков в отделах позвоночника выявлена для туловищного отдела *Va*, наследуемость числа позвонков в котором, согласно литературным источникам, наиболее существенна. Выделена группа низкоплодовитых самок (Н.ИОП), у которой особи, имевшие разные значения *Va*, *Vc*, *Vi*, примерно в половине случаев достоверно различались по относительной плодовитости. Сделано предположение, что у малоплодовитых самок плотвы наиболее сильно проявилось влияние генотипа на их генеративную способность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков”, тема № 121051100104-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохина Л.Е. 1969. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осенненерестующей салаки. М.: Наука.
- Баканов А.И., Кияшко В.И., Сметанин М.М., Стрельников А.С. 1987. Уровень развития кормовой базы и рост рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 4. С. 609.
- Володин В.М. 1963. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 2(27). С. 266.
- Володин В.М. 1982. Плодовитость массовых видов рыб Рыбинского водохранилища. 3. Плодовитость плотвы // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 54. Л.: Наука. С. 47.
- Володин В.М. 1983. Некоторые аспекты изучения плодовитости рыб // Пресноводные гидробионты и их биология // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 48(51). Л.: Наука. С. 151.
- Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Левин Б.А. и др. 2015. Плотва // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 263.
- Зиновьев Е.А., Треногин А.С. 2005. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в бассейне р. Камы // Вестн. Пермского ун-та. Биология. Вып. 6. С. 86.
- Изюмов Ю.Г., Володин В.М., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н. 1983. О наследственной обусловленности плодовитости плотвы Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 48(51). С. 163.
- Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1995. О наследственной обусловленности числа позвонков у плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 5. С. 594.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука.
- Кожжара А.В., Маврин А.С., 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.
<https://www.doi.org/10.31857/S0320965220060121>
- Комова Н.И. 2005. Внутривидовые особенности морфофункциональных и биохимических показателей филогенных рыб Рыбинского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук. Борок. 186 с.
<https://www.disscat.com/content/vnutrividovye-osobennosti-morfofunktsionalnykh-i-biokhimicheskikh-pokazatelei-fitofilnykh-ry>
- Комова Н.И. 2011. Динамика изменения диаметра ооцитов у плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) в нерестовый период // Рыбн. хоз-во. № 5. С. 83.
- Мироновский А.Н. 1991. Особенности изменчивости и популяционной структуры некоторых карповых рыб Волго-Каспийского и сопредельных районов. 1. Популяционная подразделенность // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 4. С. 576.
- Чеботарева Ю.В. 2018. Аномалии позвоночника и позвонковые фенотипы у сеголеток и двухлеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes), развившихся из одной выборки эмбрионов // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 84(87). С. 58.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10019>
- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г. 2021. Межгодовая изменчивость морфологических признаков сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из прибрежья Рыбинского водохранилища у поселка Борок (Ярославская область) // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 6. С. 635.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221060059>
- Шатуновский М.И. 2006. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости плодовитости у рыб // Изв. РАН. Сер. Биол. № 2. С. 244.

- Шатуновский М.И., Рубан Г.И. 2009. Экологические аспекты возрастной динамики показателей воспроизводства рыб // Экология. № 5. С. 339.
- Aguirre W.E., Walker K., Gideon S. 2014. Tinkering with the axial skeleton: Vertebral number variation in ecologically divergent three spine stickleback populations // Biol. J. Lin. Soc. Lond. V. 113. Is.1. P. 204. <https://doi.org/10.1111/bij.12316>
- Ando D., Mano S., Koide N., Nakajima M. 2008. Estimation of heritability and genetic correlation of number of abdominal and caudal vertebrae in masu salmon // Fish. Sci. V. 74. Is. 2. P. 293. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2008.01531.x>
- De Clercq A., Perrott M.R., Davie P.S. et al. 2018. Temperature sensitive regions of the Chinook salmon vertebral column: Vestiges and meristic variation // J. Morphol. V. 279. Is. 9. P. 1301. <https://doi.org/10.1002/jmor.20871>
- Kiso S., Miyake T., Yamahira K. 2012. Heritability and genetic correlation of abdominal and caudal vertebral numbers in latitudinal populations of the medaka *Oryzias latipes* // Environ. Biol. Fish. V. 93. Is. 2. P. 185. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9904-1>
- Komova N.I. 2016. Comparative analysis of generative parameters of the roach *Rutilus rutilus* (L., 1758) in the Volga reach of the Rybinsk reservoir // Inland Water Biol. V. 9. № 3. P. 289. <https://doi.org/10.1134/S1995082918030069>
- Krylov V.V., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu. G. 2016. Delayed consequences of extremely low-frequency magnetic fields and the influence of adverse environmental conditions on roach *Rutilus rutilus* embryos // J. Fish Biol. V. 88. № 4. P. 1283. <https://doi.org/10.1111/jfb.12869>
- Lindsey C.C. 1988. Factors controlling meristic variation // Fish Physiol. V. XI B. San Diego: Academic Press. P. 197.
- Maxwell E.E., Wilson L.A.B. 2013. Regionalization of the axial skeleton in the 'ambush predator' guild – are there developmental rules underlying body shape evolution in ray-finned fishes? // BMC Evol. Biol. V. 13. № 265. P. 1. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-265>
- Ward A.B., Mehta R.S. 2014. Differential occupation of axial morphospace // Zoology. V. 117. Is. 1. P. 70. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2013.10.006>
- Witten P.E., Hall B.K. 2015. Teleost skeletal plasticity: modulation, adaptation, and remodeling // Copeia. V. 103. № 4. P. 1. <https://doi.org/10.1643/CG-14-140>
- Wong S.F.L., Agarwal V., Mansfield J.H. et al. 2015. Independent regulation of vertebral number and vertebral identity by microRNA-196 paralogs // Proceedings of the National Academy of Sciences [PNAS]. V. 112. № 35. P. 1. <https://doi.org/10.1073/pnas.1512655112>
- Yamahira K., Nishida T. 2009. Latitudinal variation in axial patterning of the medaka (Actinopterygii: Adrianichthyidae): Jordan's rule is substantiated by genetic variation in abdominal vertebral number // Biol. J. Lin. Soc. Lond. V. 96. P. 856.
- Yamahira K., Nishida T., Arakawa A., Iwaisaki H. 2009. Heritability and genetic correlation of abdominal versus caudal vertebral number in the medaka (Actinopterygii: Adrianichthyidae): genetic constraints on evolution of axial patterning? // Biol. J. Lin. Soc. Lond. V. 96. P. 867.

Relationship between Fecundity and the Number of Vertebrae in the Roach *Rutilus rutilus* of the Rybinsk Reservoir

N. I. Komova*

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

*e-mail: komovanadiv@yandex.ru

The data on the number of vertebrae in the vertebral column regions in different relative fecundity groups of roach are given. The average value of the number of vertebrae in the abdominal region turned out to be the smallest in low fecundity fishes. When comparing the average values of relative fecundity in females with different numbers of vertebrae in the vertebral column, a group of low fecundity fishes was identified. In it, individuals with 17 vertebrae in the abdominal region had a statistically significantly lower relative fecundity, and those with 16 in the caudal and a total of 40 vertebrae in the vertebral column had a significantly higher fecundity than individuals with a different number of vertebrae in these regions. In highly fecundity females, no differences in fecundity between fish with different numbers of vertebrae in regions were noted.

Keywords: roach (*Rutilus rutilus*), relative fecundity, vertebral column regions, number of vertebrae, Rybinsk reservoir

УДК [576.5:667.6:535.39](262.5)

КОМПЛЕКСЫ ГРИБОВ НА ПЛАСТИНАХ, ПОКРЫТЫХ ПРОТИВООБРАСТАЮЩЕЙ КРАСКОЙ, МОДИФИЦИРОВАННОЙ НАНОЧАСТИЦАМИ

© 2023 г. Н. И. Копытина^{a, *}, Н. А. Андреева^{b, c}, О. С. Сизова^{b, c}, А. А. Мосунов^b,
В. П. Евстигнеев^b, Е. А. Бочарова^d

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

^bСевастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

^cИнститут природно-технических систем, Севастополь, Россия

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

*e-mail: kopytina_n@mail.ru

Поступила в редакцию 08.09.2022 г.

После доработки 15.02.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

В Севастопольской бухте (Черное море) осенью 2021 г. исследованы комплексы грибов на пластинах из оргстекла, окрашенных противобрастающей эмалью Биопласт-52 (контроль) и покрытиях на ее основе, модифицированных наночастицами (НЧ) Zn-FeO, ZnO и Fe-CuO. Идентифицированы 16 видов грибов, относящиеся к семи родам, пяти семействам, пяти порядкам и трем классам отдела Ascomycota. В видовом составе доминировали представители родов *Aspergillus* (семь видов) и *Alternaria* (четыре вида). Количество видов грибов, выделенных на субстратах, изменялось от четырех (с НЧ ZnO) до восьми (Биопласт-52 и с НЧ Zn-FeO), по времени экспозиции — от 3 (14-е сут) до 14 видов (61-е сут). На покрытии, модифицированном НЧ Fe-CuO, отсутствовали представители родов *Aspergillus* и *Alternaria*. На покрытии с НЧ ZnO обнаружены только виды рода *Aspergillus*. На этих покрытиях выявлены наименьшие численность и количество видов грибов. Наночастицы Fe-CuO и ZnO усиливали противобрастающие свойства эмали Биопласт-52.

Ключевые слова: обрастание, наночастицы металлов, грибостойкость, видовая структура микоконплексов, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965223040137, **EDN:** RWFRTA

ВВЕДЕНИЕ

Среди проблем оптимального природопользования в Мировом океане одна из важнейших — управление процессами обрастания и коррозии. В прошлом веке было предложено и апробировано большое количество методов защиты металлов от обрастания. Экологическая опасность в большинстве случаев определяется наличием применяемого биоцида и его типом в лакокрасочном покрытии. Выщелачиваясь в окружающую среду, биоциды препятствуют оседанию и/или прикреплению обрастателей (Карпов и др., 2007). В противокоррозионных красках применяют биоактивные металлы Ag, Cu, Zn и оксиды ZnO, CuO, Cu₂O, V₂O₅, Al₂O₃, MgO, TiO₂, Co₃O₄. Оксиды металлов применяют более широко, поскольку их токсичность ниже.

Сокращения. НЧ — наночастицы; БП — пластины, покрытые эмалью Биопласт-52 (контрольные).

Для микроорганизмов в качестве микроэлементов необходимы металлы с низкой (Fe, Mo и Mn) и высокой токсичностью (Zn, Ni, Cu, V, Co, W и Cr). Микроэлементы в естественной концентрации участвуют в образовании ферментов, гормонов, витаминов, а также в ряде физиологических функций. В повышенных концентрациях Zn или Ni, и особенно Cu (II) приводят к гибели организмов вследствие блокирования ферментативных систем, денатурации белков и т.д. (Багаева и др., 2013).

Известно, что представители родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma* способны к деградации большого числа различных материалов: вызывают коррозию металлов и сплавов, повреждают полимерные и лакокрасочные материалы, масла, смазки, нефть, стекло, кожу, ткани, бумагу и другие (Артемчук, 1981; Семенов и др., 2008; Erofeev et al., 2012; Сахно и др., 2018). Грибы способны продуцировать органические кислоты: щавеле-

левую, молочную, уксусную, фосфорную, глицериновую, лимонную, глюконовую, фумаровую, яблочную и янтарную. Большой спектр кислот синтезируют грибы сем. *Aspergillaceae* (рода *Aspergillus* и *Penicillium*) (Баринова и др., 2010). Разработаны ГОСТы для выполнения испытаний на устойчивость к воздействию плесневых грибов таких материалов, как лакокрасочные покрытия,¹ технические изделия,² полимерные материалы³ и другие.

Под воздействием бактерий и микромицетов на поверхности металлов физико-химические процессы, начинают проявляться уже на начальном этапе и зависят от природы металла и вида микроорганизма. В опытах с культурами бактерий и грибов, через одни—пять суток с начала экспозиции на торцах металлов происходит накопление прозрачной жидкости (экссудата) с рН 8—11. В воде под воздействием химических реакций с участием активных форм кислорода (механизм изложен в работе (Карташов и др., 2013)) происходит образование O_2^- . Он становится главным реагентом процесса, а после разрушения оксидной пленки способен хемосорбироваться на поверхности металла и вызывать его разрушение. Образующийся в результате жизнедеятельности микроорганизмов O_2^- переходит во внешнюю среду. Установлено, что существует связь между способностью микроорганизма секретировать супероксидный анион-радикал O_2^- и степенью коррозионного разрушения различных металлов (Челнокова, 2011; Карташов и др., 2013). В лабораторных экспериментах микромицеты *Aspergillus niger* Tiegh. 1867, *A. flavus* Link 1809 и *Penicillium chrysogenum* Thom 1910, *P. aurantiogriseum* Dierckx 1901 (= *P. cyclopium*), *Talaromyces funiculosus* (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert 2011 (= *P. funiculosum* Thom 1910) и *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. 1912 уже на начальных сроках экспозиции активно разрушают цинк, сталь 12хН10Т и оцинкованную сталь Ст 10 (Челнокова, 2011).

Применение биметаллических НЧ, содержащих два металла, с разделенными компонентами на уровне одной частицы со структурой “ядро—оболочка” или “янус”—наночастицы, позволяет совмещать биологическую активность металлов. Выявлены противоопухолевые и антимикробные

свойства биметаллических НЧ (Бакина и др., 2018; Ложкомоев и др., 2018).

В настоящем исследовании выдвинута гипотеза о потенциальной эффективности биметаллических НЧ для использования их в составе противообрастающих покрытий.

Цель работы — изучить динамику численности и особенности видового состава микромицетов на пластинах, покрытых противообрастающей краской, модифицированной НЧ, в прибрежной зоне Черного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В Севастопольской бухте Черного моря в период с 26.09. по 25.11.2021 г. проводили исследования грибов в сообществах перифитона. Акватория бухты подвержена значительной антропогенной нагрузке: недалеко от места установки пластин находится корабельная стоянка, причал городских катеров, выпуск сточных вод без очистки и “дикий” пляж.

В эксперименте использовали пластины из оргстекла (полиметилакрилат) размером $10.0 \times 15.0 \times 0.3$ см, окрашенных эмалью Биопласт-52, модифицированной наночастицами Zn-FeO, ZnO и Fe-CuO, которые обладают антибактериальными и фунгицидными свойствами (Al-Fori et al., 2014; Lozhkomoev et al., 2018; Aldalbahi et al., 2020; Сенаторова и др., 2021). БП служили контролем. Противообрастающая эмаль Биопласт-52 содержит пониженное количество токсинов и представляет собой суспензию неорганических соединений меди (пигмент) в растворе винилового пленкообразователя, модифицированного эпоксидной и акриловой смолами, в органических растворителях. Покрытие на основе эмали, нанесенное одним слоем толщиной 100—120 мкм по антикоррозионному покрытию, обеспечивает защиту от обрастания в течение не менее полутора лет. Скорость выщелачивания меди 10—20 мг/см² в сутки.^{4,5} В документе не указаны массовая доля (%), формы соединений меди и их соотношения.

В эмаль Биопласт-52 в режиме постоянного перемешивания добавляли навеску наночастиц небольшими порциями до достижения 5%-ной массовой доли исследуемого вещества. Полученное покрытие кистью наносили на пластины и высушивали на воздухе при комнатной температуре не менее двух суток. Исследование скорости выщелачивания не проводили. Биметаллические НЧ металлов получены от коллег из Института

¹ ГОСТ 9.050-75 Группа Т99. Межгосударственный стандарт. Единая система защиты от коррозии и старения покрытия лакокрасочные. Методы лабораторных испытаний на устойчивость к воздействию плесневых грибов.

² ГОСТ 9.048-89 Единая система защиты от коррозии и старения. Изделия технические. Методы лабораторных испытаний на стойкость к воздействию плесневых грибов.

³ ГОСТ 9.049-91 Единая система защиты от коррозии и старения. Материалы полимерные и их компоненты. Методы лабораторных испытаний на стойкость к воздействию плесневых грибов.

⁴ Эмаль “Биопласт-52”. 2017. Технические условия. ТУ 20.30.12.130-002-03218320-2017. Дата введения 05.09.2017 г.

⁵ Свидетельство о государственной регистрации 2018. ВУ.70.06.01.008.Е.001139.18 от 26.03.2018. Евразийский экономический Союз. Минск.

физики прочности и материаловедения СО РАН, г. Томск.

Пластины устанавливали в рамку на расстоянии 1 см друг от друга и погружали на глубину от 1.5 м перпендикулярно поверхности воды. Пластины, рамки и крепежную проволоку обрабатывали 96%-ным этанолом для уничтожения микроорганизмов на их поверхностях. Субстраты извлекали из воды на 3-и, 14, 21 и 61-е сутки экспозиции. Всего изучено 16 образцов. В период исследования температура воды понизилась от 23.5 до 16.6°C, соленость варьировала от 16.6 до 18.1‰, pH от 8.2 до 8.5.

После поднятия из воды каждую пластину упаковывали в стерильный полиэтиленовый пакет, образцы доставляли в лабораторию в сумках-холодильниках. Пленку микрообрастаний снимали стерильной палочкой-тампоном в заранее подготовленные пробирки с 5 мл стерильной морской воды. Грибы выделяли на средах Сабуро с глюкозой (производитель компания Биотехновация, г. Электрогорск) и Чапека (производитель ООО «НПЦ Биокомпас – С», г. Углич), приготовленных на морской воде. Для подавления роста бактерий в 1 л среды добавляли 1 мл 3%-ного спиртового раствора левомицетина. В чашки Петри вносили по 0.2 мл суспензии с обростом, материал засевали по две повторности на каждую среду и инкубировали в термостате при температуре 18–20°C. Колонии грибов подсчитывали на 10–14-е сут. Количество колониеобразующих единиц (КОЕ) грибов рассчитывали на 1 см² поверхности пластин по формуле, предложенной авторами:

$$M = AV_1/V_2S, \quad (1)$$

где M – количество микромицетов, КОЕ/см²; A – среднее количество колоний, выросших на чашке Петри; V_1 – объем исходной суспензии со взвесью оброста; V_2 – объем высеваемой суспензии; S – площадь поверхности исследуемого объекта (см²).

Грибы идентифицировали по “морфолого-культуральным признакам”, используя определители грибов (Билай, Коваль, 1988; De Hoog et al., 2000; Pathogenic..., 2002 и др.) Современные названия и таксономическая принадлежность видов грибов соответствуют электронной международной базе данных Index Fungorum.⁶ Микропрепараты грибов исследовали с применением светового биологического микроскопа Levenhuk 74-T при увеличении ×400.

Экологический анализ микокомплексов (группа видов грибов, занимающих одно местообитание) проведен по следующим структурным

показателям: число колониеобразующих единиц (КОЕ/см²), количество видов в комплексах, видовой состав (видовая структура).

Данные обрабатывали с помощью программы MS Excel и пакета статистических программ PRIMER® 5.2.8 (Clarke et al., 2014). Для таксономической характеристики комплексов грибов применяли индексы таксономического разнообразия – индекс средней таксономической отличительности (или таксономического своеобразия) Δ^+ (Average Taxonomic Distinctness index, AvTD) и индекс вариативности Δ^+ (Variation in Taxonomic Distinctness index, VarTD) (функция TAXDTEST) (Clarke, Warwick, 2001; Clarke et al., 2014). Индексы вычисляли на основании данных о наличии или отсутствии вида с учетом родственных отношений между видами, представленными в виде филогенетического древа (от вида до отдела) в каждой пробе. Это позволило дать статистическое обоснование родства структуры в пределах сообщества. Индекс Δ^+ – средняя длина связей в ряду видов таксономического древа и отражает вертикальные связи, рассчитан по формуле:

$$\Delta^+ = [\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}] / [n(n-1)/2], \quad (2)$$

где n – количество видов в выборке, и ω_{ij} – мера таксономического различия, заданная длиной пути, который связывает виды i и j в иерархической классификации Линнея.

Индекс Δ^+ – это дисперсия парных длин родственных связей, воспроизводит горизонтальную пропорцию сообщества (число таксонов на каждом уровне иерархического древа:

$$\Delta^+ = [\{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}^2\} / \{n(n-1)/2\}] - [\Delta^+]^2, \quad (3)$$

обозначения такие же, как в формуле (2).

Преимущество использованного метода: значения индексов не зависят от размера проб; числа взятых проб; численности и количества видов в образце; имеется возможность сравнивать с архивными данными, представленными списком видов. Данные, представленные в виде таблицы с указанием количества таксонов разного ранга и их соотношениями, не показывают общности филогенетической структуры. Графики таксономических индексов визуальное отображают различия структуры таксонов, а также позволяют получить статистически надежную оценку филогенетической структуры в условиях влияния различных экологических факторов (Clarke, Warwick, 2001; Clarke et al., 2014).

Сходство видового состава микокомплексов грибов вычислено по коэффициенту Брея-Кёпте-са (функция Similarity) (Clarke, Warwick, 2001; Clarke et al., 2014).

⁶ Электронная международная база данных Index Fungorum [Электронный ресурс]. – URL: <https://indexfungorum.org/Names/Names.asp> (Дата обращения 01.08.2022).

Таблица 1. Видовой состав грибов в разные сроки экспозиции на пластинах с различным покрытием

Вид гриба	Время экспозиции, сут				Варианты покрытия пластин			
	3	14	21	61	БП	Zn-FeO	ZnO	Fe-CuO
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. 1912 ^a	—	—	+	+	—	+	—	—
<i>Al. arborescens</i> E.G. Simmons 1999	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>Alternaria</i> spp.	—	—	+	+	—	+	—	—
<i>Al. tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire 1933	—	—	+	+	—	+	—	—
<i>Aspergillus carbonarius</i> (Bainier) Thom 1916	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>A. flavus</i> Link 1809 (= <i>A. oryzae</i> (Ahlb.) Cohn 1883) ^c	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>A. fumigatus</i> Fresen. 1863	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>A. granulatus</i> Raper & Thom 1944	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>A. niger</i> Tiegh. 1867 ^{a, b, c}	+	—	—	+	+	+	+	—
<i>Aspergillus</i> spp.	+	—	—	+	+	—	+	—
<i>A. terreus</i> Thom 1918 ^{a, b, c}	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>Cladophialophora</i> spp.	—	+	—	+	+	—	—	+
<i>Cladosporium</i> spp.	—	+	—	+	—	+	—	+
<i>Penicillium citrinum</i> Thom 1910	+	—	—	—	—	—	—	+
<i>Sarocladium ochraceum</i> (Onions & G.L. Barron) Summerb. 2011	+	—	—	—	+	+	—	+
<i>Stachybotrys chartarum</i> (Ehrenb.) S. Hughes 1958	+	—	—	—	+	+	—	+
Светлый мицелий	+	+	+	+	+	+	+	—
Темный мицелий	—	—	—	+	—	—	—	+

Примечание. “+” — вид присутствует; “—” — вид отсутствует; Виды грибов, указанные как обязательные при выполнении испытаний на устойчивость к воздействию плесневых грибов: “^a” — ГОСТ 9.050-75. Покрытия лакокрасочные; “^b” — ГОСТ 9.048-89. Изделия технические; “^c” — ГОСТ 9.049-91. Материалы полимерные и их компоненты.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В воде первичную пленку обрастания образуют микроскопические организмы различных таксономических групп: бактерии, цианобактерии, микроводоросли, микроскопические грибы.

Всего идентифицировано 16 видов грибов, относящихся к семи родам, пяти семействам, пяти порядкам, трем классам отдела Ascomycota, также выделены стерильные светлый и темный мицелии. В видовом составе доминировали представители родов *Aspergillus* (семь видов) и *Alternaria* (четыре вида) (табл. 1).

Грибы обнаружены в 68.8% проб. Средняя численность микромицетов на всех субстратах за время экспозиции была низкой — 0–6.4 КОЕ/см². Общее число видов, выделенных на субстратах, изменялось от четырех (ZnO) до восьми (БП и Zn-FeO). В анализе таксономической структуры присутствие мицелия не учитывали как вид микромицета. Динамика численности и количества видов грибов показаны на рис. 1.

Общая тенденция динамики численности грибов на субстратах сводилась к понижению численности и уменьшению количества видов к 21-м

суткам экспозиции, за исключением поверхности с НЧ Zn-FeO.

Видовому составу грибов уделяют особое внимание при испытаниях на стойкость к воздействию плесневых грибов большого числа материалов (ГОСТ 9.050-75; ГОСТ 9.048-89; ГОСТ 9.049-91). Видовая структура комплексов грибов контрольных пластин (БП) имела наибольшее сходство с микоконкомплексом всех вариантов покрытия — от 40.0% (Fe-CuO) до 44.4% (Zn-FeO). По восемь видов отмечено на покрытиях Zn-FeO. На них обнаружены три общих вида, что объясняет их максимальное сходство. В комплексах покрытий ZnO и Fe-CuO не было общих видов грибов, сходство структуры было 0.0%.

Для выявления различий таксономических структур микоконкомплекс, развивающихся на покрытиях, построены графики таксономических индексов (рис. 2).

Минимальное значение Δ^+ (рис. 2а) зарегистрировано на пластинах с ZnO ($\Delta^+ = 16.67$) — под нижней границей доверительной воронки. В микоконкомплексе присутствовали только представители рода *Aspergillus* (сем. Aspergillaceae). Сгруп-

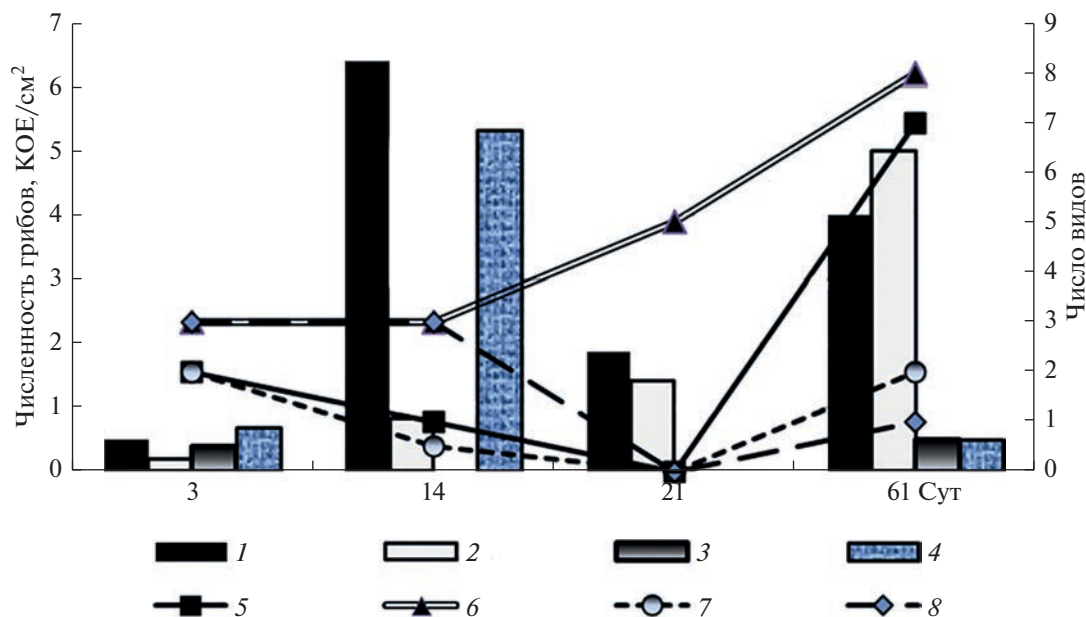


Рис. 1. Динамика численности (1–4) и количества видов грибов (5–8) в течение эксперимента на пластинах с покрытиями. 1, 5 – БП (контроль); 2, 6 – Zn-FeO; 3, 7 – ZnO; 4, 8 – Fe-CuO.

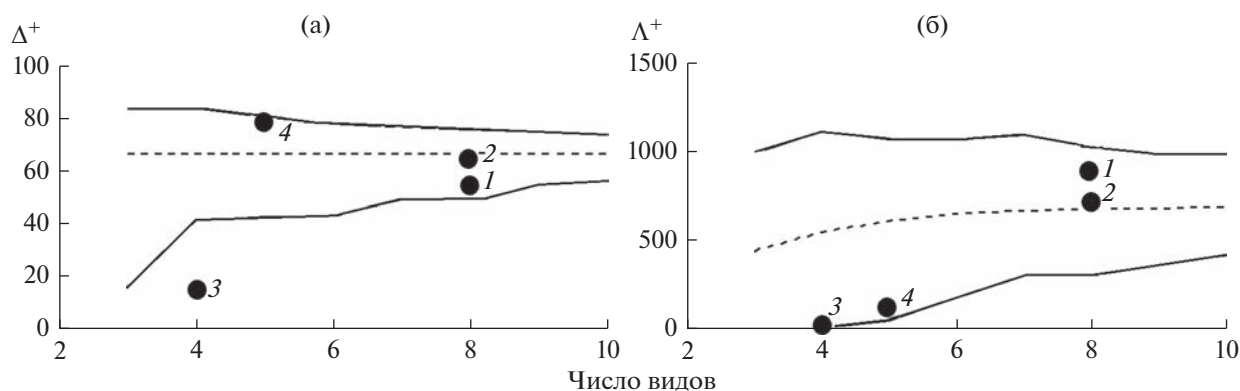


Рис. 2. Значения таксономических индексов Δ^+ (а) и Λ^+ (б) для микокомплексов на пластинах с различным покрытием, рассчитанных согласно списку видов, обнаруженных на всех субстратах. Здесь и на рис 3, сплошной линией обозначена воронка 95%-ной вероятности, пунктирной – средняя величина индекса, ● – значения индексов Δ^+ и Λ^+ для микокомплексов на пластинах БП: 1 – контроль; 2 – с Zn-FeO; 3 – ZnO; 4 – Fe-CuO.

пированность видов по небольшому числу родов происходит при воздействии неблагоприятных условий (Clarke, Warwick, 2001). Максимальное значение индекса ($\Delta^+ = 78.33$) получено на пластинах с Fe-CuO (на верхней границе доверительной воронки). В составе комплекса обнаружено пять видов грибов, соотношение вид/род равно 1, минимальное в рассматриваемых микокомплексах, и соответствует большему таксономическому разнообразию. Видовой состав микокомплексов других покрытий наиболее выровнен по вертикальной таксономической структуре, соотношение вид/род равно 1.6–2.0.

Значение индекса $\Lambda^+ = 0$ было на пластинах с покрытием с ZnO (рис. 26) – случай, когда все виды относятся к одному роду (Clarke, Warwick, 2001). Низкое значение индекса для пластин с Fe-CuO ($\Lambda^+ = 113.89$) обусловлено максимальной равномерностью распределения низших таксономических рангов по высшим.

По времени экспозиции число видов грибов изменялось от 3 (14-е сутки) до 13 (61-е сутки). Частота встречаемости видов микромицетов была очень низкой, сходство видового состава по срокам экспозиции колебалось от 18.2 (3-и и 14-е сут) до 42.1% (21-е и 61-е сут). Не выявлены виды гри-

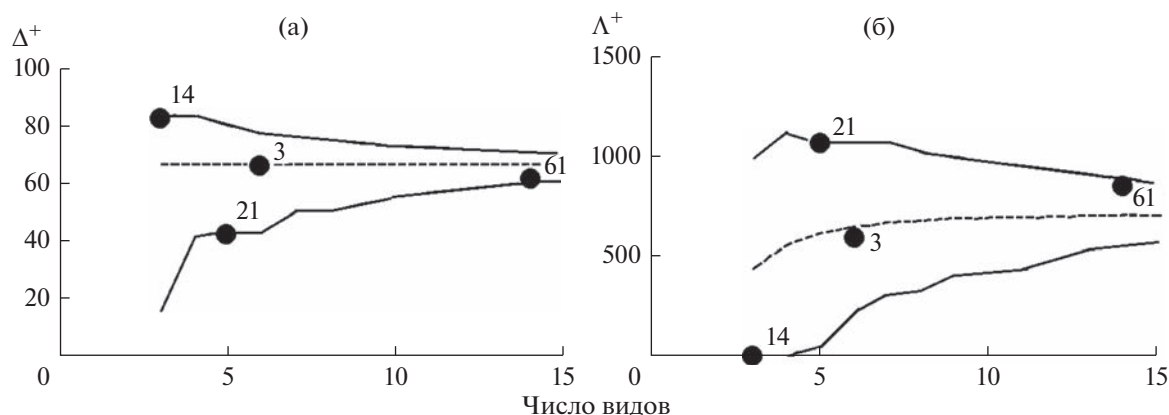


Рис. 3. Значения Δ^+ (а) и Λ^+ (б) для микокомплексов, выделенных в различные сроки экспозиции и рассчитанных согласно списку видов, обнаруженных на всех субстратах, ● — значения индексов Δ^+ и Λ^+ на 3-и, 14, 21, 61-е сутки экспозиции пластин.

бов, присутствующие во все сроки экспозиции (табл. 1).

Получены таксономические индексы, отражающие особенности структуры микокомплексов в зависимости от срока погружения пластин в море (рис. 3). Минимальное значение индекса Δ^+ (43.33) было на 21-е сутки. Выявлено четыре вида грибов из рода *Alternaria*. Следовательно, в этот период сформировались неблагоприятные условия для развития микобиоты. Максимальное значение индекса Δ^+ (83.33) зафиксировано на 14-е сутки — виды *Cladophialophora* sp., *Cladosporium* sp., соотношение вид/род = 1. Два вида принадлежат к двум семействам из двух отделов, что соответствует высокому таксономическому разнообразию.

Значение индекса Λ^+ равное нулю — наибольшая горизонтальная выравненность таксонов по родам — получено на 14-е сутки (рис. 3б). На 21-е сутки его значение было максимальным ($\Lambda^+ = 1066.67$), что указывает на большую сгруппированность видов в одном роде (зеркальное отображение индекса Δ^+).

На 14-е и 21-е сутки зарегистрировано три и пять видов соответственно, а на 21-е сутки экспозиции на всех субстратах выявлено понижение численности грибов (рис. 1). В период исследований происходила перестройка видовой структуры комплексов: на 14-е сутки из состава микобиоты выпали виды *Penicillium citrinum*, *Sarocladium ochraceum* и *Stachybotrys chartarum* (случайные виды); не выявлены представители рода *Aspergillus*; на 21-е сутки впервые обнаружены представители рода *Alternaria* (табл. 1). На 61-е сутки зафиксировано максимальное число видов, что, вероятно, связано с увеличением общей биомассы оброста и накоплением различных загрязнений на пластинах.

Наиболее выраженными свойствами грибоустойкости обладали покрытия с ZnO и с Fe-CuO.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Молекулярно-филогенетические данные, полученные для облигатно морских микромицетов (в частности, родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Coprinus*, *Exidia*, *Penicillium* и некоторых других), свидетельствуют об их наземном происхождении (Richards et al., 2012; Jones et al., 2015; 2019; Amend et al., 2019).

В нашем исследовании обнаружены виды *Alternaria alternata*, *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. terreus*, входящие в список обязательных, при испытании различных материалов на грибоустойкость (табл. 1). Так из семи видов рода *Aspergillus* на БП обнаружены пять (в том числе, *A. niger*, *A. terreus*), на покрытии с ZnO — четыре (*A. flavus*, *A. niger*), Zn-FeO — один (*A. niger*), Fe-CuO — 0. Виды рода *Alternaria* выявлены только на покрытии с Zn-FeO — четыре (в том числе *A. alternata*). Следовательно, исследуемые покрытия так же поражаются грибами, которые разлагают лакокрасочные материалы. Виды *Aspergillus* и меланинсодержащие микромицеты (в нашем случае, представители родов *Alternaria*, *Cladophialophora*, *Cladosporium*, *Stachybotrys*) известны как индикаторы нефтяного, коммунально-бытового, ливневого, а также загрязнения тяжелыми металлами (Терехова, 2007; Al-Dosary et al., 2019; Копытина, 2020). Следовательно, одной из причин развития активных редуцентов на исследуемых субстратах можно считать загрязнение поверхностей в результате высокой антропогенной нагрузки, о чем свидетельствует увеличение числа видов грибов на 61-е сутки эксперимента.

Исследования лакокрасочных композиций выявили, что их фунгитоксичные свойства, в основном, определяют пигменты (Мартинкевич, Прокопчук, 2014; Сабадаха, Прокопчук, 2014; Сабадаха и др., 2016), поэтому различия структуры

микокомплексов на поверхностях субстратов также могут быть обусловлены свойствами НЧ.

На покрытии с НЧ Fe-CuO не обнаружены виды родов *Aspergillus* и *Alternaria*, вероятно, это обусловлено повышенным присутствием ионов Cu^{2+} , которые относятся к токсичным элементам (Багаева и др., 2013). Известно, что ионы меди снижают скорость роста и спорообразование клинических штаммов *Aspergillus niger*. Отмечено, что при высоких концентрациях ионы Cu^{2+} могут оказывать ингибирующее действие на липолитическую активность некоторых штаммов *A. niger* (Баязитова и др., 2015). В обрастании медных рам, погруженных в Черное море в районе г. Севастополя сроком на 2 года, не обнаружили представителей родов *Aspergillus* и *Alternaria*, однако на стальных конструкциях выделили виды из родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium* и некоторых других, но не *Alternaria* (Артемчук, 1981). В Оманском заливе исследована противообрастающая самополирующаяся краска Interspeed® BRA640 (International Paint, Гейтсхед, Великобритания), которая содержит ~25–50% закиси меди (Cu_2O) по массе, средняя скорость выщелачивания меди 3.8 мг/см^2 в сутки. После шести месяцев экспозиции на поверхности этой краски молекулярными методами обнаружены виды *Aspergillus tubingensis* Mosseray 1934, *A. terreus*, *A. niger*, *Cladosporium halotolerans* Zalar, de Hoog & Gunde-Cim. 2007, *Alternaria* sp. (Dobretsov et al., 2021). В нашем эксперименте на покрытии с Fe-CuO, содержащем максимальную концентрацию меди, также выявлено шесть видов грибов, но не из родов *Aspergillus* и *Alternaria*. Исходя из динамики численности и видового состава микромицетов на покрытии с НЧ Fe-CuO (табл. 1, рис. 1), можно предположить, что данная композиция НЧ усиливает противообрастающие свойства эмали БП.

Минеральные и деревянные поверхности от биообрастаний хорошо защищает ZnO, если он составляет от 15.0 до 80.0% объемной концентрации пигмента (Сабадаха, Прокопчук, 2014; Сабадаха и др., 2016). Оксид цинка, полученный из водного экстракта растения *Kalanchoe blossfeldiana* Poelln. (1934), в лабораторных условиях ингибирует рост грибов *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. 1881, *Alternaria alternata* и *Helmenthosporium* sp. (Al-dalbahi et al., 2020).

Наши исследования показали, что НЧ ZnO, добавленные в состав эмали БП, в общем повышают устойчивость покрытия в морской среде, но не препятствуют развитию грибов рода *Aspergillus* (табл. 1, рис. 1).

По защитным свойствам пигменты делятся на группы: 1) ингибитивные (свинцовый сурик, основной хромат цинка, цинковый крон, цинковая пыль, алюминиевая пудра); 2) нейтральные (барит, некоторые оксиды железа); 3) стимуляторы

коррозии (некоторые оксиды железа) (Мартинкевич, Прокопчук, 2014). Вероятно, свойство НЧ FeO как стимулятора коррозии проявилось в покрытии с НЧ Zn-FeO.

Выводы. В осенний период на пластинах с противообрастающими покрытиями идентифицировано 16 видов грибов, относящихся к семи родам, пяти семействам, пяти порядкам, трем классам отдела Ascomycota. Грибы выделены в 68.8% проб. Средняя численность микромицетов на всех субстратах и по срокам экспозиции была низкой — от 0 до 6.4 КОЕ/см^2 . Число видов на субстратах изменялось от четырех ZnO до восьми (БП и Zn-FeO). По срокам экспозиции число видов грибов варьировало от 3 (14-е сутки) до 14 (61-е сутки). Выявлено влияние наночастиц на видовую структуру микромицетов: на покрытии, модифицированном НЧ Fe-CuO, не развивались грибы из родов *Aspergillus* и *Alternaria*; на покрытии с НЧ ZnO обнаружены только представители рода *Aspergillus*, а численность и количество видов грибов на этих покрытиях были наименьшие. Наночастицы Fe-CuO и ZnO усиливали противообрастающие свойства эмали БП. Необходимо продолжить исследования лакокрасочных композиций с НЧ в другие сезоны года, чтобы убедиться в перспективе их использования в качестве биоцидов в составе антикоррозионных красок.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работы по синтезу НЧ, изготовлению модифицированных покрытий и организации эксперимента выполнены за счет гранта РНФ 21-13-00498, <https://rscf.ru/project/21-13-00498>. Исследование микромицетов проведено за счет государственных заданий: Института биологии внутренних вод РАН “Роль прокариотных и эукариотных микроорганизмов и вирусов в структуре и функционировании водных экосистем”, № 121051100102-2 и ФИЦ Института биологии южных морей РАН “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”, № 121030300149-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемчук Н.Я. 1981. Микофлора морей СССР. М.: Наука.
- Багаева Т.В., Ионова Н.Э., Надеева Г.В. 2013. Микробиологическая ремедиация природных систем от тяжелых металлов. Казань: Казанск. ун-т.
- Бакина О.В., Глазкова Е.А., Сваровская Н.В. и др. 2018. Магнитные наночастицы Cu/Fe с противоопухолевой активностью // Сиб. онкол. журн. Т. 17. № 1. С. 19. <https://doi.org/10.21294/1814-4861-2018-17-1-19-25>
- Баринова К.В., Власов Д.Ю., Шупарев С.М. и др. 2010. Органические кислоты микромицетов, изолиро-

- ванных с каменистых субстратов // Микология и фитопатология. Т. 44. Вып. 2. С. 137.
- Баязитова А.А., Глушко Н.И., Лисовская С.А. и др. 2015. Влияние солей Cu^{2+} на ферментативную активность клинических изолятов *Aspergillus niger* // Уч. зап. Казанск. ун-та. Серия: Естественные науки. Т. 157. Кн. 4. С. 39.
- Билай В.И., Коваль Э.З. 1988. Аспергиллы. Определитель. Киев: Наукова думка.
- Карпов В.А., Ковальчук Ю.Л., Полтаруха О.П., Ильин И.Н. 2007. Комплексный подход к защите от морского обрастания и коррозии. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Карташов В.Р., Челнокова М.В., Калинина А.А. и др. 2013. Генерация O_2 микроорганизмами и его роль в биологической коррозии металлов // Тр. Нижегород. гос.-техн. ун-та им. Р.Е. Алексеева. № 1(98). С. 242.
- Копытина Н.И. 2020. Микобиота пелагиали Одесского региона северо-западной части Черного моря // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 52. С. 140. <https://doi.org/10.17223/19988591/52/8>
- Ложкомоев А.С., Бакина О.В., Глазкова Е.А. и др. 2018. Закономерности формирования антимикробных микро/нанокмполитов при окислении биметаллических наночастиц Al/Zn // Журн. физ. химии. Т. 92. № 12. С. 1958. <https://doi.org/10.1134/S0044453718120270>
- Мартинкевич А.А., Прокопчук Н.Р. 2014. Пигменты для современных лакокрасочных материалов. Минск: Белорус. гос. тех. ун-т.
- Сабадаха Е.Н., Прокопчук Н.Р. 2014. Разработка биоазащитного лакокрасочного материала для внутренних работ по минеральной поверхности // Тр. Белорус. гос. тех. ун-та. Химия, технология орган. веществ и биотехнол. № 4. С. 26.
- Сабадаха Е.Н., Прокопчук Н.Р., Шутова А.Л. 2016. Принципы снижения экологической нагрузки при окрашивании деревянной поверхности биоазащитным лакокрасочным материалом // Тр. Белорус. гос. тех. ун-та. № 4. С. 225.
- Сахно О.Н., Селиванов О.Г., Чухланов В.Ю. 2018. Биостойкость полимерных материалов и методы ее оценки. Учебное пособие. Владимир: Изд-во Владимир. гос. ун-та.
- Семенов С.А., Гумаргалиева К.З., Заиков Г.Е. 2008. Характеристики процессов и особенности повреждения материалов техники микроорганизмами в условиях эксплуатации // Вестник МИТХТ. Т. 3. № 2. С. 3.
- Сенаторова Д.Д., Никитян А.Н., Давыдова О.К. 2021. Визуализация и антимикробная активность синтезированных наночастиц металлов в отношении бактерий *Escherichia coli* и *Staphylococcus aureus* // Шаг в науку. № 3. С. 21.
- Терехова В.А. 2007. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука.
- Челнокова М.В. 2011. Стимулированная микромицетам коррозия металлов: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. Нижний Новгород. 25 с.
- Aldalbahi A., Alterary S., Almoghaim R.A.A. et al. 2020. Greener synthesis of zinc oxide nanoparticles: characterization and multifaceted applications // Molecules. № 25(18). P. 4198. <https://doi.org/10.3390/molecules25184198>
- Al-Dossary M.A., Abood S.A., AL-Saad H.T. 2019. Biodegradation of crude oil using *Aspergillus* species // J. Biol. Agriculture and Healthcare. V. 9. № 4. P. 60. <https://doi.org/10.7176/JBAH/9-4-09>
- Al-Fori M., Dobretsov S., Myint M.T., Dutta J. 2014. Anti-fouling properties of zinc oxide nanorod coatings // Biofouling. № 30(7). P. 871. <https://doi.org/10.1080/08927014.2014.942297>
- Amend A., Burgaud G., Cunliffe M. et al. 2019. Fungi in the marine environment: open questions and unsolved problems // Ecol. and Evolution. Sci. V. 10(2). e01189-18. <https://doi.org/10.1128/mBio.01189-18>
- Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J., Warwick R.M. 2014. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: PRIMER-E.
- Clarke K.R., Warwick R.M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: Variation in taxonomic distinctness // Mar. Ecol. Progr. Ser. № 216. P. 265. <https://doi.org/10.3354/MEPS216265>
- De Hoog G.S., Guarro J., Gene J., Figueras M.J. 2000. Atlas of clinical fungi. Utrecht: Reus.
- Dobretsov S., Al-Shibli H., Maharachchikumbura S.S.N., Al-Sadi A.M. 2021. The Presence of Marine Filamentous Fungi on a Copper-Based Antifouling Paint // Appl. Sci. V. 11. P. 8277. <https://doi.org/10.3390/app11188277>
- Erofeev V.T., Bogatov A.D., Bogatova S.N. et al. 2012. Influence of the operational environment on biological firmness of building composite // Magazine of Civil Engineering. № 33(7). P. 23. <https://doi.org/10.5862/MCE.33.3>
- Jones E.B.G., Pang K.-L., Abdel-Wahab M.A. et al. 2019. An online resource for marine fungi // Fungal Diversity. № 96. P. 347. <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00426-5>
- Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J. et al. 2015. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota // Fungal Diversity. № 73(1). P. 1. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0339-4>
- Lozhkomoiev A.S., Lerner M., Pervikov A. et al. 2018. Development of Fe/Cu and Fe/Ag bimetallic nanoparticles for promising biodegradable materials with antimicrobial effect // Nanotechnologies in Russia. V. 13(1–2). P. 18. <https://doi.org/10.1134/S1995078018010081>
- Pathogenic fungi in humans and animals. 2002. New York: CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203909102>
- Richards T.A., Jones M.D., Leonard G., Bas D. 2012. Marine fungi: their ecology and molecular diversity // Ann. Rev. Mar. Sci. № 4. P. 495. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100802>

Communities of Fungi on Plates Coated with Antifouling Paint Modified by Nanoparticles

**N. I. Kopytina^{1, *}, N. A. Andreeva^{2, 3}, O. S. Sizova^{2, 3}, A. A. Mosunov³,
V. P. Evstigneev³, and E. A. Bocharova⁴**

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

²*Sevastopol State University, Sevastopol, Russia*

³*Institute of Natural and Technical Systems, Sevastopol, Russia*

⁴*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

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

In the Sevastopol Bay (Black Sea), in the autumn period of 2021, fungal complexes were studied on plexiglass plates painted with anti-fouling enamel Bioplast-52 (control) and coatings based on it modified with nanoparticles (NP) Zn-FeO, ZnO and Fe-SiO₂. 16 species of fungi belonging to seven genera, five families, five orders, three classes of the Ascomycota division have been identified. The species composition was dominated by representatives of the genera *Aspergillus* (7 species) and *Alternaria* (4 species). The total number of fungal species isolated on substrates varied from 3 (with ZnO NP) to 8 (Bioplast-52) and with Zn-FeO NP), and by exposure time – from 3 (fourteenth day) to 14 species (sixty-first day). There were no representatives of the genera *Aspergillus* and *Alternaria* on the coating modified with Fe-CuO NP; only species of the genus *Aspergillus* were found on the coating with ZnO NP, the smallest number and number of fungal species were found on these coatings. Fe-CuO and ZnO nanoparticles enhanced the antifouling properties of Bioplast-52 enamel.

Keywords: fouling, metal nanoparticles, fungus resistance, species structure of communities of fungi, Black Sea

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583:627.8(285.2)

ВЛИЯНИЕ ВЫСОКОНАПОРНОЙ БРАТСКОЙ ГЭС
НА ЗООПЛАНКТОН БРАТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Ю. В. Герасимов^a, Н. Я. Поддубная^b, А. Ф. Вахненко^c, А. С. Семенова^{a, d},
С. М. Жданова^a, А. И. Цветков^a, Д. Д. Павлов^a, С. Э. Болотов^a, Э. С. Борисенко^{a, e}

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

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

^cНезависимый исследователь, Братск, Россия

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

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

*e-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 05.02.2023 г.

После доработки 03.04.2023 г.

Принята к публикации 04.04.2023 г.

При изучении экологических эффектов влияния плотины ГЭС на зоопланктон зарегулированного участка р. Ангара и воздействия ската зоопланктона на условия питания рыб Братского водохранилища в вегетационный период 2022 г. было установлено, что значимым фактором экологической дифференциации сообществ планктона верхнего бьефа Братской ГЭС выступает стратификация водной толщи. Относительно прогретого слоя эпилимниона, в холодноводном гипolimнионе развивается специфичный, обедненный видами, малообильный и низкопродуктивный планктон, который поступает в водозаборы плотины. Строгий анализ не выявил трансформации состава сообществ, статистически значимого снижения обилия и продуктивности, повышенной гибели беспозвоночных при транзите через плотину и ухудшения экологического качества воды в нижнем бьефе ГЭС. Скатывающийся из водохранилища зоопланктон (и живой, и мертвый) составляет значительную долю рациона рыб, приближающихся в период нагула максимально близко к ГЭС и образующих скопления, по плотности превышающие таковые на акватории Братского водохранилища. Полученные данные свидетельствуют об эффективной адаптации озерно-речного планктоценоза к специфическому природно-техногенному режиму работы крупного гидросооружения. Локальное воздействие Братской ГЭС не имеет экологически значимого негативного эффекта на планктон Братского водохранилища и р. Ангара, оказывает положительное влияние на рыбное население нижнего бьефа, обогащая его кормовую базу.

Ключевые слова: ГЭС, плотина, негативное воздействие, зоопланктон, обилие, смертность, рыбное население, распределение

DOI: 10.31857/S0320965223040083, **EDN:** RVSCQV

ВВЕДЕНИЕ

Масштабы гидротехнического строительства в XX в. привели к тому, что >70% основных речных бассейнов в России подверглись фрагментации или регулированию стока (Ахметшин, 2006). Эксплуатация гидросооружений, особенно крупных, накладывает дополнительные риски, связанные с тем, что техногенный режим регулирования водного стока выступает значимым фактором трансформации средовых условий и экологической динамики гидробионтов зарегулированных участков рек (Телеш, 1986; Крупа, 2008; Alhassan et al.,

2015; Rozon et al., 2018; Souza et al., 2019). Происходит изменение гидрологического режима, морфометрических и гидравлических характеристик верхних и нижних бьефов, нарушение природной ритмики речного тела — сроков замерзания и вскрытия, продолжительности ледового периода. Это ведет к перестройке гидробиоценоза и затрагивает как его фотоавтотрофный компонент (Rozon, 2016; Пономарева, Постникова, 2017), так и гетеротрофное звено (Тимохина, 1978; Громова и др., 2012; Гвоздарева и др., 2021, Щукина, 2021).

Существенный фактор негативного воздействия ГЭС на гидробионтов — скат через плотину. При этом, наиболее уязвимым звеном водной

Сокращения: ВБ — верхний бьеф ГЭС, НБ — нижний бьеф.

экосистемы выступают планктон и рыбы (Сада, 1990; Tang et al., 2014). Попадая с водным стоком на расположенные в теле плотины гидротурбины, организмы подвергаются сочетанному физическому воздействию — механическому, гидростатическому, кавитационному (Bickel et al., 2011; Schlezinger et al., 2013; Tang et al., 2014; Логинов, Гелашвили, 2016). Степень травматизации и гибели организмов при водопропуске зависит от конструктивных особенностей турбин ГЭС, технических параметров рабочих режимов их эксплуатации, применения специальных защитных технологий.

Имеющиеся в литературе оценки масштабов и вероятных причин гибели организмов при транзите через плотину ГЭС немногочисленны и противоречивы. Так, ряд исследований на основе сравнения биомассы планктона ВБ и НБ без учета положения водозаборных окон плотины дают оценку гибели планктона до 80–99% (Лашков, Постоев, 1988; Сорокин, 1990). По мнению этих авторов, основная причина гибели организмов — летальная травматизация при проходе через проточные каналы турбин ГЭС. Напротив, прямые оценки смертности планктона, выполненные методом прижизненного окрашивания и учитывающие глубинное размещение водозаборных окон и характер поступающих в них вод, дают величину доли погибших организмов при транзите через плотину ГЭС <4% (Гладышев и др., 2003; Дубовская и др., 2004). При этом, гибель планктона в НБ в данных работах связывают с резкой сменой озерных условий ВБ на речные условия в НБ. В целом, такие работы малочисленны, нередко носят разовый характер и не всегда учитывают сезонный цикл развития планктона, не выдерживают требований к одномоментному сбору материала в ВБ и НБ плотины и использованию объективных методов диагностики жизнеспособности организмов (Лепская и др., 2022).

Настоящая работа направлена на верификацию экологических рисков в части оценки негативного воздействия объектов гидроэнергетического комплекса на планктонное население крупной речной экосистемы. Удобным объектом для таких оценок служит Братская ГЭС — высоконапорная гидроэлектростанция плотинного типа на р. Ангара (Иркутская обл.) — третья по мощности (4500 МВт) и первая по среднегодовой выработке возобновляемой энергии гидроэлектростанция России (Возобновляемая..., 2018). Сооружения станции образуют крупнейшее в России по полезному объему и второе в мире по величине полного объема Братское водохранилище долинного типа с многолетним режимом регулирования стока. Пропускная способность Братской ГЭС при НПУ в среднем 4680 м³/с, пиковый расход может достигать 9980 м³/с, что обеспечи-

вает высокие риски негативного воздействия на речной планктон при его скате через плотину.

Цель работы — проанализировать экологическое влияние плотины Братской ГЭС на жизнь зоопланктона Братского водохранилища (изменение состава, обилия и смертности беспозвоночных) и оценить значение ската зоопланктона в питании рыб Братского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы материалы полевого изучения зоопланктона и рыб зарегулированного участка р. Ангара (рис. 1), проведенного в вегетационный период 2022 г.

На акватории Братского водохранилища пробы зоопланктона собирали в июле в Ангарской части водохранилища на 14 станциях: на центральном (ст. 4–11) и нижнем (Наратайское расширение — ст. 1, 3, 12–14) участках. Глубина в точках отбора проб была 7–32 м. Зоопланктон отбирали сетью Джели с замыкателем для послонного лова (диаметр входного отверстия 12 см, конус из ситоткани с размером ячеек 64 мкм). В процессе транспортировки была утрачена проба со ст. № 2, однако из-за уже принятой нумерации сетки станций их не перенумеровывали.

В мае, июле и сентябре проведены специальные исследования развития планктона в приплотинном участке водохранилища. Сообщества исследовали на четырех станциях в зоне влияния природно-техногенного режима Братской ГЭС. Пробы отбирали в ВБ и НБ плотины. Опробование водной толщи ВБ проводили с привязкой к заглуплению термоклина (в период исследований он находился на глубине 8–10 м): в слое эпилимниона (ВБ — 0–8 м) и гиполимниона (ВБ — 21–41 м). Положение термоклина уточняли по вертикальному профилю температуры, который регистрировали с использованием многопараметрического зонда YSI EXO2. Такая схема отбора позволила корректно учесть специфику вод и планктона, непосредственно поступающих в глубоководные водозаборы плотины. Оценку экологических эффектов воздействия плотины проводили на трех станциях НБ, характеризующих изменения сообществ в зоне сброса вод — НБ-1 (0.3 км ниже плотины), и его дальнейшего ската по течению реки — ст. НБ-2 (2.5 км) и НБ-3 (7 км). Зоопланктон собирали планктобаторометром Дьяченко-Кожевникова (объем 5 л) через 1 м в столбе воды на горизонтах 0–8 м (слой эпилимниона) и 21–41 м (слой гиполимниона) с последующим процеживанием через ситоткань с размером ячеек 64 мкм. В нижнем бьефе пробы отбирали ведром, процеживая через сеть 150 л воды.

Для характеристики летального действия на зоопланктон транзита через гидроагрегаты ГЭС

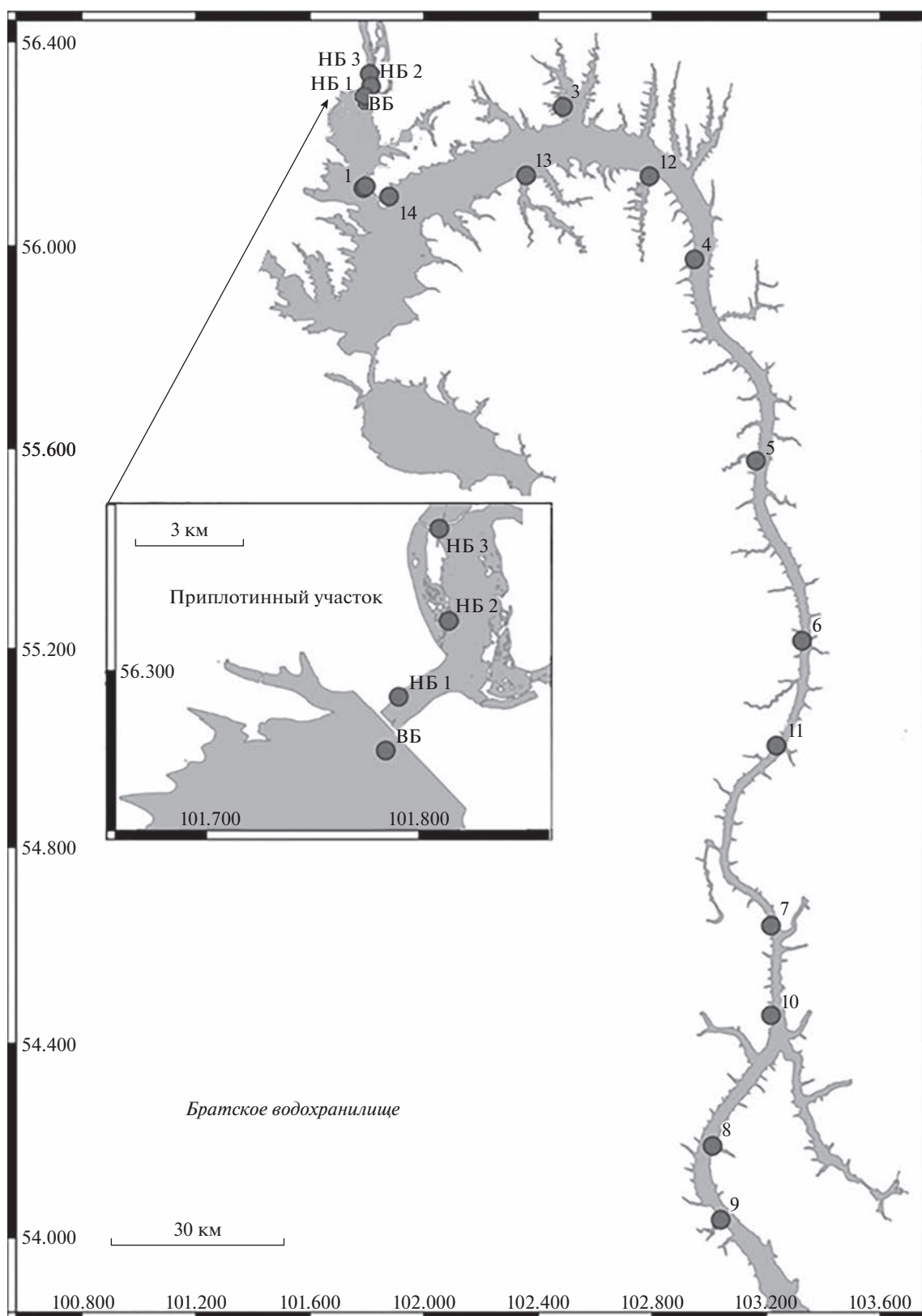


Рис. 1. Карта района со станциями отбора проб зоопланктона на акватории Братского водохранилища. ВБ — станция в верхнем бьефе у плотины Братской ГЭС; НБ-1—НБ-3 — станции в нижнем бьефе у плотины Братской ГЭС; 1–14 — станции отбора проб по акватории Братского водохранилища.

методом прижизненного окрашивания (Seepersad, Crippen, 1978; Дубовская, 2008; Bickel et al., 2008; Семенова, 2010) оценивали смертность планктонных животных — долю организмов, погибших от причин, не связанных с потреблением хищниками (Дубовская и др., 2004). Для этого свежесобранную пробу зоопланктона количественно переносили и в течение 15 мин выдерживали в стейнере с 7.5%-ным раствором анилинового голубого красителя. Окрашенную таким способом пробу затем отмывали от красителя профильтрованной через ситоткань водой и фиксировали 4%-ным формалином. Окрашенные пробы собирали в 2–3-кратной повторности.

Камеральную обработку проб проводили под стереоскопическим микроскопом в камере Богорова по общепринятой в гидробиологии методике (Методические..., 1982) с использованием определителей (Кутикова, 1970; Определитель..., 2010; Коровчинский и др., 2021). Биомассу зоопланктона рассчитывали на основе уравнений размерно-массовой зависимости (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979).

Зоопланктон оценивали по видовому богатству и удельному видовому богатству (Sp) — среднему числу видов в одной пробе, численности ($N_{\text{общ}}$), биомассе ($B_{\text{общ}}$) и суточной продукции ($P_{\text{собщ}}$). Доминантные виды выделяли по относительной численности и биомассе: для многовидовых сообществ акватории водохранилища к доминантным относили виды с относительным обилием $\geq 5\%$, для обедненных видами планктона приплотинного участка за нижнюю границу доминирования принимали $\geq 15\%$ обилия сообщества. Экологическое качество природных вод оценивали на основе индекса сапробности S , рассчитанному по методу Пантле и Букк в модификации Сладечека (Sladecsek, 1973).

Для расчетов экологических параметров зоопланктона использовали авторский модуль экологического анализа сообществ пресноводного зоопланктона “FW-Zooplankton”, разработанный в Институте биологии внутренних вод РАН и зарегистрированный в системе РОСПАТЕНТа.

Плотность и распределение рыб в НБ исследовали с помощью малогабаритного многолучевого научно-исследовательского комплекса “PanCor” (ООО “Промгидроакустика”, Россия), установленного на моторной лодке. Съёмку проводили в режиме вертикального зондирования водной среды равномерными пилообразными галсами от берега к берегу на постоянной скорости моторной лодки (~5 км/ч). Съёмку начинали ниже по течению и заканчивали в непосредственной близости от плотины ГЭС. Эхосъёмки проводили в светлое время суток.

В результате эхометрических съёмок акваторий, строили карты-планшеты пространственно-

го распределения рыбы на обследованных участках, определяли плотности скоплений рыб за каждые 100 посылок гидроакустических сигналов и в программе Surfer v. 8 осуществляли аппроксимацию плотностей распределения рыб в акватории методом “кригинга” с линейной моделью вариограммы. Определяли распределение плотности рыб, среднюю плотность скоплений и общую численность рыбного населения на исследуемых участках. По значениям силы цели рыб, строили гистограммы размерного состава рыб. Специальная программа анализа формы огибающей эхосигнала с расчетом статистических параметров (коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса) позволяет идентифицировать рыб на уровне семейств, что на практике реализовано для ряда наиболее многочисленных рыб внутренних водоемов — карповых, окуневых и сиговых.

Для характеристики статистической неопределенности выборочных средних методом непараметрического бутстрепа (алгоритм BCa , 9999 пермутаций), рассчитывали их 95%-ные доверительные интервалы. Оценку статистических различий экологических параметров сообществ давали на основе H -критерия Краскелла—Уоллиса, множественные апостериорные сравнения групповых средних выполняли с применением U -критерия Манна—Уитни с поправкой Бонферрони. Оценку структурных перестроек в планктоне при его транзите через плотину ГЭС проводили с помощью анализа пропорций обилия основных таксономических групп. Достоверность отличий структурных пропорций сообществ проверяли методом анализа таблиц сопряженности на основе критерия χ^2 . Статистически значимыми принимали отличия для $p \leq 0.05$. Экологические расчеты выполнены с помощью инструментария среды статистического программирования R и системы компьютерной алгебры Wolfram Mathematica 12.2. Всего собрано, обработано и проанализировано — 41 проба зоопланктона.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав и встречаемость планктонных организмов на акватории Братского водохранилища. В июле 2022 г. в Ангарской части Братского водохранилища отмечено 49 видов и форм планктонной фауны, из них коловраток — 23, ветвистых ракообразных — 17, веслоногих ракообразных — 9.

Чаще всего (80–100% проб) встречались коловратки *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Keratella quadrata* (Müller, 1786), *K. cochlearis* (Gosse, 1851), *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Polyarthra luminosa* Kutikova, 1962, *P. major* Burckhardt, 1900, *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, ветвистые *Bosmina* cf. *crassicornis* Lilljeborg, 1887, *Daphnia galeata* Sars, 1864, *Diaphanosoma brachyurum*

(Liévin, 1848), *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), веслоногие ракообразные *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), *Heterocope appendiculata* Sars, 1863.

Зоопланктон исследованных участков Ангарской части Братского водохранилища характеризуется высоким уровнем сходства видового состава (49–89%). В целом, список видов, обнаруженных в июле 2022 г., близок к таковым, опубликованным ранее (Спиглазова, 1981; Шевелева и др., 2012).

Численность и биомасса планктонных организмов на акватории Братского водохранилища. Размах колебаний численности зоопланктона во всем столбе воды на центральном участке Ангарской части Братского водохранилища незначителен (21.6–113.3 тыс. экз./м³), минимальные значения характерны для ст. 10, максимальные — для ст. 6 (табл. 1, рис. 2а). В верхней части центрального участка водохранилища основу численности составляли коловратки (ст. 8, 9), в средней части — ракообразные (ст. 7, 10) или все три таксономические группы (ст. 5, 6, 11), в нижней части — коловратки (ст. 4).

На нижнем участке Ангарской части Братского водохранилища плотность планктонных животных изменялась от 42.2 до 117.0 тыс. экз./м³, минимальные значения зарегистрированы на ст. 1, максимальные — на ст. 3. Основной вклад в общую численность зоопланктона вносили коловратки и копеподы (ст. 3, 12–14) или кладоцеры и копеподы (ст. 1). Численность зоопланктона в слое 0–8 м была выше в 2.5–10.4 раза таковой в нижележащем слое (табл. 1).

Биомасса зоопланктона во всем столбе воды на центральном участке Ангарской части колебалась от 430 до 3410 мг/м³ (табл. 1), низкие значе-

Таблица 1. Численность (N) и биомасса (B) зоопланктона Братского водохранилища над и под слоем температурного скачка (8–10 м) в июле 2022 г.

Станция	$N_{\text{общ}}$, тыс. экз./м ³		$B_{\text{общ}}$, мг/м ³	
	0–8 м	8 м–дно	0–8 м	8 м–дно
1	78.45	17.98	1425.0	962.0
3*	—	—	—	—
4	120.28	16.53	2950.0	456.0
5	95.40	25.96	2406.1	886.1
6	157.45	62.90	3788.0	2979.0
7	174.67	32.21	2257.0	1648.0
8	147.42	14.21	1312.3	408.0
9*	—	—	—	—
10	47.30	8.70	994.0	488.0
11	61.92	10.79	2052.0	444.0
12	196.88	40.76	6734.0	1255.0
13	191.16	22.88	2129.0	399.0
14	244.13	54.43	1347.0	262.0
Средняя по станциям	137.73	27.94	2490.4	926.1
т/х	4.7		2.4	

Примечание. т/х — отношение обилия планктона тепловодного (выше термоклина) и холодноводного (ниже термоклина) слоев.

* Отбирались интегральные пробы.

ния характерны для верхней части центрального участка (рис. 2б). Основу биомассы формировали ветвистоусые ракообразные (35–90% общей биомассы), главным образом, *Daphnia galeata*, в сред-

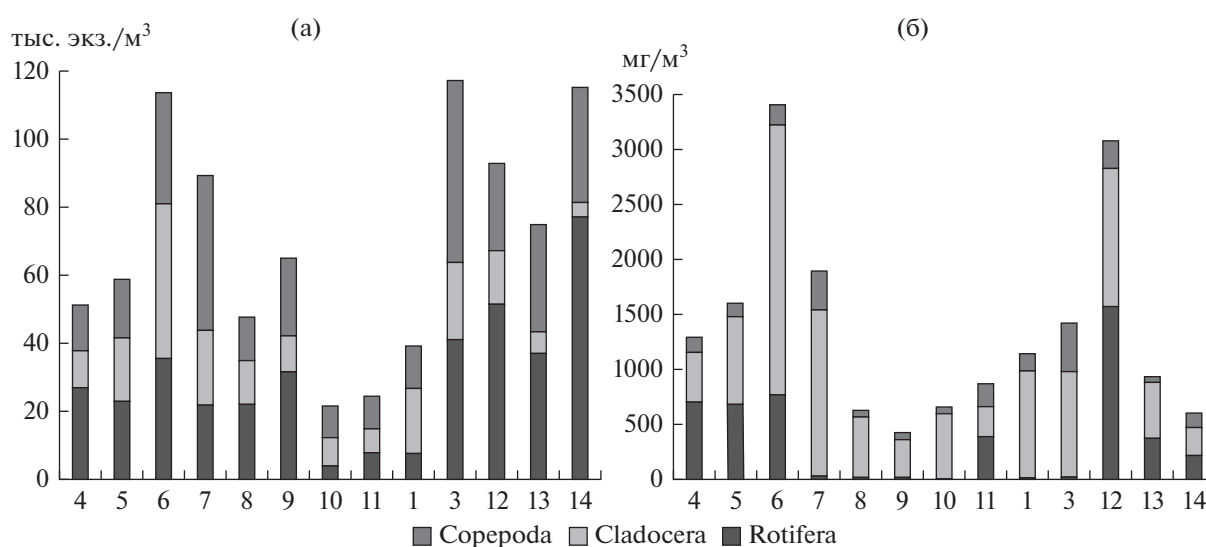


Рис. 2. Численность (тыс. экз./м³) (а) и биомасса зоопланктона (мг/м³) (б) исследованных участков (станции 1–14) Братского водохранилища.

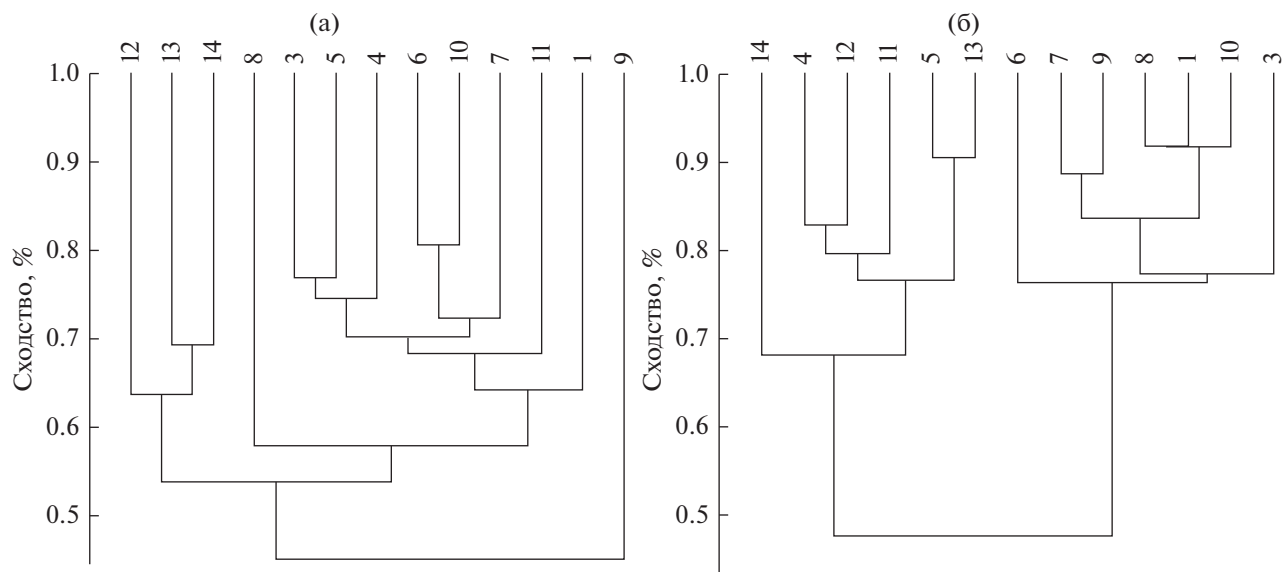


Рис. 3. Дендрограмма сходства видовой структуры сообщества планктонных животных исследованных участков (станции 1–14) Братского водохранилища с использованием относительной численности (а) и относительной биомассы (б).

них и нижних частях центрального участка значителен вклад коловраток (22–54% общей биомассы), в основном крупной *Asplanchna priodonta*. На нижнем участке Ангарской части биомасса планктонных животных изменялась от 610 до 3080 мг/м³, минимальные значения отмечены на ст. 14, максимальные — на ст. 12. Основу биомассы формировали те же группы и виды, что и на центральном участке. Биомасса зоопланктона в слое 0–8 м была на 1.3–6.5 раз выше таковой в нижележащем слое (табл. 1). В целом, по величине биомассы зоопланктона воды Братского водохранилища можно охарактеризовать как олиготрофно-мезотрофные.

Доминантные виды планктонных организмов на акватории Братского водохранилища. Сообщество планктонных животных Ангарской части Братского водохранилища характеризовалось небольшим числом доминантов и по численности, и по биомассе. В состав доминантных комплексов входили коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra luminosa*, *P. dolichoptera* (Idelson, 1925), *P. major*, *Synchaeta oblonga* Ehrenberg, 1831, *Asplanchna priodonta*, клadoцеры — *Daphnia galeata*, копеподы — младшие возрастные стадии Cyclopoida и Calanoida, *Eudiaptomus graciloides*.

Сходство видовой структуры зоопланктона (с использованием относительной численности видов и групп) исследованных участков Братского водохранилища достигало 37–77%. Своеобразием видовой структуры сообщества отличалась ст. 9, расположенная на самом верхнем участке исследованного района Братского водохранилища

(рис. 3а). Другие станции объединялись в одну группу на уровне общности >50% и характеризовались сходным набором доминантных видов. Внутри группы выделились два кластера: один сформирован станциями Наратайского расширения (ст. 12–14), в другой кластер вошли станции центрального участка и заливов нижнего участка Ангарской части. В поверхностном слое чаще доминировали коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra luminosa*, *P. major*, *Daphnia galeata*, младшие возрастные стадии Cyclopoida и Calanoida, в нижележащих слоях — *Polyarthra dolichoptera*, *Daphnia galeata*, младшие возрастные стадии Cyclopoida, копепоиды *Cyclops* и *Eudiaptomus graciloides*.

Сходство видовой структуры зоопланктона (с использованием относительной биомассы видов и групп) исследованных участков Братского водохранилища достигало 31–92% (рис. 3б). Выделились две группы. Первая группа включала станции, расположенные в Наратайском расширении и в нижней части центрального участка водохранилища, где преобладали по биомассе крупные (до 1.5 мм) эллипсовидные коловратки *Asplanchna priodonta*, а также ветвистоусые рачки *Daphnia galeata*. В поверхностном слое доминировали *Asplanchna priodonta* и *Daphnia galeata*, в нижележащем слое — *D. galeata* и *Eudiaptomus graciloides*. Во вторую группу вошли участки, расположенные в верхней части центрального участка и в заливах нижнего участка, где основу биомассы формировали, главным образом, *Daphnia galeata*. В поверхностном слое преобладали *D. galeata*, в

нижележащем слое — *D. galeata* и *Eudiaptomus graciloides*.

Таксономический состав планктонных организмов приплотинного участка. В период исследований зоопланктон приплотинного участка р. Ангара в зоне влияния Братской ГЭС (станции ВБ и НБ) был представлен обедненным составом и включал 31 таксон. Основу видового богатства планктона формировали коловратки — 16 видов. Меньшее видовое богатство было у планктонных ракообразных — ветвистоусых (9 видов) и веслоногих ракообразных (6).

Таксономический состав планктона типичен для природных вод Прибайкалья и Южной Сибири, характеризуется высокой представленностью широко распространенных всеветных и бореально-арктических элементов. Регулярной встречаемостью (80–100%) отличались коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, ракообразные *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901, *C. abyssorum* Sars, 1863, *Mesocyclops leuckartii* (Claus, 1857). Сравнительно часто (50–80%) отмечали *Bosmina* cf. *crassicornis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Asplanchna priodonta*. Частота встречаемости основного числа видов (21 из 31) не превышала 50%, что свидетельствует о сильной пространственной изменчивости видовых комплексов планктонных сообществ.

В отношении видового состава наиболее специфичен планктон ВБ, особенно, зоны эпилимниона (0–8 м) (рис. 4). В ее сравнительно прогретых (18–22°C) и насыщенных кислородом (8–14 мг/л) водах встречаются коловратки *Ascomorpha ecaudis* Perty, 1850, *Asplanchna herricki* Guerne, 1888, *Synchaeta grandis*, *Polyarthra major* и *P. vulgaris*, ракообразные *Daphnia cucullata* Sars, 1862, *D. longispina* Müller, 1785 и *Diaphanosoma brachyurum*, не отмеченные в глубоких слоях или в НБ. Напротив, относительно слоя эпилимниона планктон зоны, расположенной ниже термоклина, контрастно отличается сравнительно обедненным составом (26 и 16 видов соответственно). Это свидетельствует о выраженной пространственной и экологической дифференциации планктонных сообществ водной толщи ВБ. Основным фактором этой дифференциации выступает слой температурного скачка, препятствующий свободной миграции беспозвоночных эпи- и гипolimниона.

Сообщества планктона зоны гипolimниона (21–41 м) ВБ и у плотины в НБ, т.е. до и после прохождения гидроагрегатов ГЭС, почти неотличимы в отношении видового состава. Уровень их таксономического сходства достигает 84.8%, что свидетельствует о композиционном единстве планктоноценозов до и после транзита через плотину. В целом, видовое богатство зоопланктона в ВБ, в слое водозабора и ниже плотины относительно стабильно — 13–17 видов. Это также указывает на отсут-

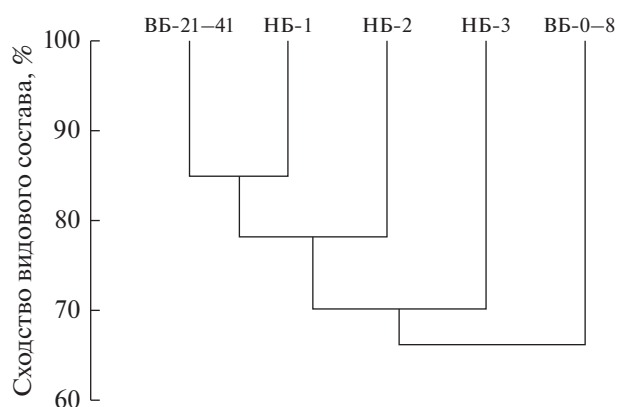


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава зоопланктона водохранилища в районе плотины Братской ГЭС. ВБ-0–8 — эпилимнион ВБ (глубина 0–8 м), ВБ-21–41 — гипolimнион ВБ (глубина 21–41 м).

ствию значимой трансформации таксономического состава или элиминации видов в результате воздействия ГЭС.

Количественное развитие, структура и продуктивность сообществ планктонных организмов приплотинного участка. Основные показатели количественного развития зоопланктона Братского водохранилища в зоне влияния ГЭС (станции ВБ и НБ) в 2022 г. — уровня удельного видового богатства, численности, биомассы и продукции сообществ — приведены в табл. 2.

Удельное видовое богатство зоопланктона в зоне влияния ГЭС сравнительно невелико и в среднем достигало 11.2 вид/проб. (95%-ный доверительный интервал: нижняя граница — 9.9, верхняя — 12.5). Число видов, обнаруженных в одной пробе (вид/проб.), увеличивалось с мая — в среднем 8.6 (7.4–9.4) вид/проб., достигало максимума в июле — 12.5 (10.9–13.9) и снижалось в сентябре — 11.9 (9.0–14.8). В ВБ ГЭС наибольшее удельное видовое богатство было зарегистрировано в эпилимнионе — 15.8 (13.2–18.0) вид/проб., меньшее число видов отмечено в гипolimнионе — 9.57 (7.71–11.14).

Относительно заборных вод ВБ (слой 21–41 м), удельное видовое богатство планктона после плотины в НБ (ст. НБ-1) почти не изменялось и было 9.71 (9.14–10.14) вид/проб. Различия в числе видов в зоне влияния ГЭС, т.е. для группы станций НБ и ВБ, статистически значимы (критерий Краскела–Уоллиса $H_{(2)} = 9.076$, $p = 0.009$) и проявляются только для водной толщи ВБ между эпи- и гипolimнионом ($U = 3.0$, $p = 0.012$). Удельное богатство планктона зоны гипolimниона ВБ и у плотины в НБ, т.е. до и после ската через плотину, достоверно не различается ($U = 23.0$, $p = 0.895$). Таким образом, транзит планктона че-

Таблица 2. Показатели количественного развития зоопланктона приплотинного участка Братского водохранилища в 2022 г.

Показатель	Месяц	ВБ		НБ		
		ВБ-0–8 м (<i>n</i> = 6)	ВБ-21–41 м (<i>n</i> = 7)	НБ-1 (<i>n</i> = 7)	НБ-2 (<i>n</i> = 3)	НБ-3 (<i>n</i> = 3)
<i>Sp</i>	V	10.0	7.0	9.0	8.0	10.0
	VII	16.0	11.7	10.0	10.0	14.0
	IX	18.5	9.0	10.0	7.0	13.0
	Среднее	$\frac{15.8}{13.2-18.0}$	$\frac{9.6}{7.7-11.1}$	$\frac{9.7}{9.1-10.1}$	$\frac{8.3}{7.0-9.3}$	$\frac{12.3}{10.0-13.7}$
<i>N</i> _{общ} , тыс. экз./м ³	V	40.65	12.46	6.76	5.81	8.65
	VII	150.73	50.28	20.59	14.92	15.06
	IX	104.97	5.75	4.81	5.99	4.35
	Среднее	$\frac{117.13}{83.53-147.70}$	$\frac{26.75}{11.80-42.02}$	$\frac{12.13}{6.80-17.58}$	$\frac{8.91}{5.81-11.94}$	$\frac{9.35}{4.35-12.92}$
<i>B</i> _{общ} , мг/м ³	V	716.03	275.43	76.05	114.13	91.74
	VII	5013.67	495.22	122.75	249.86	116.14
	IX	2528.76	39.52	33.38	85.09	35.65
	Среднее	$\frac{3469.1}{2106.7-4655.7}$	$\frac{302.22}{157.59-444.13}$	$\frac{83.87}{53.92-111.24}$	$\frac{149.69}{85.09-204.62}$	$\frac{81.18}{35.65-108.01}$
<i>P</i> _{сооб} , кал/(м ³ · сут)	V	14.57	5.07	1.61	2.32	1.86
	VII	181.66	11.18	2.48	4.61	2.71
	IX	64.38	1.05	0.76	2.00	0.81
	Среднее	$\frac{129.08}{60.67-190.28}$	$\frac{6.54}{3.27-9.78}$	$\frac{1.74}{1.18-2.29}$	$\frac{2.98}{2.00-3.85}$	$\frac{1.79}{0.81-2.43}$

Примечание. Здесь и в табл. 4, над чертой – среднее за сезон, под чертой – min–max (95%-ный доверительный интервал).

рез плотину ГЭС не влечет снижения удельного видового богатства планктона.

Зоопланктон в зоне воздействия ГЭС характеризовался умеренным обилием. Самые высокие величины его численности и биомассы наблюдаются летом, меньшие – весной, минимальные – преимущественно осенью (табл. 2). Наиболее обилен планктон ВБ: в среднем по численности 117.13 (83.53–147.70) тыс. экз./м³ и по биомассе 3469.1 (2106.7–4655.7) мг/м³ в эпилимнионе и 26.75 (11.80–42.02) тыс. экз./м³ и 302.22 (157.59–444.13) мг/м³ – в гипolimнионе. Количественные характеристики сообществ в НБ снижаются в среднем до 11.1 (7.4–14.8) тыс. экз./м³ и 99.6 (68.2–133.1) мг/м³.

Обилие беспозвоночных планктона при транзите через плотину ГЭС снижается в среднем с 26.75 (11.80–42.02) тыс. экз./м³ и 302.22 (157.59–444.13) мг/м³ до 12.13 (6.80–17.58) тыс. экз./м³ и 83.87 (53.92–111.24) мг/м³. Планктон в зоне влияния плотины ГЭС статистически значимо отличается по показателям обилия ($N_{\text{общ}}$: $H_{(2)} = 13.490$,

$p = 0.001$, $B_{\text{общ}}$: $H_{(2)} = 11.010$, $p = 0.004$). Так, результаты тестирования по критерию Манна–Уитни свидетельствуют о выраженных отличиях численности и биомассы планктона слоя эпилимниона (0–8 м) относительно глубоководного (21–41 м) сообщества гипolimниона ($p < 0.012$) и НБ ($p < 0.003$). При этом, данные анализа указывают на отсутствие экологически значимых изменений обилия планктона водозаборного слоя гипolimниона и НБ при прохождении гидроагрегатов ($N_{\text{общ}}$: $U = 17.0$, $p = 0.371$, $B_{\text{общ}}$: $U = 11.0$, $p = 0.097$).

Таким образом, из представленных данных следует, что транзит планктона через плотину ГЭС не оказывает статистически значимого (достовверного) снижения показателей обилия, а наблюдаемые различия абсолютных значений связаны со случайной изменчивостью.

Сообщества олигодоминантны, структурообразующее ядро ценозов сравнительно стабильно и многочисленно. Доминантный комплекс беспозвоночных планктона по численности представлен че-

тырьмя структурообразующими видами — *Kellicottia longispina*, *Daphnia galeata*, *Cyclops abyssorum* и *C. kolensis*, а также науплиусами калянид и циклопид. По биомассе доминирующий комплекс видов включал ракообразных *Daphnia galeata*, *Cyclops abyssorum*, *C. kolensis* и *Eudiaptomus graciloides*.

Основную долю численности биоценозов обычно формировали копеподы, по биомассе основной вклад вносили преимущественно веслоногие, а в отдельные периоды — ветвистоусые ракообразные.

Весной основу численности сообществ обеспечивали преимущественно веслоногие ракообразные, главным образом, крупные *Cyclops kolensis* и *C. abyssorum* (в среднем 29.2 и 28.3% общей численности соответственно). На отдельных станциях преимущественное развитие получали также науплиусы калянид (0–7 м) или циклопид (НБ-3) — до 41–49% численности сообщества. Существенную долю биомассы планктона (70–90%) также формировали циклопы *Cyclops kolensis* и *C. abyssorum*, при меньшем вкладе на некоторых станциях — каляниды *Eudiaptomus graciloides* (17–23%).

Летом в ВБ в его поверхностном слое по численности лидировали копеподы (главным образом, науплиусы циклопов — 24%, *Cyclops kolensis* — 16%), наряду с ними значимая доля численности приходилась на *Daphnia galeata* (19.6%), которая формировала 86% биомассы планктона поверхностного слоя. В глубоких слоях ВБ и на приплотинном участке НБ по численности и по биомассе доминировал *Cyclops kolensis* (46–68 и 73–74% соответственно). В НБ на удалении от плотины по численности преобладали циклопы *C. kolensis* (35–42%) и их науплиусы (30–32%), по биомассе — преимущественно *Daphnia galeata* (46–76%) и, в меньшей степени, *Cyclops kolensis* (22–42%).

Осенью в ВБ в поверхностном слое по численности доминировали науплиусы циклопов (31%), по биомассе — *Daphnia galeata* (86%). В водозаборном слое ВБ по численности лидировали копеподы (до 16% — *Cyclops kolensis* и до 15% — науплиусы циклопов) и коловратка *Kellicottia longispina* (32%), по биомассе — крупные циклопы *Cyclops abyssorum* (43%), *C. kolensis* (27%) и кладоцера *Daphnia galeata* (19%). Относительно водозаборного слоя ВБ, доминантный комплекс планктона у плотины в НБ почти не отличался, но трансформировался при удалении от нее. Так, на станциях НБ в зоне ската планктона по численности доминировали коловратка *Kellicottia longispina* (26–32%) и науплиусы циклопов (20–24%), по биомассе — кладоцера *Daphnia galeata* (20–60%), копеподы *Cyclops kolensis* (17–27%) и *Eudiaptomus graciloides* (16–18%).

Таким образом, планктон в зоне воздействия ГЭС, т.е. до и после транзита через плотину,

устойчиво характеризуется преобладанием и по численности, и по биомассе веслоногих ракообразных. Структурные пропорции обилия таксономических групп сравнительно стабильны. Достоверные изменения в структуре сообществ при транзите через плотину отмечали только в мае и только для соотношения численности групп беспозвоночных ($N_{\text{общ}}: \chi^2_{(2)} = 7.34, p = 0.025$). В остальных случаях не зафиксировано статистически значимых структурных перестроек (по численности или биомассе) в планктоне при прохождении гидроагрегатов ГЭС.

Зоопланктон приплотинного участка Братского водохранилища можно охарактеризовать как низкопродуктивный (табл. 2). Биопродуктивность планктона водной толщи ВБ неоднородна. Так, средняя за вегетационный период величина суточной продукции сообщества в слое эпилимниона значимо выше ($U = 0.0, p = 0.003$) таковой в гипolimнионе — 129.1 (60.67–190.28) и 6.54 (3.27–9.78) кал/(м³ · сут) соответственно. Суточная продукция сообществ в нижнем бьефе изменялась от 1.74 (1.18–2.29) до 2.98 (2.00–3.85) кал/(м³ · сут) и была статистически неотличима ($U = 10.0, p = 0.074$) от таковой в слое гипolimниона ВБ. Наибольшую продуктивность отмечали в летний период, меньшую — весной, минимальную — главным образом, осенью.

Сезонная динамика продуктивности планктона Братского водохранилища описывается одновершинной кривой с выраженным летним пиком. Аппроксимируя эту кривую методом кусочно-линейного приближения и интегрируя соответствующую ей систему уравнений, возможно определение суммарной летней (90 сут) продукции зоопланктона.

Для ВБ ГЭС летний пик продукции планктона в слое эпилимниона (0–8 м) с пределом интегрирования, ограниченным периодом 1 июня (152-е сут) — 1 сентября (244-е сут), описывается системой уравнений вида:

$$y = \begin{cases} 3.41x - 496.9, & 152 < x \leq 199 \\ -2.022x + 584.0, & 199 < x \leq 244. \end{cases}$$

Простым способом интегрируя систему уравнений, имеем:

$$P_{\text{VI-VIII}}^{0-8\text{м}} = \int_{152}^{199} (3.41x - 496.9)dx + \int_{199}^{244} (-2.022x + 584.0)dx = 10898.81 \text{ кал/м}^3.$$

Из расчетов следует, что продукция зоопланктона тепловодного слоя эпилимниона ВБ ГЭС в летний период (90 сут) достигает 10898.81 кал/м³.

Таблица 3. Расчет величины P/B -коэффициентов для зоопланктона Братского водохранилища в ВБ ГЭС за летний период (июнь–август) 2022 г.

Станция	$P_{\text{сооб}}$		$B_{\text{общ}}$		P/B - коэффициент
	за сутки, кал	за летний период, кал	мг	кал	
ВБ-0–8 м	181.66	10898.81	5097.96	2548.98	4.28
ВБ-21–41 м	11.18	713.34	495.22	247.61	2.88

Примечание. $P_{\text{сооб}}$ – продукция сообщества, $B_{\text{общ}}$ – средняя за летний период биомасса зоопланктона.

Аналогичным способом аппроксимируем сезонную кривую продукции планктона холодноводного слоя гипolimниона (21–41 м):

$$y = \begin{cases} 0.124x - 13.64, & 152 < x \leq 199 \\ -0.174x + 45.91, & 199 < x \leq 244. \end{cases}$$

Интегрируя систему уравнений, получаем летнюю (VI–VIII) продукцию планктона в гипolimнионе:

$$P_{\text{VI–VIII}}^{21-41\text{м}} = \int_{152}^{199} (0.124x - 13.64)dx + \int_{199}^{244} (-0.174x + 45.91)dx = 713.34 \text{ кал/м}^3.$$

Рассчитав летнюю продукцию и выразив в энергетических эквивалентах среднюю за сезон биомассу, определим величину P/B -коэффициентов за летний период (табл. 3).

Расчетные величины P/B -коэффициентов для зоопланктона водохранилища в летний период сравнительно невысоки (4.3, 2.9) и различаются в 1.5 раза. Продуктивность планктона стратифицированной водной толщи водохранилища неодинакова: продуктивность сообщества слоя эпilимниона в 10 раз превышает таковую в гипolimнионе.

Показатели смертности зоопланктона при прохождении плотины Братской ГЭС. С целью интегральной оценки воздействия ГЭС на зоопланктон проведены специальные исследования его смертности методом прижизненного окрашивания.

В весенний период мертвые особи обнаружены в популяциях девяти наиболее массовых видов зоопланктона – у коловраток *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, ракообразных *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata*, *Cyclops abyssorum*, *C. kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*. В ВБ доля мертвых особей в слое выше термоклина (0–8 м) была 6.89 численности и 4.00% биомассы зоопланктона, в слое ниже термоклина (21–41 м) она возрастала до 8.83 и

7.91% соответственно. По сравнению с водозаборным слоем, в НБ у плотины (ст. НБ-1) доля погибших организмов достигала 12.73 численности и 8.11% биомассы планктона. На станциях, расположенных на удалении от плотины, она несколько снижалась: на ст. НБ-2 была 9.81 и 4.97%, на ст. НБ-3 – 7.75 и 8.60% общей численности и биомассы. Возрастание доли мертвых особей в зоне влияния ГЭС связано, главным образом, с повышенной гибелью науплиусов *Copepoda*.

Летом мертвые особи обнаружены в популяциях 14 видов – коловраток *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta grandis* и ракообразных *Bosmina cf. crassicornis*, *Daphnia galeata*, *Leptodora kindtii*, *Cyclops abyssorum*, *C. kolensis*, *Dia-cyclops bicuspidatus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*. В ВБ доля мертвых особей в слое выше термоклина (0–8 м) увеличилась по сравнению с весенним периодом в 2.6–6.0 раза и достигала 17.89 численности и 24.20% биомассы зоопланктона, в водозаборном слое ниже термоклина (21–41 м) она возрастала до 31.70 и 25.67% соответственно. При транзите через плотину доля погибшего планктона увеличивалась до 48.79 численности и 37.11% биомассы зоопланктона. Наиболее уязвимы к летальной травматизации были крупный ветвистоусый рачок *Daphnia galeata*, коловратки *Kellicottia longispina* и *Polyarthra dolichoptera*, некоторые веслоногие ракообразные – *Eudiaptomus graciloides* и науплиусы *Copepoda*. На речном участке ниже плотины доля мертвого планктона снижалась, достигая минимальных для водной системы в зоне влияния ГЭС значений на ст. НБ-3 (до 16.64 численности и 12.71% биомассы).

Осенью доля мертвого планктона в ВБ в слое выше термоклина (0–8 м) была минимальна и не превышала 4.54 численности и 1.38% биомассы сообщества. В слое ниже термоклина (21–41 м) она достигала 13.31 численности и 7.99% биомассы. При прохождении плотины ГЭС доля погибшего планктона увеличивалась в 2.5–2.7 раз – 33.67% общей численности и 21.24% общей биомассы.

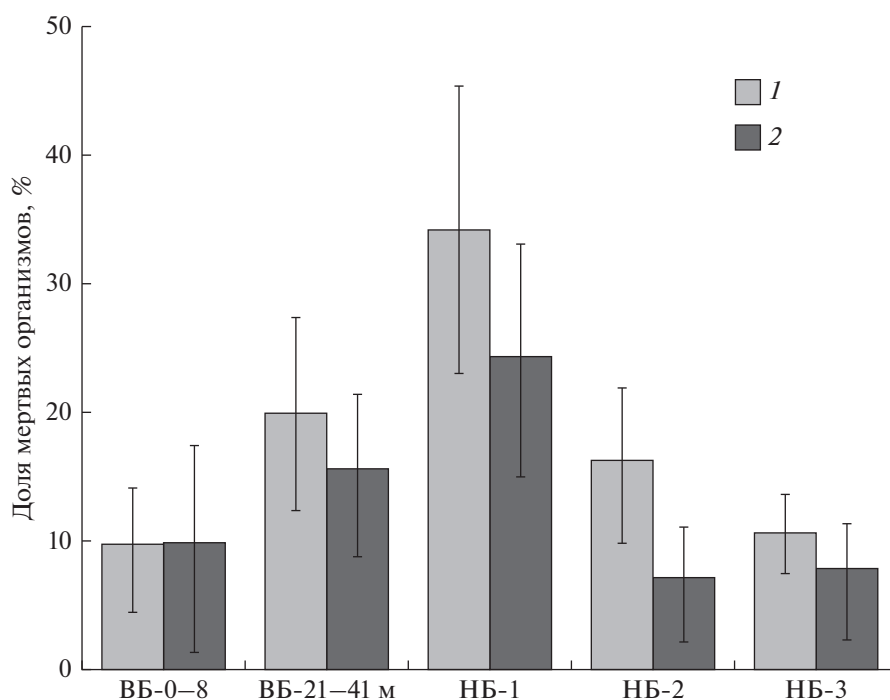


Рис. 5. Доля мертвых особей по численности (1) и биомассе (2) зоопланктона в зоне влияния плотины Братской ГЭС в 2022 г. Планки погрешностей — 95%-ный доверительный интервал, рассчитанный процедурой непараметрического бутстрэпа. Обозначения станций см. на рис. 4.

Наибольшую гибель наблюдали среди коловратки *Kellicottia longispina*, ракообразных *Daphnia galeata* и науплиусов *Soropoda*. По мере удаления от плотины доля мертвых особей снижалась, достигая минимума на станции НБ-3 — 7.50 и 2.39% численности и биомассы зоопланктона соответственно.

В среднем за период исследований доля мертвых особей в общей численности планктона слоя водозабора ВБ была 19.9% (12.4–27.4), у плотины в НБ — 34.2% (23.3–44.8) (рис. 5), т.е. абсолютная разница значений доли мертвых особей, соответствующая травмирующему воздействию ГЭС, в среднем за период наблюдений не превышала 14.2% численности. Доля мертвых особей по биомассе в слое водозабора ВБ была в среднем 15.6% (9.3–21.7), у плотины в НБ — 24.3% (15.1–33.1). Разница в долях мертвых особей по биомассе до и после транзита через плотину в среднем за сезон соответствовала 8.8%.

Оценка межгрупповых различий доли мертвых особей в планктоне зоны влияния ГЭС на основе критерия Краскела–Уоллиса не обнаруживает значимых эффектов для сообществ ВБ и НБ по численности ($H_{(2)} = 2.98$, $p = 0.084$) и биомассе ($H_{(2)} = 1.80$, $p = 0.180$). Основная причина невозможности детектировать отличия на статистиче-

ски приемлемом уровне значимости — сильная природная изменчивость данных на фоне их слабо выраженных различий.

Оценка качества воды по показателям зоопланктона. В составе зоопланктона водохранилища в зоне воздействия Братской ГЭС выявлено 25 видов-индикаторов сапробности (80.6% таксономического списка), пригодных для оценки экологического качества воды. В их числе видов-индикаторов зоны чистых вод (зона олигосапробности) — 15, зоны умеренно загрязненных вод (зона β -мезосапробности) — 10. Виды, тяготеющие к очень чистым и грязным водам, в составе зоопланктона отсутствовали.

Разнообразие видов, предпочитающих чистые воды (олигосапробы), представлено коловратками *Ascomorpha ecaudis*, *Asplanchna herricki*, *A. priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Euchlanis dilatata*, *Kellicottia longispina*, *Notholca acuminata* (Ehrenberg, 1832), *Polyarthra dolichoptera*, *P. major*, *Synchaeta grandis* Zacharias, 1893, *S. kitina* Roussetlet, 1902, ветвистоусыми ракообразными *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma brachyurum* и веслоногими ракообразными *Eudiaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*.

В составе комплекса видов, характерных для умеренно загрязненных вод, отмечены β -мезосапробные коловратки *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*,

Таблица 4. Оценка сапробности вод (S) в зоне воздействия Братской ГЭС по показателям развития зоопланктона

Станция	n	S			Среднее за сезон
		май	июль	сентябрь	
ВБ-0–8 м	6	1.79	1.41	1.31	$\frac{1.44}{1.33-1.57}$
ВБ-21–41 м	7	1.79	1.71	1.44	$\frac{1.65}{1.55-1.75}$
НБ-1	7	1.68	1.62	1.42	$\frac{1.58}{1.50-1.65}$
НБ-2	3	1.76	1.62	1.34	$\frac{1.57}{1.34-1.71}$
НБ-3	3	1.72	1.59	1.37	$\frac{1.56}{1.37-1.68}$

Примечание. n – число проб.

Synchaeta pectinata, *Polyarthra vulgaris*. Среди кладоцер к таковым относятся *Bosmina longirostris*, *Leptodora kindtii*, *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), *Daphnia cucullata* и *D. longispina*, из веслоногих – только *Cyclops kolensis*.

Максимальные значения сапробности воды ($S = 1.68–1.79$) регистрировали в мае, когда в водохранилище с водосбора поступает накопленная в зимний период органика (табл. 4). Качество воды в этот период отвечает категории умеренного загрязнения. Летом сапробность воды снижается до 1.41–1.71. Особенно это снижение заметно в слое эпилимниона в ВБ, что свидетельствует об эффективной утилизации в экосистеме поступающей аллогенной органики. Качество воды возрастает и отвечает категории чистых – умеренно загрязненных вод. Наиболее заметно значение сапробности воды снижается осенью ($S = 1.31–1.44$). Качество воды в этот период соответствует категории чистых вод.

В среднем за вегетационный период сапробность воды в ВБ (эпилимнион) была 1.44 (1.33–1.57), а в ВБ (гиполимнион) – 1.65 (1.55–1.75). Сапробность воды в НБ в среднем за сезон варьировала в пределах от 1.56 (1.37–1.68) до 1.58 (1.50–1.65). Статистическая оценка различий сапробности воды в зоне влияния ГЭС на основе критерия Краскела–Уоллиса не обнаруживает значимых эффектов ($H_{(1)} = 1.80$, $p = 0.178$): сапробность сбрасываемых вод не отличается от заборных.

Расчет общего запаса планктона Братского водохранилища. Объемы воды в период летней стра-

тификации над и под слоем температурного скачка в Братском водохранилище сильно различались. Так, 16 июля при уровне 400.24 м и 25 июля при уровне 400.51 м объем водной толщи эпилимниона достигал 10.18 и 10.05 км³, гиполимниона – 151 и 152.6 км³ соответственно. Кроме того, температурные различия стратифицированных вод определяли неравномерное распределение планктона, при котором обилие беспозвоночных в теплом эпилимнионе было выше, чем в холодном гиполимнионе: по численности в 4.7, по биомассе – в 2.4 раза (табл. 1).

Исходя из данных по объемам воды ниже и выше слоя температурного скачка в период летней стратификации Братского водохранилища и средних биомасс планктона, общий запас планктона в водохранилище (без учета мелководий крупных заливов) составит 22898.811 т в эпилимнионе и 138896.318 т – в гиполимнионе. Учетный в результате съемки планктон – “остаточный”, не потребленный рыбой на момент съемки и продолжающий продуцировать. В соответствии с вышеприведенными расчетами летний P/B -коэффициент для слоя прогретой воды выше слоя температурного скачка в период летней стратификации 0–8 м достигает 4.28, для холодного слоя воды ниже температурного скачка – 2.88. Расчеты, проведенные с использованием этих коэффициентов, показали, что летняя продукция планктона (в расчете на сырую массу) в верхнем прогретом слое – 98 006.911 т, в нижнем холодном – 40 0021.395 т.

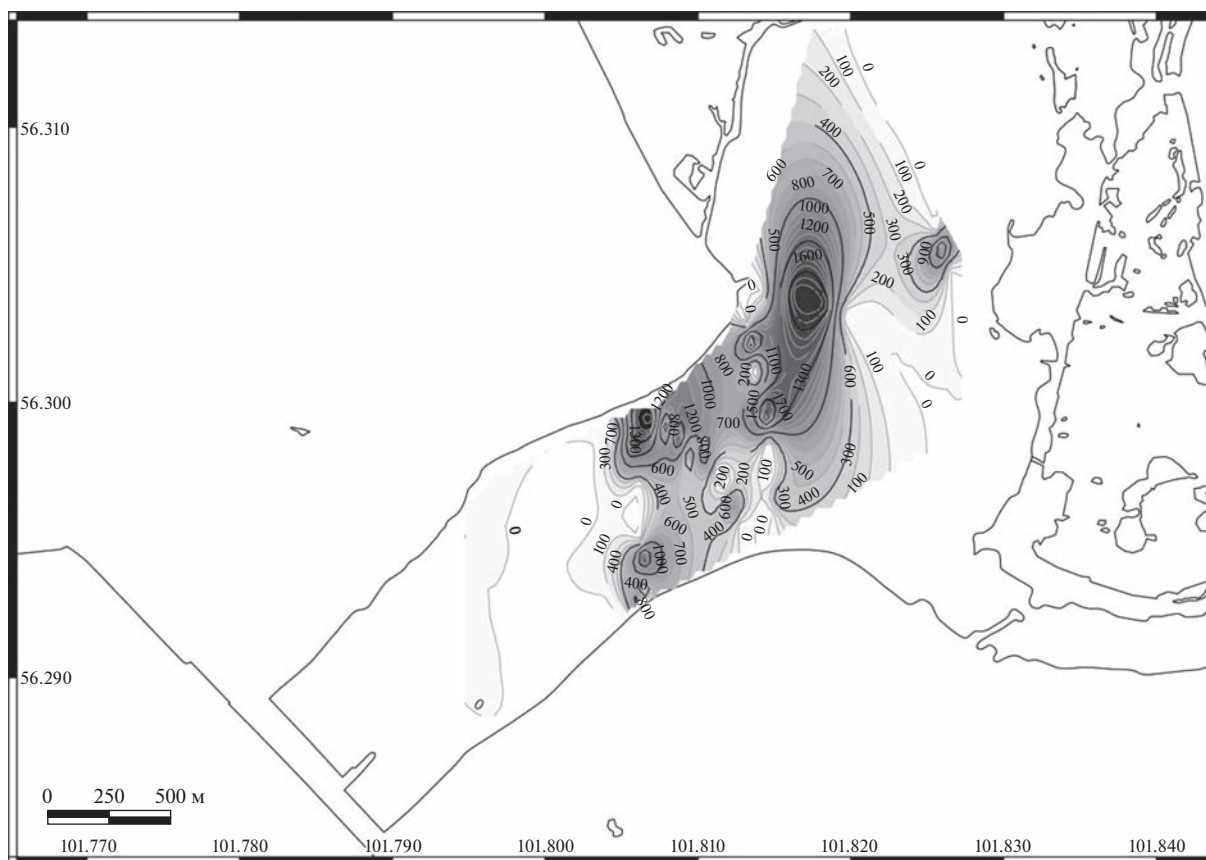


Рис. 6. Планшет пространственного распределения рыб на участке НБ плотины Братского водохранилища по результатам гидроакустической съемки; цифры на изолиниях обозначают плотности зарегистрированных скоплений (экз./га).

Расчет транзита зоопланктона в течение летнего сезона. Расчет проводили с использованием данных по объему сброса воды через плотину Братской ГЭС в июне–августе, предоставленных ООО “ЕвроСибЭнерго – Гидрогенерация”. Поскольку сбросные окна плотины Братской ГЭС расположены на глубине 40 м, т.е. под слоем температурного скачка, именно с этого горизонта сбрасывают воду. На это указывает и сходство температуры воды в НБ и ВБ под слоем температурного скачка – 7°C . Поэтому для расчета объема транзита планктона из Братского водохранилища через плотину Братской ГЭС использовали среднюю биомассу зоопланктона под слоем температурного скачка (926 мг/м^3), которую умножали на суммарный объем ($\text{м}^3/\text{с}$) сброшенной через плотину воды. Расчеты показали, что через плотину ГЭС в июне скатывается 10632.203 т , в июле – 13596.888 т , в августе – 7231.479 т зоопланктона. Общая величина транзита планктона из Братского водохранилища через плотину ГЭС за летний период достигает 31460.57 т , что соответствует 7.8% летней продукции планктона в водохрани-

лище, получаемой в слое ниже температурного скачка.

Суммарная продукция планктона в водохранилище над и под слоем температурного скачка составит $98006.911 \text{ т} + 400021.395 \text{ т} = 498028.306 \text{ т}$, масса скатывающегося планктона от этой суммы – 6.3%.

Результаты исследований показали наличие в НБ плотных скоплений рыб на расстоянии 1.0–1.5 км от ГЭС. Ближе к плотине рыбы по показаниям эхолота отсутствовали. Рыбы, которые подходили к плотине снизу, очевидно, избегали подходить ближе из-за насыщенности воды минеральной и органической взвесью, пузырями воздуха и высокой турбулентности потока. В непосредственной близости от плотины на расстоянии до 500 м регистрация рыб эхолотом невозможна из-за высокой насыщенности воды пузырями воздуха и взвеси, создающими помехи работе эхолота. Скопления рыб отмечали на участке, где восстанавливалась высокая прозрачность воды, что свидетельствовало об оседании взвеси и ламинаризации потока (рис. 6). Средняя плотность этих скоплений до-

стигала 370.8 экз./га, что в 1.5 раза превышала таковую в приплотинном плесе. При этом численность рыб с размерами >100 мм была больше, чем на русловых участках водохранилища, — 8.7%. На этом участке зарегистрировано 7700 экз. сиговых рыб при самой высокой их плотности 44 экз./га, что значительно превышает плотность сиговых на русловых участках водохранилища. В отличие от водохранилища, на этом участке НБ отсутствовала молодь с размерами <60 мм, что обусловлено высокой скоростью течения.

По показаниям эхолота, пелагические скопления образовывали окуни (*Perca fluviatilis* L., 1758) с размерами <100 мм и сиговые. Кроме сиговых, скатывающийся через плотину ГЭС планктон обнаружен у окуней <100 мм и у песчаной широколобki (*Cottus kesslerii* (Dybowski, 1876)). Окунь с размерами >100 мм зарегистрированы, главным образом, у берега. Их вскрытие показало, что они питались в основном Amphipoda, доля которых по численности варьировала от 100 до 80%, вторыми по массе в пищевом комке были личинки Chironomidae и Ephemeroptera. Наличие нитчатых зеленых водорослей *Cladophora* sp. в пищевом комке свидетельствует, что окуни, питающиеся у берега, добывают кормовые объекты из густых обрастаний, покрывающих камни.

Большая доля планктонных организмов, очевидно, потребляется сиговыми и мелкими окунями. На это указывают плотные скопления этих рыб, формирующиеся в НБ плотины. Оседая на дно травмированный и погибший планктон подбирают амфиподы и придонные виды рыб, такие как песчаная широколобка.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Зоопланктон Братского водохранилища в зоне влияния ГЭС представлен сравнительно обедненным таксономическим составом с преобладанием космополитных и бореально-арктических видов, характеризуется повышенной долей лимнофильных форм с широким диапазоном приспособленности к условиям среды.

Наибольшего уровня видового богатства и количественного развития планктон достигает в летний период. Сообщество водной толщи ВБ неоднородно. Слой температурного скачка служит естественным барьером для вертикальной дифференциации сравнительно разнообразного планктона поверхностного слоя эпилимниона (0–8 м) и таксономически обедненного глубоководного слоя гипolimниона (21–41 м). Эти особенности распределения планктона удовлетворительно согласуются с данными, полученными для вертикально

неоднородной водной толщи Можайского водохранилища в период весенне-летней стратификации (Гончаров и др., 2022). Именно обедненный планктон глубоководного гипolimниона (а не поверхностного эпилимниона, изолированного термоклином) поступает в водоприемники ГЭС. При прохождении гидроагрегатов ГЭС планктон зоны гипolimниона ВБ и у плотины в НБ почти не различим в отношении видового состава, не обнаруживает значимой трансформации таксономического состава или элиминации видов, статистически неизменен по уровню количественного обилия, идентичен по доминирующим комплексам и экологической структуре, не демонстрирует достоверных различий в смертности животных и экологическом качестве воды.

Воды Братского водохранилища отличаются сравнительно невысокими показателями обилия и продуктивности зоопланктона, но они существенно выше, чем наблюдались в р. Ангара до ее зарегулирования. Так, по данным Г.Н. Спиглазовой (1981), биомасса планктона р. Ангара до ее зарегулирования в 1962 г. была 31 мг/м³, а в период эксплуатации ГЭС на современном этапе увеличилась до 100–350 мг/м³. Эти отношения в обилии планктона сохраняются и в настоящее время при сравнении сообществ в незарегулированной части реки и в зоне влияния ГЭС (Шевелева, Пастухов, 2009).

Озерный режим вод, сформированный при зарегулировании стока плотиной ГЭС, значительно улучшает условия обитания гидробионтов и способствует стимулированию их развития (Schleizinger et al., 2013): ослабевает течение и снижается его травмирующее воздействие, стабилизируется термический режим вод, и они лучше прогреваются, происходит аккумуляция влекомой рекой органики и биогенов. Речной планктон, попадая в условия замедленного водообмена водохранилища, приобретает черты развитого самоорганизующегося сообщества (Walks, Cug, 2004), возрастают показатели его видового богатства, обилия и продуктивности. После транзита через плотину ГЭС планктон оказывается в условиях высокой проточности и возвращается к исходному уровню развития, свойственному фоновым участкам р. Ангара (Шевелева, Пастухов, 2009).

Проведенные оценки экологических характеристик планктонных сообществ в зоне влияния Братской ГЭС, включая показатели смертности организмов, демонстрируют тенденцию к их снижению ниже плотины. Специальные исследования летального воздействия гидротурбин ГЭС на

водохранилищный планктон показали, что при стоке через плотину его гибель в среднем за сезон достигает 14.2 по численности и 8.8% по биомассе. Полученные оценки близки к данным О.П. Дубовской с соавт. (2004), в соответствии с которыми гибель планктона при транзите через плотину высоконапорной Красноярской ГЭС незначительна и по биомассе составляет 3.6%. Однако выявленные изменения не находят подтверждения строгими статистическими критериями количественной экологии, а снижение обилия и жизнеспособности планктона в зоне влияния ГЭС нельзя признать доказанным.

Более того, гибель планктона в НБ от естественных (резкой смены экологических условий), и техногенных (травмирующее воздействие гидроагрегатов) причин, не несет дополнительных рисков для экосистемы реки. Планктон и живой, и мертвый, участвует в процессах превращения вещества и трансформации энергии в реобиоме Ангары, а также служит пищей для организмов-планктофагов (живой и мертвый планктон) и бентосных детритофагов (мертвый планктон). Это обеспечивает экологическую сбалансированность потоков вещества и энергии участков реки с естественным режимом, т.е. выше и ниже зоны регулирования стока. В целом, это согласуется с работами (Akopian et al., 1999; Chang et al., 2008), отмечающих, что водохранилища представляют собой источник зоопланктона для зоопланктофагов нижележащих участков рек.

Расчетные оценки индекса сапробности Пантле–Букк, характеризующего уровень органического загрязнения воды, соответствуют верхней границе олигосапробных (чистых) – нижней границе β-мезосапробных (умеренно-загрязненных) вод. Максимальные значения сапробности регистрировали весной, минимальные – осенью, что указывает на преимущественную роль природных факторов в формировании качества воды. Экосистема зарегулированного участка р. Ангара в зоне влияния ГЭС эффективно утилизирует поступающую органику (главным образом, влекомую рекой, и в меньшей степени – создаваемую в самой реке) и сохраняет свои основные природные качества. Таким образом, тезис ряда авторов (Сорокин, 1990; Мануковский, 2005; Ахметшин, 2006), что погибший планктон приводит к загрязнению нижнего бьефа органикой, не подтверждается.

Для ориентировочного расчета баланса зоопланктона Братского водохранилища нами приняты следующие показатели: до 63% продукции мирного планктона потребляется хищным планктоном (Винберг, 1965; Шушкина, 1966); выедание зоо-

планктона рыбами в Братском водохранилище в верхнем прогревом слое воды оценено в 50% (Кожова, Башарова, 1984).

С учетом выедания мирного планктона хищным, продукция зоопланктона, пригодного для питания рыб в самом продуктивном верхнем слое водохранилища в период стратификации будет 36262 т (63% от 98006 т). При 50%-ном потреблении ее рыбами, остаток неиспользованной продукции составит 18131 т, и он останется в водохранилище, поскольку скат формируется из нижнего холодного слоя воды под температурным скачком.

Даже если принять, что в нижнем холодном слое показатели выедания продукции планктона те же, что и в верхнем слое, то продукция зоопланктона, пригодного для питания рыб, за вычетом продукции планктона, скатывающегося через плотину (7.8% от 400021 т = 368561 т), продукции планктона, выедаемого хищными беспозвоночными (63% от 368561 т = 222434 т), составит 146384 т. При 50%-ном потреблении его рыбами, остаток продукции планктона будет 73192 т.

Получается, что в сумме в водохранилище рыбой недоиспользуется (18131 т + 73192 т) 91323 т летней продукции планктона – 18% суммарной (во всей толще воды) летней продукции (498028 т) планктона в водохранилище.

Следовательно, скат планктона не только не наносит вреда рыбному хозяйству Братского водохранилища, но в значительной степени обогащает кормовыми организмами акваторию НБ, о чем свидетельствует высокая средняя плотность скоплений рыб, достигающая 370.8 экз./га, что в 1.5 раза выше, чем плотность рыб в приплотинном плесе Братского водохранилища. Также, в НБ отмечена существенно более высокая численность (7700 экз.) и плотность (44 экз./га) сиговых рыб (основных потребителей планктона), по сравнению с акваторией Братского водохранилища.

Выводы. Полученные результаты свидетельствуют об эффективной адаптации речного планктоценоза к специфическому природно-техногенному режиму работы крупного гидросооружения. Локальное воздействие Братской ГЭС не имеет экологически значимого негативного эффекта на планктон экосистем Братского водохранилища и р. Ангара. Сравнительно обильный и продуктивный планктон, сформированный в озерных условиях водохранилища, при прохождении плотины ГЭС возвращается к фоновым речным условиям и неотличим от расположенных выше незарегулированных участков р. Ангары. Сочетанная (естественная от смены экоусловий и техногенная – от гидро-

агрегатов) гибель планктона не находит подтверждений при проверке строгими статистическими критериями и независимо от этого не влечет изменений в вещественно-энергетических потоках экосистемы реки: локальные потери планктона быстро компенсируются за счет высоких темпов размножения и короткоцикличности развития беспозвоночных, мертвые организмы также служат пищей рыб или бентосных организмов. Наблюдаемые особенности сезонной динамики загрязнения вод легкоокисляемыми органическими соединениями указывают на преимущественную роль природных факторов в формировании качества речных вод р. Ангара в зоне влияния Братской ГЭС. Скатывающийся из водохранилища зоопланктон является основным источником пищи для рыб и беспозвоночных в НБ. В реках с быстрым и турбулентным потоком, в отличие от рек с медленным и ламинарным потоком, влияние этого источника пищи ограничено всего несколькими километрами от плотины из-за высокой плотности потребителей планктона, концентрирующихся в НБ. Поврежденный зоопланктон в любом случае продолжает оставаться частью кормовой базы для многих гидробионтов. Это подтверждается подходом рыбы в период нагула максимально близко к ГЭС и образованием скоплений, превосходящих по плотности скопления рыб, зарегистрированных на акватории Братского водохранилища. Следовательно, говорить о прямом ущербе кормовой базе рыб, даже принимая в расчет гибель части зоопланктона, некорректно, поскольку сток фауны лимнофилов из водохранилищ существенно обогащает потамопланктон НБ. Тем более, что значительная часть продукции планктона (с учетом ее потребления хищным планктоном, рыбами и той части, которая скатывается через плотину ГЭС) остается невостребованной основными компонентами (рыбой и хищным планктоном) в экосистеме водохранилища. Проведенное исследование указывает на необходимость дальнейшего, более глубокого, изучения особенностей гидроэкологического и биологического режимов озерно-речных вод в зоне влияния ГЭС с особым вниманием к описанию количественных закономерностей изменения структуры и обилия сообществ во взаимосвязи с приоритетными факторами среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках государственных заданий № 121051100104-6, 121051100109-1: “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков” и “Систематика, разнообразие, биология и экология водных

и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметшин И.Ф.* 2006. Обоснование экологически безопасных режимов эксплуатации турбин ГЭС: Автореф. дис. ... канд. техн. наук: 03.02.16. Братск. 20 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. С. 58. Л.: ЗИН АН СССР
- Винберг Г.Г.* 1965. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов // Гидробиол. журн. Т.1. № 1. С.25.
- Возобновляемая энергия. Гидроэлектростанции России. 2018. СПб: Изд-во Политехн. ун-та.
- Гвоздарева М.А., Любина О.С., Мельникова А.В.* 2021. Развитие планктонных сообществ в Куйбышевском водохранилище в зоне влияния Чебоксарской ГЭС // Российский журн. прикладной экологии. № 3. С. 23.
<https://doi.org/10.24852/2411-7374.2021.3.23.29>
- Гладышев М.И., Дубовская О.П., Махутова О.Н.* 2003. Живой и мертвый лимнический зоопланктон в верхнем и нижнем бьефах плотины Красноярской ГЭС // Доклады академии наук. Т. 390. № 4. С. 571.
- Гончаров А.В., Болотов С.Э., Пуклаков В.В. и др.* 2022. Вертикальная структура вод и планктон водохранилища в весенний период // Биология внутр. вод. 2022. № 4. С. 395.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222040106>
- Громова Ю.Ф., Афанасьев С.А., Шевцова Л.В.* 2012. Структурная организация зоопланктона трансформированных малых рек // Гидробиол. журн. Т. 48. № 5. С. 20.
- Дубовская О.П.* 2008. Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения // Журн. Сиб. Федерального ун-та. Сер. Биология. № 2. С. 145.
- Дубовская О.П., Гладышев М.И., Махутова О.Н.* 2004. Сток лимнического зоопланктона через высоконапорную плотину и его судьба в реке с быстрым течением (на примере плотины Красноярской ГЭС на р. Енисей) // Журн. общей биологии. Т. 65. №. 1. С. 81.
- Кожова О.М., Башарова Н.И.* 1984. Продуктивность Ангарских водохранилищ // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. С. 175.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др.* 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 2. М.: Тов-во научн. изданий КМК.
- Крупа Е.Г.* 2008. Зоопланктон реки Сырдарьи как индикатор антропогенного воздействия // Экология и гидрофауна трансграничных водоемов Казахстана. Алматы: Бастау.

- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука.
- Лашков А.С., Постоев В.С. 1988. Почему гибнут реки // Природа и человек. № 4. С. 42.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В., Тепнин О.Б. и др. 2022. К вопросу о методических подходах к оценке влияния малой ГЭС на зоопланктон реки // Чтения памяти В.И. Жадиной: к 125-летию со дня рождения. Тез. докл. I Всерос. науч. конф. (с междунар. участием). С. 44.
- Логинов В.В., Гелашвили Д.Б. 2016. Вред водным биологическим ресурсам водохранилищ Волжско-Камского каскада от воздействия гидроэлектростанций // Принципы экологии. № 4. С. 4.
- Мануковский А.Ю. 2005. Обоснование технологии водного транспорта леса минимизацией воздействия на экосистемы водоемов: Дис. ... докт. техн. наук: 05.21.01, 03.00.16. СПб. 305 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1982.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во научн. изданий КМК.
- Пономарева Ю.А., Постникова П.В. 2017. Временная динамика структурных и функциональных характеристик Енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. № 38. С. 167.
- Семенова А.С. 2010. Индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния Куршского залива: Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Борок. 280 с.
- Сорокин Ю.И. 1990. К оценке смертности планктона в гидротурбинах высоконапорных ГЭС // Журн. общей биологии. Т. 51. № 5. С. 682.
- Спиглазова Г.Н. 1981. Зоопланктон // Планктон Братского водохранилища. Новосибирск: Наука. С. 92.
- Телеш И.В. 1986. Трансформация озерного зоопланктона в реках // Доклады АН СССР. Т. 291. № 2. С. 495.
- Тимохина А.Ф. 1978. Зоопланктон в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. В.И. Ленина в 1974–1975 гг. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 37. С. 33.
- Шевелева Н.Г., Пастухов М.В. 2009. Зоопланктон Братского водохранилища в 2006–2007 гг. // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 114. № 6. С. 9.
- Шевелева Н.Г., Поповская Г.И., Пастухов М.В. и др. 2012. Оценка современного состояния зоопланктона заливов Братского водохранилища // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 117. Вып. 4. С. 37.
- Шушкина Э.А. 1966. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона // Гидробиол. журн. Вып. 2. № 1. С. 27.
- Шукина А.М. 2021. Зоопланктон р. Волга в пределах Волгоградской области (по материалам 2020 года) // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. С. 206. М.: Всерос. научно-иссл. ин-т рыбн. хоз-ва и океаногр.
- Akopian M., Garnier J., Pouirrot R. 1999. A large reservoir as a source of zooplankton for the river: structure of the populations and influence of fish predation // J. Plankton Res. V. 31. № 2. P. 285.
- Alhassan E.H., Ofori-Danson P.K., Samman J. 2015. Ecological impact of river impoundment on zooplankton // Zool. and Ecol. V. 25. № 2. P. 136.
- Bickel S.L., Hammond J.D.M., Tang K.W. 2011. Boat-generated turbulence as a potential source of mortality among copepods // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 401. P. 105.
- Bickel S.L., Tang K.W., Grossart H.P. 2008. Use of aniline blue to distinguish live and dead crustacean zooplankton composition in freshwaters // Freshwater Biol. V. 54. № 5. P. 971.
- Cada G.F. 1990. A Review of Studies Relating to the Effects of Propeller-Type Turbine Passage on Fish Early Life Stages // N. Am. J. Fish. Manage. V. 10. № 4. P. 418.
- Chang K.H., Doi H., Imai H. et al. 2008. Longitudinal changes in zooplankton distribution below a reservoir outfall with reference to river planktivory // Limnology. V. 9. P. 125.
- Rozon R.M., Bowen K., Niblock H. et al. 2016. Assessment of the phytoplankton and zooplankton populations in the Niagara River (Canada) Area of Concern in 2014 // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. iv + 66 p.
- Rozon R.M., Bowen K.L., Niblock H.A. et al. 2018. It goes with the flow: Size mediated plankton attenuation through the Niagara River connecting channel // J. Great Lakes Research. V. 44. № 6. P. 1327.
- Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. H. 8. S. 71.
- Schlezinger D.R., Taylor C.D., Howes B.L. 2013. Assessment of zooplankton injury and mortality associated with underwater turbines for tidal energy production // Mar. Technol. Soc. J. V. 47. № 4. P. 142.
- Seepersad B., Crippen R.W. 1978. Use of aniline blue for distinguishing between live and dead freshwater zooplankton // J. Fish Res. Board Canada. V. 35. № 10. P. 1363.
- Sladeczek V. 1973. System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. Bd 7. H. 7. S. 808.
- Souza C.A.D., Vieira L.C.G., Legendre P. et al. 2019. Damming interacts with the flood pulse to alter zooplankton communities in an Amazonian river // Freshwater Biol. V. 64. № 5. P. 1040.
- Tang K.W., Gladyshev M.I., Dubovskaya O.P. et al. 2014. Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments // J. Plankton Res. V. 36. № 3. P. 597.
- Walks D.J., Cyr H. 2004. Movement of plankton through lake-stream systems // Freshwater Biol. V. 49. P. 745.

Impacts of the High-Pressure Bratskoye Hydroelectric Power Station on the Zooplankton of the Bratskoye Reservoir

Yu. V. Gerasimov^{1, *}, N. Ya. Poddubnaya², A. F. Vakhnenko³, A. S. Semenova^{1, 4}, S. M. Zhdanova¹, A. I. Tsvetkov¹, D. D. Pavlov¹, S. E. Bolotov¹, and E. S. Borisenko^{1, 5}

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

²*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

³*Independent researcher, Bratsk, Russia*

⁴*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Atlantic Branch, Kaliningrad, Russia*

⁵*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*e-mail: gu@ibiw.ru

During the growing season of 2022, the studies were carried out in the water area of the Bratsk Reservoir (the Angara River) and in the near-dam site of the Bratsk high-level hydroelectric power station. The ecological effects of the hydroelectric dam on the zooplankton in the regulated section of the river were studied and the impact of the zooplankton downstream drift on the feeding conditions of the fish in the Bratsk Reservoir was assessed. It is established that the water column stratification is a significant factor in the ecological differentiation of plankton communities in the upper reaches of the hydroelectric power station. Unlike the warmed-up layer of the epilimnion, a specific, poor in species, low-abundant and low-productive plankton develops in the cold-water hypolimnion, which enters the dam intakes. A rigorous analysis does not reveal a transformation of the community composition, a statistically significant decrease in abundance and productivity, increased mortality of invertebrates during their passage through the dam, deterioration of the water ecological quality in the lower reaches of the hydroelectric power station. Both live and dead zooplankton drifting downstream from the reservoir makes up a significant proportion of the diet of fish, which during the feeding period come as close as possible to the hydroelectric power station and form aggregations exceeding those in the water area of the Bratsk Reservoir in density. The data obtained testify to the effective adaptation of lake-river planktocenosis to the specific natural and technogenic mode of operation of a large hydraulic structure. The local impact of the Bratsk hydroelectric power station has no ecologically significant negative effect on the plankton of the Bratsk Reservoir and the Angara River ecosystems and has a positive effect on the fish population in the lower reaches through the enrichment of its forage base.

Keywords: HPS, dam, negative effect, zooplankton, abundance, mortality, fish population, distribution

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587:594(262.5)

МОЛЛЮСК-ВСЕЛЕНЕЦ *Anadara kagoshimensis* В СТРУКТУРЕ ДОННЫХ
СООБЩЕСТВ ШЕЛЬФА КРЫМА

© 2023 г. Н. Н. Шаловенков*

Центр экологических исследований, Севастополь, Россия

*e-mail: shaloven@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.09.2020 г.

После доработки 24.12.2022 г.

Принята к публикации 30.12.2022 г.

За пятнадцать лет встречаемость моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в зообентосе шельфа черноморского побережья Крыма выросла с 5 до 17–23%. В то же время доля моллюска-вселенца была незначительной и колебалась в пределах 0.73–23.29% биомассы и 0.19–2.20% численности макрозообентоса в донных сообществах. Моллюск *A. kagoshimensis* зарегистрирован в сообществах *Chamelea gallina*, *Gouldia minima*–*Pitar rudis* и *Gouldia minima*. Самостоятельного сообщества анадара здесь не сформировала. Влияние этого моллюска на донные сообщества Крымского шельфа не столь велико, как, например, в северо-западной или восточной частях Черного моря. Видовая структура донных сообществ шельфа Южного Берега Крыма не претерпела значительных изменений по сравнению с 70–80 гг. прошлого века. Заселение и первая регистрация моллюска-вселенца на шельфе Крыма совпадают с изменением в межгодовой тенденции термохалинных характеристик прибрежных вод — со снижением солености и повышением температуры прибрежных вод, особенно в последнее десятилетие.

Ключевые слова: моллюск-вселенец, зообентос, сообщества, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965223040198, **EDN:** SECFOH

ВВЕДЕНИЕ

На Крымском шельфе чужеродный моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) впервые зарегистрирован в акватории Карадагского заповедника в 1999 г. (Ревков и др., 2002). Расселение анадары на этом участке шельфа было отмечено спустя 40 лет после первой регистрации моллюска в Черном море (Киселева, 1992). С 2002 г. *A. kagoshimensis* регистрировали в наших регулярных исследованиях зообентоса в прибрежных донных сообществах Крыма. При этом частота встречаемости чужеродного вида, как правило, не превышала 5% в бентосных пробах во всех районах Крымского побережья. Однако с 2010 г. встречаемость моллюска-вселенца заметно возросла и уже достигала 17–23% на отдельных участках шельфа.

Цель работы — оценить степень возможных изменений в структуре донных сообществ и роль активизации экспансии моллюска *A. kagoshimensis* в этом процессе на данном участке шельфа Черного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы гидробиологические съемки макрозообентоса, выполненные на участ-

ках прибрежного шельфа Южного Берега Крыма в 2010–2012 гг., где встречаемость анадары превышала 15% (рис. 1). Это три района побережья: внешний рейд Балаклавы, акватории г. Алушка и пгт. Гурзуф.

Пробы зообентоса рыхлых грунтов собирали с помощью ручного водолазного дночерпателя (на глубинах 2–25 м) и дночерпателя Петерсена (на глубинах 25–60 м), площадь облова которых 0.1 м². Материал собран на 45 гидробиологических станциях трех исследованных акваторий (на каждой станции по три пробы). Обработку и разбор макрозообентосных проб проводили по стандартной методике с пересчетом на 1 м² дна.

Доминирование массовых видов рассчитывали по индексу доминирования Балог (Balogh, 1958). Построение полей распределения биологических показателей донных животных в исследованных акваториях выполнено на основе линейной интерполяции. Донные сообщества и их границы выделены с использованием кластерного анализа (Шаловенков, 1992; Shalovenkov, 1997, 1998).

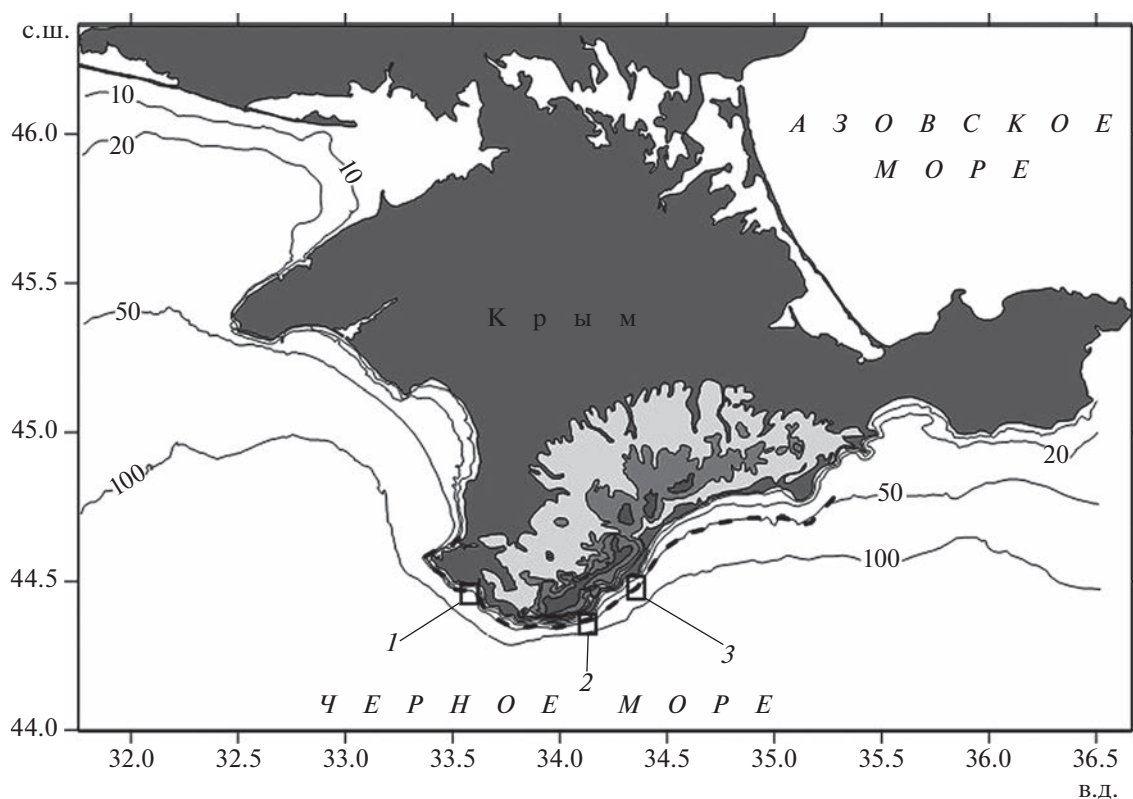


Рис. 1. Район исследований. Участок шельфа Крыма, где регистрировали моллюска-вселенца *A. kagoshimensis* в бентосных пробах (пунктирная линия). Прибрежные полигоны исследования: 1 — внешний рейд Балаклавы, 2 — акватория г. Алупка и 3 — акватория пгт. Гурзуф.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В прибрежном шельфе Балаклавы (акватория Васильевой балки) зарегистрировано 36 видов донных животных. Распределение видов характеризовалось пространственной неоднородностью и варьировало от 0 до 16 видов на станции в исследованной акватории. Преобладали моллюски, среди которых массовыми видами были *Gouldia minima* (Montagu, 1803), *Chamelea gallina* (L., 1758), *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1791), *Pitar rudis* (Poli, 1795) и *Cyclope pellucid* (Risso, 1826). Ракообразные и полихеты составляли небольшую долю суммарной биомассы бентоса. В то же время, высокая встречаемость зарегистрирована для амфиподы *Echinogammarus olivii* (Milne Edwards, 1830), декапод *Pisidia longimana* (Risso, 1816) и *Diogenes pugilator* (Roux, 1829) в мелководной (≤ 25 м) части акватории. Полностью макрозообентос отсутствовал на подводном участке перемещения техногенного берегового оползня в прибрежном шельфе (рис. 2).

Расчеты многомерного статистического анализа показали, что $>60\%$ станций исследованной акватории объединены по видовому составу в одно донное сообщество: *Gouldia minima*—*Pitar rudis* (рис. 2). Остальные станции из-за низкой встре-

чаемости донных животных не рассматривали в качестве статистически достоверного объединения с сообществом гальдии-питара. Эти станции с неустойчивым видовым составом и недостоверной статистической связью между видами зообентоса располагались преимущественно в прибрежной мелководной полосе и на участке распространения техногенного оползня.

Следует отметить, что и в границах сообщества *Gouldia minima*—*Pitar rudis* проявляется пространственная неоднородность видового состава. Статистически достоверно выделяются два комплекса донных животных, которые занимали разные участки сообщества (рис. 2б). Первую группировку видов (табл. 1) можно охарактеризовать как ядро сообщества с высоким уровнем доминирования по численности и биомассе моллюсков *Gouldia minima* и *Pitar rudis*. Средняя биомасса и численность организмов зообентоса в ядре сообщества достигала 59.385 г/м^2 и 727 экз./м^2 соответственно. Вторая группировка имела видовой состав, который указывал на частичное “перекрытие” двух соседствующих сообществ: *Gouldia minima*—*Pitar rudis* и *Chamelea gallina*. Здесь средняя биомасса организмов зообентоса составляла 101.746 г/м^2 , численность — 585 экз./м^2 .

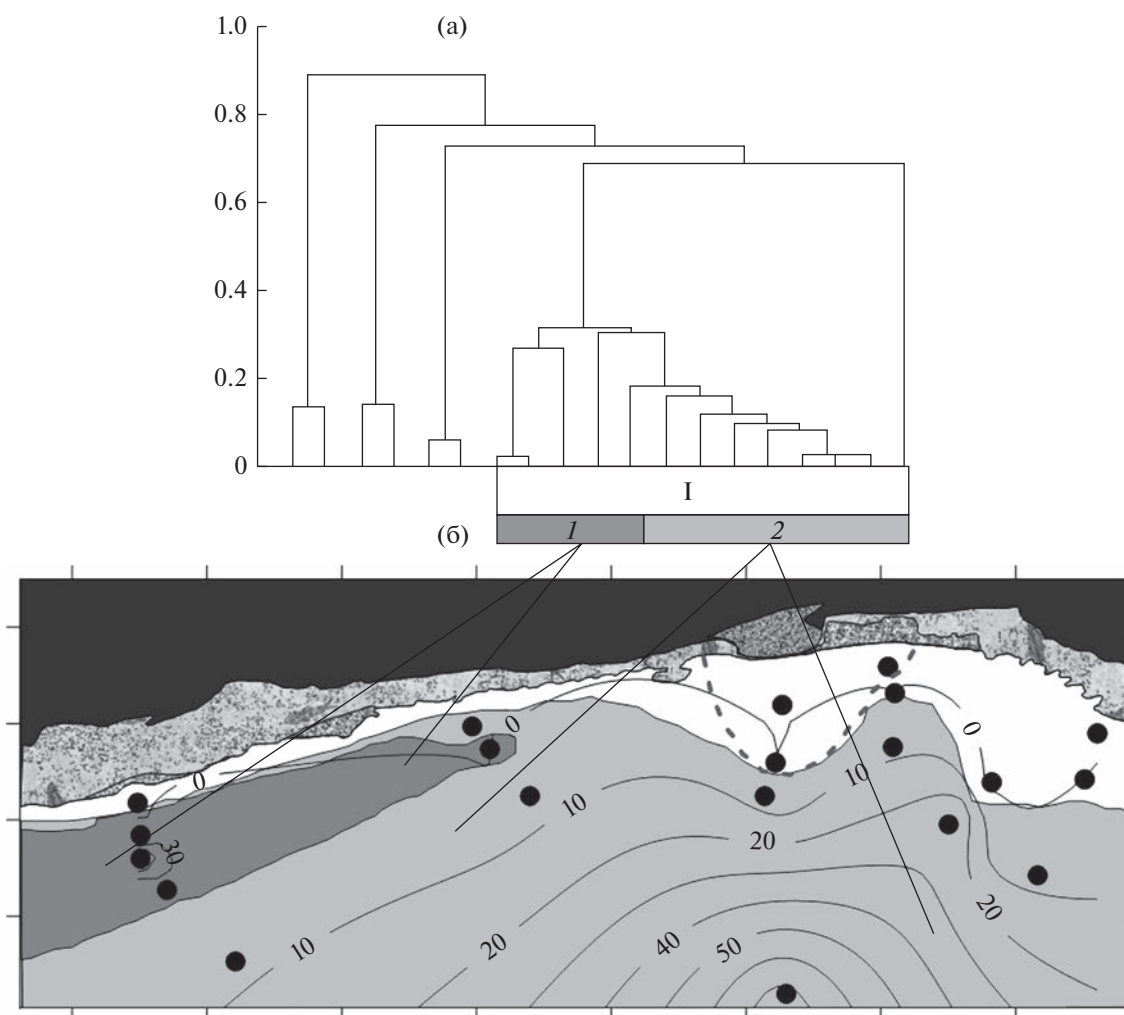


Рис. 2. Дендрограмма объединения станций по видовому составу зообентоса (а) и пространственное распределение в акватории Васильевой балки (б) донного сообщества *Gouldia minima*–*Pitar rudis* (I), с разделением на участки перекрытия (1) и “ядра” (2) сообщества *A. kagoshimensis* (изолинии – биомасса (г/м²). Пунктирная линия – участок подводного оползня.

Анадара зарегистрирована на глубине 40–55 м в исследованной акватории. Пространственное распределение этого моллюска имело сходство с распределением здесь доминирующих видов *G. minima* и *P. rudis*. Наиболее высокие биологические показатели моллюска-вселенца отмечены на участке распространения “ядра” сообщества *Gouldia minima*–*Pitar rudis* (табл. 1, рис. 2б). Поселение моллюска-вселенца представлено преимущественно взрослыми особями, что отразилось на соотношении показателей биомассы и численности. Относительно высокая доля биомассы и низкий уровень индекса доминирования по численности этого моллюска были характерны для участков в сообществе гульдии-питара и “перекрытия” двух сообществ в западной части акватории в местах с высокой плотностью видов макрозообентоса. Причем в сообществе гульдии-питара моллюск-вселенец представлен особями

первого и третьего года, а в смежной области двух сообществ моллюскам было больше трех лет.

На участке прибрежного шельфа в акватории г. Алушка (рис. 1, полигон № 2) зарегистрировано также 36 видов макрозообентоса. Пространственное распределение видов макрозообентоса характеризовалось высокой изменчивостью и варьировало от 2 до 13 видов по данной акватории. Это относительно высокие показатели биоразнообразия донных животных для прибрежного шельфа Крыма.

Высокая встречаемость (>50%) в этой акватории отмечена для моллюсков: *G. minima*, *Ch. gallina*, *Tricolia pullus* (L., 1758), *Donacilla cornea* (Poli, 1791), *Lucinella divaricata* (L., 1758) и для рака-отшельника *D. pugilator*. Массовыми видами (встречаемость >30%) на исследованном полигоне были моллюски *Cyclope pellucid* (Risso, 1826), *C. neritea* (L., 1758), *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791),

Таблица 1. Средняя биомасса (B), численность (N), встречаемость (F) и индексы доминирования (D) массовых видов в группировках донных животных на акватории Васильевой балки

Вид	B , г/м ²	D_B , %	N , экз./м ²	D_N , %	F , %
Сообщество <i>Gouldia minima</i> — <i>Pitar rudis</i> , “ядро”					
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	20.167	33.96	471	64.76	100
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	19.402	32.67	137	18.84	86
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	13.832	23.29	4	0.55	43
<i>Mytilus galloprovincialis</i> (Lamarck, 1819)	0.036	0.06	1	0.14	29
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	0.042	0.07	4	0.55	29
Смежный участок двух сообществ: <i>Gouldia minima</i> — <i>Pitar rudis</i> и <i>Chamelea gallina</i>					
<i>Chamelea gallina</i> (L., 1758)	48.848	48.01	173	29.57	100
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	13.350	13.12	229	39.10	100
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	11.040	10.85	71	12.18	100
<i>Cyclope pellucid</i> (Risso, 1826)	4.192	4.12	18	3.08	100
<i>C. neritea</i> (L., 1758)	5.700	5.60	11	1.88	75
<i>Lucinella divaricata</i> (L., 1758)	0.279	0.27	16	2.74	75
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	0.192	0.19	6	1.03	75
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	0.463	0.46	4	0.68	50
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	16.894	16.60	3	0.43	25

Moerella donacina (L., 1758) и полихета *Platynereis dumerilii* (Audouin & Milne Edwards, 1834). По результатам кластерного анализа выделено два сообщества зообентоса: *Chamelea gallina* и *Gouldia minima*, а также временная группировка видов (рис. 3а, 3б). Временная группировка донных животных представлена преимущественно ювенильными особями, которые зарегистрированы в прибрежной полосе на мелководье.

Сообщество *Chamelea gallina* занимало центральную часть исследованного участка морского дна в виде эллипса, вытянутого вдоль изобат, на глубине от 8 до 20 м (рис. 3). Пространственное распределение сообщества *Gouldia minima* формировало своеобразный “пояс” вокруг сообщества хамели на глубинах 4–10 и 20–25 м. В сообществе *Chamelea gallina* средняя биомасса была невысокой (в среднем 19.177 г/м²) при относительно высокой средней численности организмов зообентоса 523 экз./м². В сообществе *Gouldia minima* средняя биомасса была меньше (11.101 г/м²), а средняя численность организмов зообентоса также относительно высокой (443 экз./м²).

Моллюск *A. kagoshimensis* зарегистрирован в сообществе хамели и в сообществе гульдии на исследованном полигоне у побережья г. Алушка (табл. 2), однако не имел преобладающих показателей в этих двух сообществах. Хотя пространственное распределение анадары частично перекрывалось с распределением гульдии и хамели в акватории, тем не менее, статистически значимой корреляции в пространственном распределе-

нии с этими доминирующими моллюсками не отмечено (рис. 3).

Зообентос в акватории пгт. Гурзуф (рис. 1, полигон № 3) был представлен относительно небольшим количеством видов (18). Пространственная изменчивость видового разнообразия макрозообентоса совпадала с изменением глубины изученного участка прибрежного шельфа, т.е. снижалось с уменьшением глубины донного участка. Так, в глубоководной части исследованной акватории регистрировали по девять видов на станциях, в прибрежной полосе — до трех видов. Это наиболее низкий показатель биоразнообразия донных животных для прибрежного шельфа Крыма.

Многомерный статистический анализ пространственной изменчивости видов макрозообентоса позволил выделить сообщество *Chamelea gallina* и временную группировку видов зообентоса в исследованной акватории пгт. Гурзуф (рис. 4). В сообществе хамели зарегистрировано 11 видов макрозообентоса, характерных для этого сообщества, а также моллюск-вселенец *Anadara kagoshimensis*. Верхняя условная граница распространения сообщества проходила на глубине 6 м.

Массовыми видами в сообществе хамели были моллюски *Chamelea gallina* и *Gouldia minima*, а также ракообразные *Diogenes pugilator* и *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) (табл. 3). Средняя биомасса и численность организмов зообентоса в сообществе *Chamelea gallina* на исследованной акватории достигала 24.384 г/м² и 182 экз./м² соответственно.

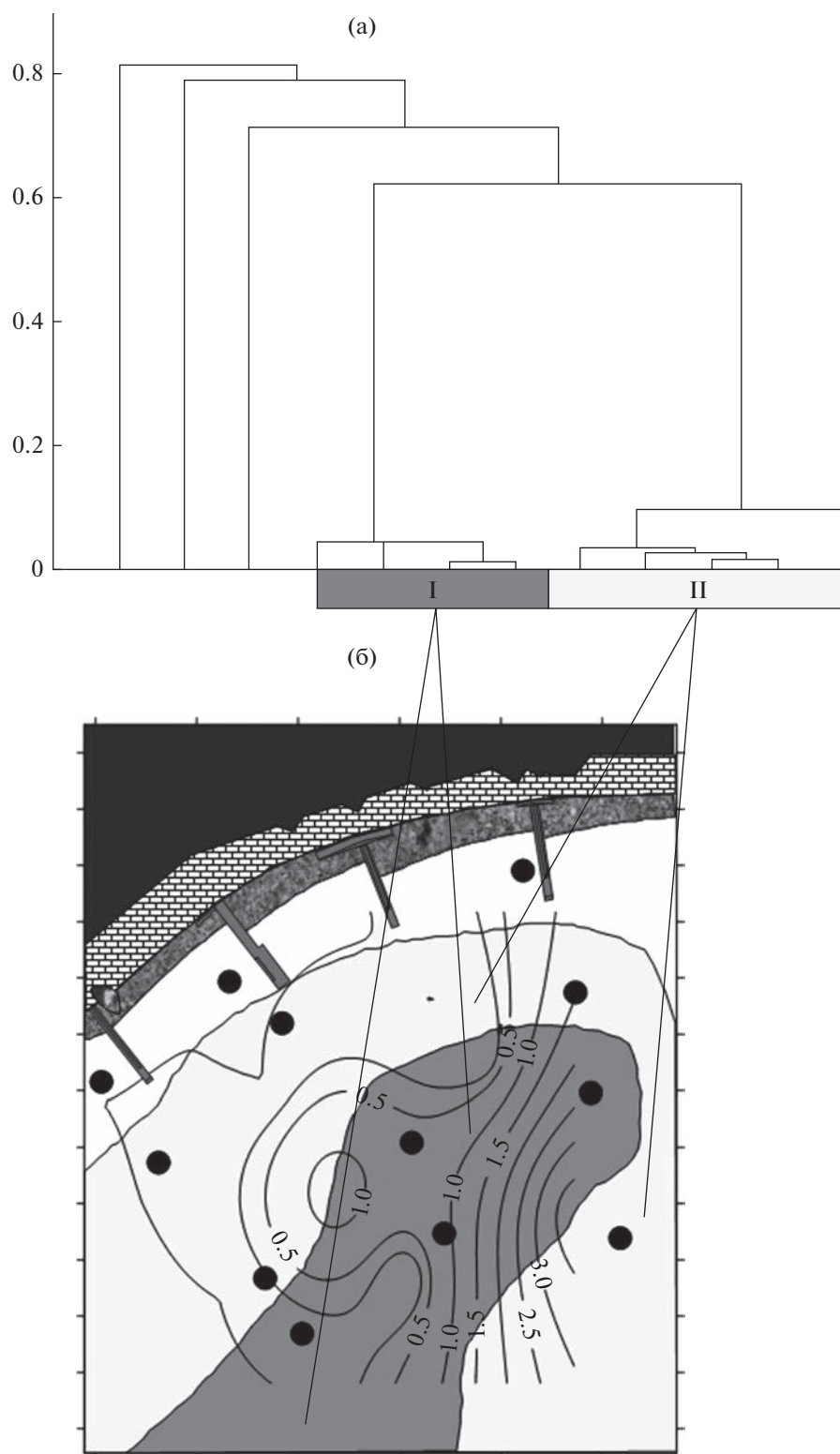


Рис. 3. Дендрограмма объединения станций по видовому составу зообентоса (а) и пространственное распределение в акватории г. Алупка (б) донных сообществ *Chamelea gallina* (I) и *Gouldia minima* (II) и моллюска-вселенца *A. kagoshimensis* (изолинии – биомасса, г/м²).

Таблица 2. Средняя биомасса (B), численность (N), встречаемость (F) и индекс доминирования (D) массовых видов в сообществах *Chamelea gallina* и *Gouldia minima* в акватории г. Алупка

Вид	B , г/м ²	D_B , %	N , экз./м ²	D_N , %	F , %
Сообщество <i>Chamelea gallina</i>					
<i>Chamelea gallina</i> (L., 1758)	14.752	76.93	265	50.67	100
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	0.189	0.99	25	4.77	75
<i>Lucinella divaricata</i> (L., 1758)	0.050	0.26	21	4.06	75
<i>Donacilla cornea</i> (Poli, 1791)	0.758	3.95	3	0.57	50
<i>Cyclope neritea</i> (L., 1758)	0.645	3.36	4	0.76	25
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	0.359	1.87	1	0.19	25
Сообщество <i>Gouldia minima</i>					
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	7.777	70.06	294	66.37	100
<i>Lucinella divaricata</i> (L., 1758)	0.193	1.74	14	3.16	100
<i>Tricolia pullus</i> (L., 1758)	0.085	0.77	8	1.81	80
<i>Moerella donacina</i> (L., 1758)	0.340	3.06	11	2.48	80
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	0.123	1.11	13	2.93	60
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	0.115	1.03	19	4.29	60
<i>Cyclope pellucid</i> (Risso, 1826)	0.247	2.23	6	1.35	40
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	0.831	7.49	2	0.45	20

Таблица 3. Средняя биомасса (B), численность (N), встречаемость (F) и индекс доминирования (D) массовых видов в сообществе *Chamelea gallina* в акватории пгт. Гурзуф

Вид	B , г/м ²	D_B , %	N , экз./м ²	D_N , %	F , %
<i>Chamelea gallina</i> (L., 1758)	20.436	83.81	95	52.25	100
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	2.740	11.24	52	28.60	87.5
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	0.115	0.47	7	3.85	62.5
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	0.098	0.40	23	12.65	50
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	0.178	0.73	4	2.20	37.5

Моллюск *Anadara kagoshimensis* имел низкую встречаемость по сравнению с доминирующими видами в границах сообщества *Chamelea gallina*. Индексы доминирования по биомассе и численности в сообществе также характеризовались очень низкими значениями (табл. 3). При этом, наиболее высокие биологические показатели моллюска-вселенца отмечены на условной границе сообщества хамели на глубине 10 м (рис. 4).

При сравнении расселения чужеродного вида на трех исследованных акваториях проявляется связь биологических показателей моллюска с общим уровнем продуктивности в локальных сообществах зообентоса. Так, максимальная биомасса моллюска *Anadara kagoshimensis* зарегистрирована в районе внешнего рейда Балаклавы, где суммарная биомасса зообентоса была наиболее высокой среди исследованных акваторий (рис. 5). Для этого района характерны также более высокие показатели видового разнообразия макрозообентоса — до 16 видов на станции.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Численность и биомасса моллюска-вселенца *A. kagoshimensis* ниже в 20–30 раз на шельфе Крыма по сравнению с локальными поселениями в Керченском проливе. Так, численность моллюска-вселенца в проливе колеблется от 21 до 88 экз./м², биомасса — от 9 до 39 г/м² (Иванов, Синегуб, 2008). Максимальная биомасса этого моллюска в проливе достигает 500 г/м² (Головкина, Набоженко, 2012). Однако самые высокие показатели исследователи отмечают в приустьевом районе р. Дунай и у побережья Кавказа. Для устья р. Дунай минимальная биомасса моллюска-вселенца в локальных поселениях изменялась от 375 до 2700 г/м², численность — от 13 до 528 экз./м² (Стадниченко, Золотарев, 2009). На Кавказском шельфе (район бух. Инал) средняя численность моллюска была ~1160 экз./м², максимальные значения достигали 2462 экз./м². Средняя биомасса в

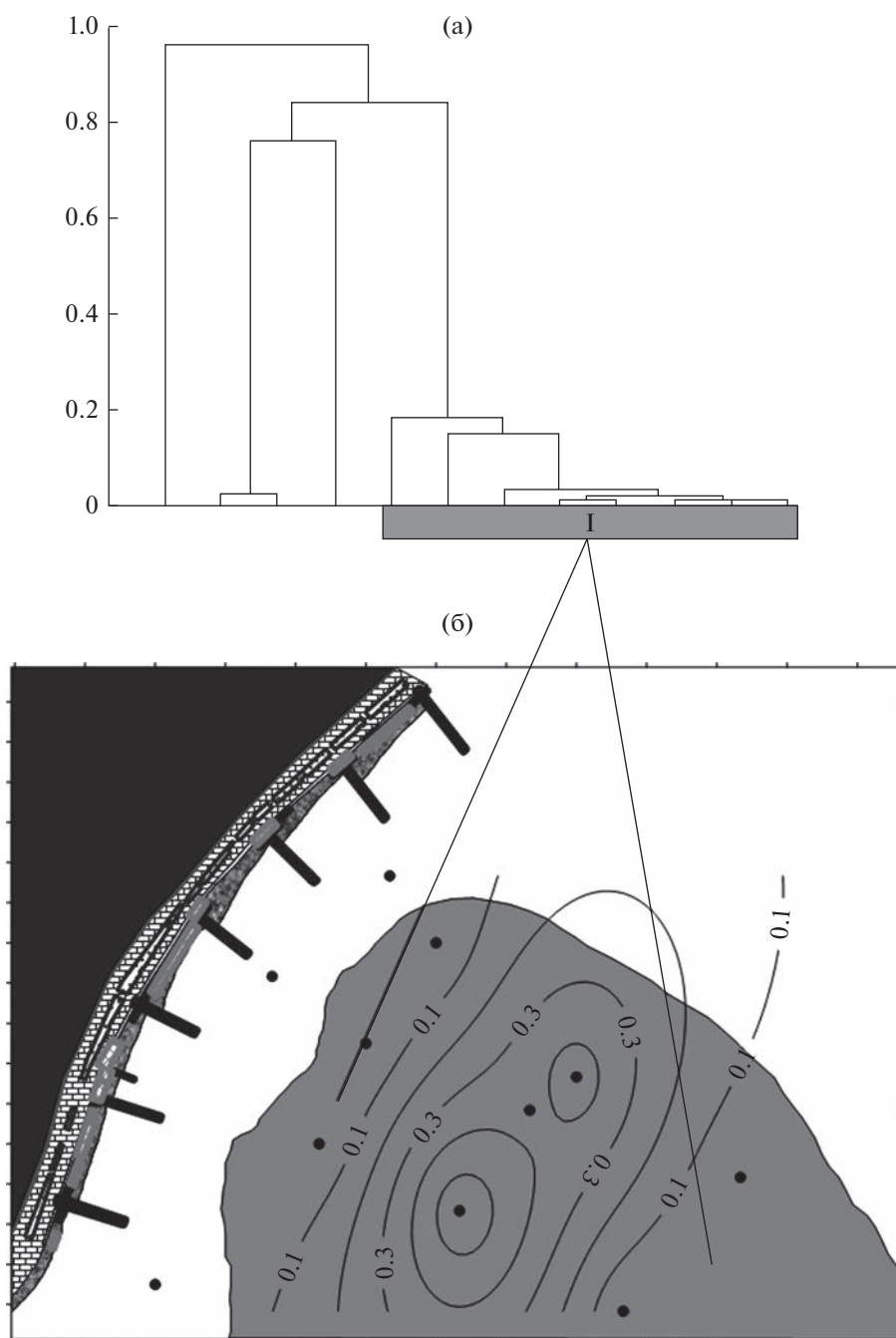


Рис. 4. Дендрограмма объединения станций по видовому составу зообентоса (а) и пространственное распределение в акватории пгт. Гурзуф (б) донного сообщества *Chamelea gallina* (I) и моллюска-вселенца *A. kagoshimensis* (изолинии — биомасса, г/м²).

локальных поселениях составляла 450 г/м² (Чикина и др., 2003; Chikina, Kucheruk, 2004).

Моллюск *A. kagoshimensis* формирует собственные сообщества в районах Кавказа, устья р. Дунай и в Керченском проливе (Skolka, Gomoiu, 2004; Chikina, Kucheruk, 2005; Синегуб, 2006; Шурова, Золотарев, 2007; Головкина, Набоженко, 2012; Шаловенков, 2021; Shalovenkov, 2022 и др.). У Кав-

казского побережья моллюск-вселенец активно занимает площади сообщества *Chamelea gallina*, выступая конкурентом доминирующему виду (Chikina, Kucheruk, 2005; Чикина, 2009; Золотарев, Терентьев, 2012). В Керченском проливе моллюск-вселенец образует собственное сообщество на граничных участках между сообществами церастодермы и хамелии (Головкина, Набожен-

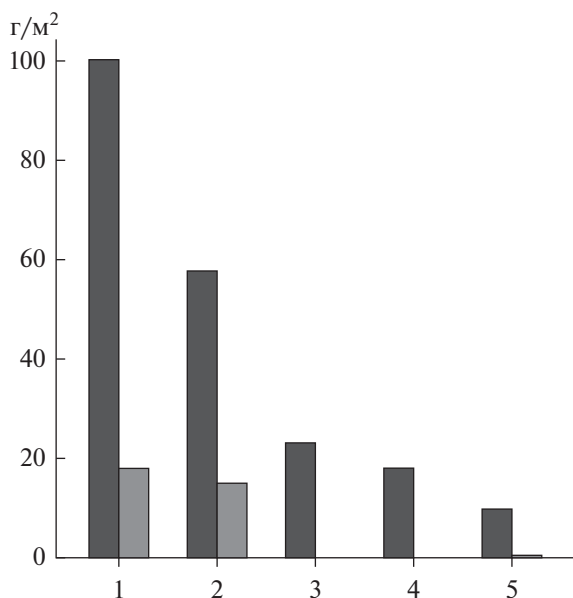


Рис. 5. Гистограмма соотношений средней биомассы (г/м²) сообщества зообентоса (черный цвет) и моллюска *A. kagoshimensis* (серый цвет) в исследованных акваториях. Сообщества: 1 — *Chamelea gallina* (Балаклава), 2 — *Gouldia minima*–*Pitar rudis* (Балаклава), 3 — *Chamelea gallina* (Гурзуф), 4 — *Chamelea gallina* (Алупка), 5 — *Gouldia minima* (Алупка).

ко, 2012; Фашук и др., 2012). На шельфе в Дунайско-Днестровском междуречье и у Румынского побережья анадара формирует собственное сообщество вместо сообщества *Mytilus gallprovincialis*, которое подверглось деградации в период крупномасштабной гипоксии в северо-западной части Черного моря (Skolka, Gomoiu, 2004; Синегуб, 2006; Стадниченко, Золотарев, 2009; Abaza et al., 2010; Skolka, Preda, 2010; Золотарев, Терентьева, 2012; Petrova, Stoykov, 2013).

В представленных исследованиях анадара зарегистрирована в сообществах *Chamelea gallina*, *Gouldia minima* и *Gouldia minima*–*Pitar rudis* и самостоятельного сообщества не формировала. Доля моллюска-вселенца колебалась от 0.73 до 23.29% суммарной биомассы в донных сообществах Крымского побережья. Следует отметить, что в сообществах с более высокой суммарной биомассой зообентоса зарегистрированы и более высокие показатели развития локальных поселений моллюска-вселенца. Несмотря на возрастание встречаемости анадары в зообентосе Крымского шельфа, роль этого моллюска в донных сообществах не столь значительна, как в северо-западной и восточной частях Черного моря. Видовая структура донных сообществ не претерпела значительных изменений по сравнению с 70–80 гг. прошлого века (Киселева, 1992). При этом, средняя численность и биомасса доминирующих видов макрозообентоса в сообществе *Chamelea gallina*

уменьшились в 2–5 раз, а в сообществах *Gouldia minima* и *Gouldia minima*–*Pitar rudis*, наоборот, — выросли в 2–4 раза.

Наибольшее развитие популяции моллюска-вселенца наблюдается в тех районах Черного моря, где происходит достаточно сильное распреснение прибрежных вод за счет речных стоков. В прибрежных водах Южного Берега Крыма основными источниками распреснения прибрежных вод служат горные реки, которые заполняются в период осенне-зимних дождей. Здесь личинок *A. kagoshimensis* регистрируют с сентября по декабрь (Казанкова, 2002; Трошенко и др., 2012), т.е. в период усиления атмосферных осадков. Такие условия наиболее благоприятны для распространения личинок моллюска-вселенца у Крымского шельфа. С конца XX–начала XXI вв. наблюдается общая тенденция увеличения атмосферных осадков и потепление в регионе (Ильин, Репетин, 2011; Репетин, 2012). Последствием региональных климатических изменений стало снижение солености и повышение температуры прибрежных вод, особенно в последнее десятилетие (Горячкин, Иванов, 2005; Репетин и др., 2009). Следует отметить, что заселение и первая регистрация моллюска на шельфе Крыма совпадают с этим периодом в межгодовой изменчивости термохалинных характеристик прибрежных вод. Последствия региональных климатических изменений проявляются в определенных тенденциях развития зообентоса и на других прибрежных участках Крыма (Шаловенков, 2023).

Выводы. С расселением моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* на шельфе Крыма значительных изменений в видовой структуре донных сообществ пока не наблюдается. Самостоятельного сообщества анадара не сформировала. Доля чужеродного моллюска в суммарной численности и биомассе макрозообентоса была незначительна. Наибольшие показатели развития анадары отмечены в донных сообществах с более высокой суммарной продуктивностью макрозообентоса. Первая регистрация и расселение моллюска *A. kagoshimensis* на шельфе Крыма по времени совпадает с изменениями в трендах многолетней изменчивости термохалинных характеристик прибрежных вод района, обусловленными климатическими условиями в регионе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено на личные средства автора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Головкина Е.М., Набоженко М.В. 2012. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (российский сектор) и заливов Таманского по-

- луострова // Вестн. Южн. науч. центра РАН. Т. 8. № 2. С. 53.
- Горячкин Ю.Н., Иванов В.А. 2005. Изменчивость солености поверхностных вод в прибрежной зоне Южного берега Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 12. С. 22.
- Золотарев П.Н., Терентьев А.С. 2012. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. Т. 52. № 2. С. 251.
- Иванов Д.А., Синегуб И.А. 2008. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Южный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ЮгНИРО), Матер. III Междунар. конф. (10–11 октября 2007 г.). Керчь: ЮгНИРО. С. 45.
- Ильин Ю.П., Репетин Л.Н. 2011. Климатические изменения гидрометеорологического режима северного и восточного побережий Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 25. Т. 1. С. 157.
- Казанкова И.И. 2002. Сезонная динамика личинок двустворок и их вертикальное распределение в прибрежном планктоне внешнего рейда Севастопольской бухты (Черное море) // Экология моря. Вып. 61. С. 59.
- Киселева М.И. 1981. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. Киев: Наукова думка.
- Киселева М.И. 1992. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа. Многолетние изменения бентоса Черного моря. Киев: Наукова думка. С. 84.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Николаенко Т.В., Колесникова Е.А. 2002. Разнообразие зообентоса рыхлых грунтов в прибрежной зоне крымского побережья Черного моря // Океанология. Т. 42. № 4. С. 561.
- Репетин Л.Н., Ильин Ю.П., Долотов В.В., Липченко М.М. 2009. Современные оценки атмосферных осадков, их вклада в водный баланс Черного моря. Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 18. С. 193.
- Репетин Л.Н. 2012. Пространственная и временная изменчивость температурного режима прибрежной зоны Черного моря. Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 26. № 1. С. 99.
- Синегуб И.А. 2006. Макрозообентос. Донные сообщества 1984–2002 гг. Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. Киев: Наукова думка. С. 268.
- Стадниченко С.В., Золотарев В.Н. 2009. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007–2008 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 20. С. 248.
- Трощенко О.А., Куфтаркова Е.А., Лисицкая Е.В. и др. 2012. Результаты комплексных экологических исследований на акватории мидийно-устричной фермы (Голубой залив, Крым, Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 26. № 1. С. 291.
- Фацук Д.Я., Флинт М.В., Кучерук Н.В. и др. 2012. География макрозообентоса Керченского пролива: динамика распределения, структуры и показателей развития // Изв. РАН. Сер. геогр. № 3. С. 94.
- Чикина М.В., Колючкина Г.А., Кучерук Н.В. 2003. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalvis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) в Черном море // Экология моря. Вып. 64. С. 72.
- Чикина М.В. 2009. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Черного моря: пространственная структура и многолетняя динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 25 с.
- Шаловенков Н.Н. 1992. Возможности применения методов многомерной статистики в исследованиях зообентоса // Экология моря. Т. 42. С. 88.
- Шаловенков Н.Н. 2021. Распределение чужеродных видов зообентоса на шельфе Черного моря. Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 157.
- Шаловенков Н.Н. 2023. Тенденция возрастания видового богатства макрозообентоса в Севастопольской бухте (Черное море) // Биология внутр. вод. № 3. С. 337.
<https://doi.org/10.31857/S032096522303021X>
- Шурова Н.М., Золотарев В.Н. 2007. Структура популяций морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 15. С. 556.
- Abaza V., Dumitrache C., Dumitrescu E. 2010. Structure and distribution of the main molluscs from the Romanian marine areas designated for their growth and exploitation // Recherches Marines. V. 39. P. 137.
- Balogh J. 1958. Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest: Akademie Wissenschaft.
- Chikina M., Kucheruk N. 2004. Contemporary dynamics of coastal benthic communities of the north Caucasian coast of the Black Sea // International Workshop on Black Sea Benthos. Turkey: Turkish Mar. Res. Found. P. 155.
- Chikina M., Kucheruk N. 2005. Long-term changes in the structure of benthic communities in the northeastern part of the Black Sea. Influence of alien species // Oceanology. V. 45. I. 1. P. 176.
- Petrova E., Stoykov S. 2013. Biocenological investigations of the macrozoobenthos in the northern part of the Bulgarian Black Sea coast in depth up to 30 m // Bulgarian J. Agricul. Sci. V. 19. S. 1. P. 16.

- Shalovenkov N.N.* 1997. Peculiarity of spatial distribution of the benthos communities on mud in an estuarine area of Sevastopol Bay (Black Sea) // Muddy Coasts' 97 International Conference on hydrology, sedimentology, geochemistry, and ecology of muddy coasts. Wilhelmshaven, Germany, 1–5 September 1997. P. 102.
- Shalovenkov N.N.* 1998. Changing of the Benthic Communities in the Sevastopol Bay Estuary During the Last Eighty Years // NATO TU-Black Sea Project ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. V. 1. P. 301.
- Shalovenkov N.N.* 2022. Distribution of Alien Zoobenthic Species on the Black Sea Shelf. Russ. J. Biol. Invasions. Vol. 13. №. 1. P. 123.
- Skolka M., Preda C.* 2010. Alien invasive species at the Romanian Black Sea coast-Present and perspectives // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa". V. 53. I. 1. P. 443.
- Skolka M., Gomoiu M.-T.* 2004. Invasive species in Black Sea. Ecological impact of invasive species in aquatic ecosystems. Constanta: Ovidius Univ. Press.

Mollusc *Anadara kagoshimensis*, Alien Species, in Structures of the Benthic Communities on the Crimea Shelf

N. N. Shalovenkov*

The Centre for Ecological Studies, Sevastopol, Russia

**e-mail: shaloven@rambler.ru*

The frequency of occurrence of the mollusc-invader, *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), increased from 5 to 17–23% in zoobenthos of the South Coast of the Crimea Shelf for the last fifteen years. At the same time, the rate of the non-native mollusc was not significant and fluctuated: 0.73–23.29% from the biomass and 0.19–2.20% from abundance of the macrozoobenthos in the benthic communities. The mollusc *A. kagoshimensis* has been registered in the three communities: *Chamelea gallina*, *Gouldia minima*–*Pitar rudis* and *Gouldia minima*. The mollusc *Anadara* has not formed an independent community here. Influence of this alien species on bottom communities of the Crimean Coast was not such considerable as on bottom communities in northwest or in east parts of Black Sea Shelf. The structure of benthic communities had no significant changes on the shelf of the Southern Coast of the Crimea, compared with 70–80 of the last century. The first registration and the settlement of the mollusc-invader on the Crimea Shelf coincides with salinity decrease and temperature rise of coastal waters which are observed during last decade.

Keywords: invasive mollusk, zoobenthos, communities, Black Sea

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 592(282.2)(560)

ДОННЫЕ МАКРОПОЗВОНОЧНЫЕ р. КЫЗЫЛЫРМАК (НЕВШЕХИР, ТУРЦИЯ) И ИХ СВЯЗЬ С ПЕРЕМЕННЫМИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ¹

© 2023 г. Севал Арас^а, *, Озлем Финдик^б

^аКафедра экологической инженерии, инженерно-архитектурный факультет, Невшехирский университет Наджи Бекташ Вели, Невшехир, Турция

^бКафедра молекулярной биологии, факультет искусства и наук, Невшехирский университет Наджи Бекташ Вели, Невшехир, Турция

*e-mail: sevalkokmen@gmail.com

Поступила в редакцию 22.06.2022 г.

После доработки 18.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Турция характеризуется многими экологическими параметрами благодаря своему географическому положению, которое позволяет ей обладать богатым биоразнообразием пресноводных экосистем. Исследование проводили на р. Кызылырмак – самой длинной реке (1.355 км) в стране. Она берет начало и впадает в море в пределах ее границ. Река Кызылырмак служит различным сельскохозяйственным, промышленным целям, связанным с питьевой водой, а также рекреационным целям и вносит значительный вклад в экономику региона. Показано распределение фауны макробеспозвоночных реки и оценено влияние переменных окружающей среды на распределение видов. Кроме того, с использованием индексов видового биоразнообразия, таких как рабочая группа по биологическому мониторингу (BMWP), индекса средних значений таксонов (Average Score per Taxon (ASPT)), индекса Шеннона–Винера и анализа выровненности, были определены пространственные и временные сходства и различия. Согласно результатам, десять таксономических групп в реке Кызылырмак принадлежат к следующим категориям: Gastropoda (81.5%), Gammaridae (9.8%), Oligochaeta (6.2%) Chironomidae (2.1%), Hirudinea (0.3%) и другие (0.1%). Индекс Шеннона–Винера и индекс выровненности составили 0.29–1.9 и 0.46–0.14 соответственно. Согласно TR-BMWP индексу качество воды относится к классам от грязной до очень грязной; согласно ASPT индексу качество воды варьирует от умеренно загрязненной до грязной. Корреляционный анализ зависимости между видами и физико-химическими параметрами показал, что на разнообразие фауны донных макробеспозвоночных реки влияют природные и антропогенные факторы.

Ключевые слова: биоразнообразие, пресноводные экосистемы, р. Кызылырмак, донные макробеспозвоночные

DOI: 10.31857/S0320965223040022, EDN: RVMVUF

The Benthic Macroinvertebrates of the Kızılırmak River (Nevşehir, Turkey) and Their Relation with Environmental Variables

Seval Aras^а, *, and Ozlem Findik^б

^аDepartment of Environmental Engineering, Faculty of Engineering and Architecture, Nevşehir Hacı BektaşVeli University, Nevşehir, Turkey

^бDepartment of Molecular Biology, Faculty of Arts and Sciences, Nevşehir Hacı BektaşVeli University, Nevşehir, Turkey

*e-mail: sevalkokmen@gmail.com

Turkey has many ecological characteristics due to its geographical location, allowing it to have a rich biodiversity in freshwater ecosystems. This study was carried out on the Kızılırmak river, the longest river

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

(1.355 km) in the country; it originates and empties into the sea within its borders. The Kızılırmak river serves various agricultural, industrial, drinking water-related, and recreational purposes and greatly contributes to the region's economy. This study aimed to determine the distribution of the river's macroinvertebrate fauna and evaluate the impact of environmental variables on species distribution. In addition, using species-based biodiversity indices such as the Biological Monitoring Working Party (BMWP), Average Score per Taxon (ASPT), the Shannon–Wiener index, and evenness analysis, spatial and temporal similarities and differences were determined. According to the results, the ten taxonomic groups in the Kızılırmak river belong to the following categories: Gastropoda (81.5%), Gammaridae (9.8%), Oligochaeta (6.2%), Chironomidae (2.1%), Hirudinea (0.3%), and various others (0.1%). The Shannon–Wiener and evenness indexes were 0.29–1.9 and 0.46–0.14, respectively. TR-BMWP scores are in the poor to very poor water quality classes, and the ASPT ranges from moderate to poor water quality. Correlation analysis between species and physicochemical parameters indicated that the benthic macroinvertebrate fauna diversity of the river is affected by natural and anthropogenic factors.

Keywords: biodiversity, freshwater ecosystems, Kızılırmak river, benthic macroinvertebrate

РАЗНООБРАЗИЕ СПОСОБОВ ЗАХВАТА ПИЩИ КОСТИСТЫХ РЫБ (Teleostei) В СВЯЗИ С МОРФОЛОГИЕЙ ИХ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА (Обзор)

© 2023 г. Е. С. Громова^а, *, В. В. Махотин^а

^аМосковский государственный университет, Москва, Россия

*e-mail: zhenya_s@inbox.ru

Поступила в редакцию 30.08.2022 г.

После доработки 07.10.2022 г.

Принята к публикации 24.10.2022 г.

Дан обзор особенностей способов начального захвата пищи — всасывания, укуса и броска у различных представителей костистых рыб на дефинитивной стадии развития с характеристикой признаков морфологии их аппарата питания. Описаны новые черты строения челюстного аппарата некоторых видов Teleostei, свидетельствующие о применении ими нескольких вариантов схватывания корма по-отдельности и одновременно во время поимки добычи.

Ключевые слова: костистые рыбы, способы захвата пищи, функциональная морфология, аппарат питания

DOI: 10.31857/S0320965223040113, **EDN:** RVTKUX

Трофическое разнообразие Teleostei поддерживается использованием определенного способа кормодобывания в связи с характерной анатомией аппарата питания (Wainwright et al., 2007). Процесс первичного контакта челюстей особи с пищей у костистых рыб обозначен авторами как изначальное схватывание (захват) добычи (Liem, Lauder, 1980; Lauder, 1980; 1983a; Konow, Sanford, 2008). В большинстве ихтиологических работ, которые содержат описание биомеханики питания вида, подразумевается именно эта операция (Westneat, 1995b; 2006; Wainwright, Shaw, 1999; Waltzek, Wainwright, 2003; Ferry-Graham et al., 2010).

Рыбы осуществляют начальное схватывание добычи разными методами — всасыванием, броском или укусом (Liem, 1980; Westneat, 1995b; Ferry-Graham, Lauder, 2001; Wainwright, Bellwood, 2002; Westneat, 2006). Каждый из этих трех способов связан с определенным строением и функциями аппарата питания животного (Alexander, 1969; Liem, 1980; Lauder, 1982; Wainwright, 1987, 1988; Westneat, 1990). После начального схватывания у некоторых форм Teleostei следует стадия обработки пищи во рту, после чего происходит глотание. Для достижения максимального успеха поимки жертвы (путем всасывания/укуса/броска) рыбе необходимо либо модифицировать поведение (кинематику) данного процесса (Lauder,

1981), либо изменить строение своего аппарата питания (Gibb, Ferry-Graham, 2005). Ряд видов используют оба варианта.

Морфологические черты особи играют ведущую роль в определении ее рациона, поскольку вариация в строении splanchnocranium лежит в основе изменений способности животного кормиться. Последняя имеет ведущее значение в формировании диеты (Wainwright, Richard, 1995). У ряда видов Teleostei изменение устройства челюстей в ходе онтогенеза — одна из причин смены способа кормодобывания в процессе индивидуального развития особи (Wainwright, Richard, 1995; Frederich et al., 2008). По данным некоторых авторов, морфологические свойства аппарата питания на 90% предсказывают способ кормления вида (Sonnenfeld et al., 2014). Специфика строения структур, вовлеченных в процесс схватывания добычи, создает физические ограничения. Эти ограничения влияют на такие функции висцерального аппарата как сила укуса, скорость движения челюстей, поток всасывания корма и др. (Wainwright, 1988; Norton, 1991; Turingan, 1994; Turingan et al., 1995). Таким образом, особенности морфологии обуславливают эффективность ловли добычи и тем самым могут определять способы использования пищевых ресурсов в окружающей среде обитания животного, в частности устанавливать роль хищников в формировании структуры сообщества рыб или косвенно влиять на биогеографическое распределение видов Teleostei (Westneat, 2006).

Сокращения: m. — мускул (musculus); pr. — отросток (processus).

В настоящее время отсутствуют обобщающие обзоры, в которых приводились бы сведения о характере особенностей основных трех способов начального схватывания добычи (всасывание, бросок и укус) у ряда видов Teleostei. В единичных обзорах (Ferry et al., 2015; Gidmark et al., 2019) содержится неполная информация. Большинство отдельных работ, посвященных аспектам вышеуказанных методов питания у определенных представителей данной группы рыб, выполнено при помощи: 1) различных вариантов моделирования аппарата питания (Muller et al., 1982; Westneat, 1990, 1991, 1994; Westneat, 1995a); 2) снятия электромиографии участвующих в этом процессе мускулов (Osse, 1969; Liem, 1980; Wainwright et al., 1989; Wainwright, Turingan, 1996); 3) измерения давления в ротовой и оперкулярной полостях рыбы (Lauder, 1983b; Muller, Osse, 1984); 4) высокоскоростной видеосъемки кормящегося животного (Anker, 1978; Grobecker, Pietsch, 1979; Lauder, 1979; Lauder, Shaffer, 1993; Sanford, Wainwright, 2002); 5) исследования кинематики движений аппарата питания (Anker, 1974; Lauder, 1979; 1981; Wassenbergh et al., 2009); 6) техники визуализации потока воды, входящего в рот рыбы (Ferry-Graham, Lauder, 2001; Ferry-Graham et al., 2003); 7) сономикрометрии (Sanford, Wainwright, 2002); 8) анализа морфометрии элементов черепа, в частности нижней челюсти (Westneat, 2004; 2005) и т.д. Анатомирование аппарата питания является перспективным методом оценки особенностей способов кормодобывания представителей Teleostei (Kirchhoff, 1958; Osse, 1969; Westneat, 1995b).

Цель работы – суммировать имеющуюся информацию об особенностях и вариации трех основных способах начального захвата пищи Teleostei (всасывания, броска и укуса) – у большого числа видов группы; привести новые данные об устройстве splanchnocranium, демонстрирующие способность представителей определенных таксонов использовать различные методы питания.

СПОСОБЫ НАЧАЛЬНОГО ЗАХВАТА ПИЩИ TELEOSTEI

Всасывание

Всасывание (движение добычи в сторону охотника) – наиболее распространенный (Alexander, 1967, 1969; Liem, 1980; Lauder, 1983c; Muller, Osse, 1984; Lauder, 1985a; Westneat, 2006) и изученный способ добывания пищи (Lauder, 1985b; Norton, Brainerd, 1993; Bergert, Wainwright, 1997; Day et al., 2015) у Teleostei. Почти половина из >30000 их видов используют всасывание в качестве основного метода кормодобывания (Collar et al., 2014). Питание всасыванием представляет собой увеличенное движение дыхания рыбы (Adriaens, 2003), при котором добыча не испытывает прямого контакта с составляющими аппарата вторичных передних

челюстей (Barel, 1983). Всасывание – процесс расширения полостей головы животного для втягивания корма в рот вместе с небольшим количеством окружающей его воды (Lauder, 1985a). Некоторые авторы придерживаются мнения, что в процессе эволюции Teleostei развитие всасывания добычи предшествовало появлению укуса (Muller, Osse, 1984).

Виды Teleostei, использующие всасывание, в основном, питаются ускользящей добычей в толще водяного столба (Wainwright, 1999; Westneat, 2006). Различные авторы (Osse, 1969; Lauder, 1979, 1980; Gibb, 1995) выделяют несколько этапов всасывания: 1) подготовительную фазу (пространство полости головы рыбы сжато); 2) фазу расширения; 3) фазу сжатия и 4) фазу восстановления (возврата). Характеристику этих фаз также можно встретить в описаниях поведения броска и укуса (Alfaro et al., 2001; Grubich et al., 2008; Konow et al., 2013). Как правило, в процессе захвата пищи всасыванием у особи имеют место опускание гиоида вниз, поднятие neurocranium вверх, абдукция челюстей, суспензориумов и жаберных крышек. Движение элементов черепа животного во время всасывания происходит быстро – в пределах интервала в 10–100 мл/с для рыб размером <50 см (Muller, Osse, 1984; Janovetz, 2002; Day et al., 2015). Наиболее скоростные всасыватели – представители игловых Syngnathidae и бекасовых Macrognathosidae: их начальное схватывание совершается в пределах 5 мл/с (Bergert, Wainwright, 1997; Flammang et al., 2009; Longo et al., 2018). Мгновенное всасывание также используют клоуновые удильщики Antennariidae: 10–15 мл/с (Grobecker, Pietsch, 1979; Janovetz, 2002). Питч (Pietsch, 1978) приводит данные, что палочкохвост *Stylephorus chordatus*, демонстрирующий значительную мощность всасывания, способен затягивать в свою ротовую полость корм, находящийся от него на дистанции >1/2 длины головы рыбы.

Морфологические адаптации особи, захватывающей пищу при помощи всасывания, могут включать: 1) крупную жаберную крышку (Liem, 1993; Ghasemzadeh, 2016; Hilton, Fernandes, 2017); 2) закругленные губы, которые обеспечивают свободный от турбулентности поток воды, входящей в рот рыбы; 3) отсутствие зубов (Motta, 1988; Gonzalez-Castro, Ghasemzadeh, 2016); 4) узкие, тонкие каудальные края operculum, оперкулярного и бранхиостегального клапанов, предупреждающие возникновение областей застоя воды (Muller, Osse, 1984; Vilasri, 2013); 5) малый диаметр округлого ротового отверстия (Alexander, 1967; Barel, 1983; Motta, 1988; Norton, 1991); 6) подвижный симфиз нижней челюсти (Vial, Ojeda, 1992); 7) силовые мускулы, открывающие рот (Sonnefeld et al., 2014); 8) сокращенный размер жаберных отверстий (Turingan, 1994; Farina, Bemis, 2016); 9) гипертрофию бранхиостегальных

лучей (Farina, Bemis, 2016). В ряде работ исследователи рассчитывали “индекс всасывания” путем сочетания количественной оценки строения мускулов (площади их поперечного сечения для определения силы их сокращения) с пространственным моделированием механизма аппарата питания (Muller, Osse, 1984; Lauder et al., 1986; Day et al., 2015).

Во время всасывания добычи у Teleostei происходит попеременное расширение и сжатие внутренних полостей черепа рыбы, при этом давление в них то возрастает, то падает (Norton, 1991; Norton, Brainerd, 1993; Konow, Ferry-Graham, 2013). Анатомические механизмы, ответственные за создание положительного и отрицательного давления в различных полостях головы животного, отличаются друг от друга (Wainwright, Turingan, 1996). К основным полостям головы, функционирование которых обеспечивает вышеуказанный способ потребления добычи, относятся ротовая и оперкулярная. Боковые стенки ротовой полости образуют суспензориумы, тогда как ее дно формирует аппарат гиоида (Drucker, Jensen, 1991). У некоторых видов со значительной степенью выдвигения максиллярного аппарата (Olney et al., 1993; Baldwin, Johnson, 1996) передним отделом ротовой полости выступает “полость вторичных передних челюстей” с соединительнотканными стенками, натянутыми на каркас костей maxillare, praemaxillare и нижней челюсти. При протракции вторичных передних челюстей это пространство может расширяться, прибавляя дополнительный объем к ротовой полости, а затем сжиматься (Liem, 1970; Motta, 1984; Van Leeuwen, Muller, 1984; Drucker, Jensen, 1991). Боковыми стенками оперкулярной полости служат жаберные крышки, позади располагается плечевой пояс, спереди эта полость ограничена от ротовой полости гиоидом и жаберными дугами (Ghasemzadeh, 2016). За счет такого структурного разделения давление в этих двух полостях может различаться (Lauder, 1983b). Движения гиоида будут оказывать влияние как на объем ротовой полости, так и оперкулярной. По мнению Фарина и Бемиса (Farina, Bemis, 2016), изменение пространства ротовой полости, в основном, обусловлено движениями передних вторичных челюстей, суспензориума и гиоида, тогда как вариации объема оперкулярной полости, главным образом, регулируются движениями костей жаберной крышки (operculum, suboperculum и interoperculum) и аппаратом брахиостегальных лучей.

Для создания и поддержания устойчивого потока воды в каудальном направлении, движение увеличения внутреннего пространства головы животного должно происходить спереди назад. Это движение часто называется “последовательностью rostroкаудального расширения” и наблюдается у всех питающихся при помощи вса-

сывания Teleostei (Lauder, 1985a; Carroll, Wainwright, 2003; Gibb, Ferry-Graham, 2005). При всасывании у генерализованных Teleostei увеличение ротовой полости создается за счет разницы градиента давления внутри нее по сравнению с внешней средой (Wainwright, 1999). Величина давления в ротовой полости увеличивается с ростом скорости кинематики движений элементов черепа (Sanford, Wainwright, 2002) и ограничена: 1) силовой способностью мускулов и 2) возможностью скелетных элементов черепа передавать эту силу (Alexander, 1969). При использовании данного способа захвата пищи составляющие splanchnocranium должны быть высоко скоординированы (связаны) друг с другом (Collar et al., 2014). Более значительное расширение ротового пространства будет давать увеличение скорости устремляющегося в него потока воды (Day et al., 2015). Следует отметить, что мощность всасывания, как правило, не прямой и сложной зависимостью связана с сокращением мускулов черепа рыбы. Усилие всасывания имеет многомерную природу, включающую несколько переменных, влияющих на этот процесс (Wainwright et al., 2007). Генерация мощности всасывания формируется, в основном, за счет активности *m. hypaxialis*, *m. sternohyoideus*, *m. levator arcus palatini* и *m. levator operculi* (Barel, 1983; Carroll, Wainwright, 2009; Wassenbergh et al., 2015).

Как правило, движения аппарата питания во время всасывания выполняются быстрее, с большей амплитудой и меньшей силой, чем при укусе (Vial, Ojeda, 1992). Для повышения успеха всасывания животному необходимо снизить объем затягиваемой в рот воды, не содержащей добычу, и уменьшить расстояние между охотником и жертвой (Muller, Osse, 1984; Day et al., 2005). Меньший размер ротового отверстия обеспечивает увеличение скорости входящего в рот потока воды, по сравнению с точно такой же системой, но с более крупным ротовым отверстием (Alexander, 1967). Для успешной поимки добычи путем всасывания поток воды, проникающий в рот рыбы, должен иметь большую скорость и быть очень коротким по продолжительности (Day et al., 2005; Bishop et al., 2008). Вследствие короткой продолжительности акта начального схватывания, высокой и быстрой активности вовлеченных в этот процесс мускулов, всасывание, по мнению Мюллера (Muller et al., 1982), относится к анаэробным процессам. Как только жертва проходит через ротовое отверстие, расширение ротовой полости вперед прекращается, поскольку животное фиксирует изменение параметров гидродинамики потока жидкости, втягиваемой через рот, вследствие присутствия в нем добычи. Причина тому — наличие большого количества механорецепторов на губах и усиках вокруг ротового отверстия у Teleostei (Aerts, 1990). Однако, некоторые авторы по-

лагают, что корм в процессе всасывания воспринимается рыбой как часть жидкости (Muller et al., 1982; Muller, Osse, 1984).

Разнообразие форм всасывания. Для некоторых таксонов Teleostei всасывание характеризуется определенными специализированными чертами. Так, к наиболее сильным всасывателям относятся виды, вытягивающие икру или личинок из ротовой полости у вынашивающих во рту потомство рыб, выполняя плотный контакт со своей жертвой “рот в рот” (паедофагия (по: Barel, 1980)). Увеличенный объем расширенной ротовой полости палочкохвоста *Stylephorus chordatus* в 38 раз превышает объем таковой в сжатом состоянии (Pietsch, 1978). В отличие от этого, Осс (Osse, 1969) сообщает, что в ходе акта схватывания добычи всасыванием обыкновенный окунь *Perca fluviatilis* способен увеличить объем ротовой полости только в 6 раз. По расчетам Питча (Pietsch, 1978), палочкохвост может генерировать отрицательное давление в своей ротовой полости, в 3 раза превышающее то, которое может создавать *Perca fluviatilis*. Американский хиломикт *Chilomycterus schoepfi* при расширении тела создает значительное положительное давление в ротовой полости (48 кПа), превышающее величины давления, развиваемого хищниками, захватывающих пищу при помощи всасывания, например, солнечного окуня *Lepomis* — 18.7 кПа (Wainwright et al., 1995). Использование присасывания для локомоции характерно для бычка-скалолаза Нополи *Sicyopterus stimpsoni* (Cullen et al., 2013) и многих кольчужных сомов Loricariidae (Adriaens, 2003; Geerinckx et al., 2007), обладающих ротовой присоской.

Особь, не имеющие выдвижного максиллярного аппарата, вынуждены втягивать в ходе кормодобывания порцию большого количества воды (т.е. всасывание большими порциями) (рис. 1) помимо целевого объекта охоты и используют высокообъемное всасывание на манер “водопроводной раковины”, как большинство генерализованных сомообразных Siluriformes. Главную мощность этого механизма формирует опускание хорошо развитого аппарата гиоида (Gosline, 1973; Bruton, 1996). “Объемное всасывание” также может быть характерно для видов со слабо выдвижным праemaxillare, в частности, для атлантической трески *Gadus morhua* (Osse, Muller, 1980). К высокообъемным мгновенным всасывателям, обладающими выдвижным аппаратом вторичных передних челюстей, относятся хищники-засадчики, такие как клоуновые удильщики Antennariidae (Wainwright, 1999), плоскоголовые Platycephalidae (Field, 1966), звездочетовые Uranoscopidae (Atz, 1952; Vilasri, 2013), рыба-камень *Synanceia verrucosa* (Grobecker, 1983) (рис. 1). Таким образом, сходный способ питания этих неродственных таксонов Teleostei

эволюционировал на разной анатомической основе (Gosline, 1996).

Другая разновидность всасывания — на манер “пипетки/груши” (более маленькими порциями) — характерна для карповых Cyprinidae (рис. 1). В данной модели маленькое отверстие аппарата вторичных передних челюстей (часто выдвижного) рыбы соответствует узкому носику, а быстро расширяющиеся ротовая и оперкулярная полости — объемистому основанию “груши”. Такой способ всасывания наиболее эффективен при питании мелкими, сравнительно малоподвижными объектами (Gosline, 1973). Его используют также формы с узким передним отделом ротовой полости — трубкорылы *Sternarchorhynchus* и *Platyrosteronarchus* (Santana, Vari, 2009; 2010), рыбы-иглы Syngnathidae (Flammang et al., 2009), обыкновенная длиннорылая рыба-бабочка *Forcipiger longirostris* (Motta, 1988) (рис. 1).

Бросок

В основе способа питания путем броска лежит движение охотника с открытым ртом навстречу относительно малоподвижной добыче, находящейся в толще воды (Wainwright, 1999; Konow, Ferry-Graham, 2013). Цель броска, как и всасывания, — уменьшение дистанции между охотником и жертвой (Sanderson et al., 1994; Motta, 2004). Поведение броска включает быстрое передвижение всего корпуса рыбы (бросок тела) (Wainwright, 1999; Grubich et al., 2008; Habegger et al., 2011) и/или ее головы, как правило, челюстей (бросок челюстей) в направлении добычи (Pietsch, 1978; Longo et al., 2016). Размер кормового объекта должен быть меньше диаметра рта животного (Wainwright, Richard, 1995).

Часто бросок тела используют большеротые охотники, питающиеся крупной, ускользящей добычей (Nyberg, 1971; Norton, Brainerd, 1993; Nemeth, 1997), например, хищники-засадчики, выполняющие стремительное приближение к жертве, как обыкновенная щука *Esox lucius* (Day et al., 2015) (рис. 2), или быстроходные пелагические виды — индо-тихоокеанский тарпон *Megalops cyprioides* (Tran et al., 2010), барракуда *Sphyrnaea* (Porter, Motta, 2004; Grubich et al., 2008; Habegger et al., 2011), королевская макрель *Scomberomorus cavalla* (Ferguson, 2014), сарган *Strongylura notata* (Porter, Motta, 2004). Кроме того, бросок тела используют такие неизбежные микрофаги как сельди Clupeidae, анчоусы Engraulidae (Wainwright, 1999) (рис. 2) и циклотон *Cyclothone* (Gunther, Deckert, 1953). Малоротые виды Teleostei в основном принимают бросок челюстей.

В ходе добычи пищи бросок тела и/или челюстей особь часто совмещают с всасыванием, поэтому в ряде работ авторы сообщают о наличии шкалы из-

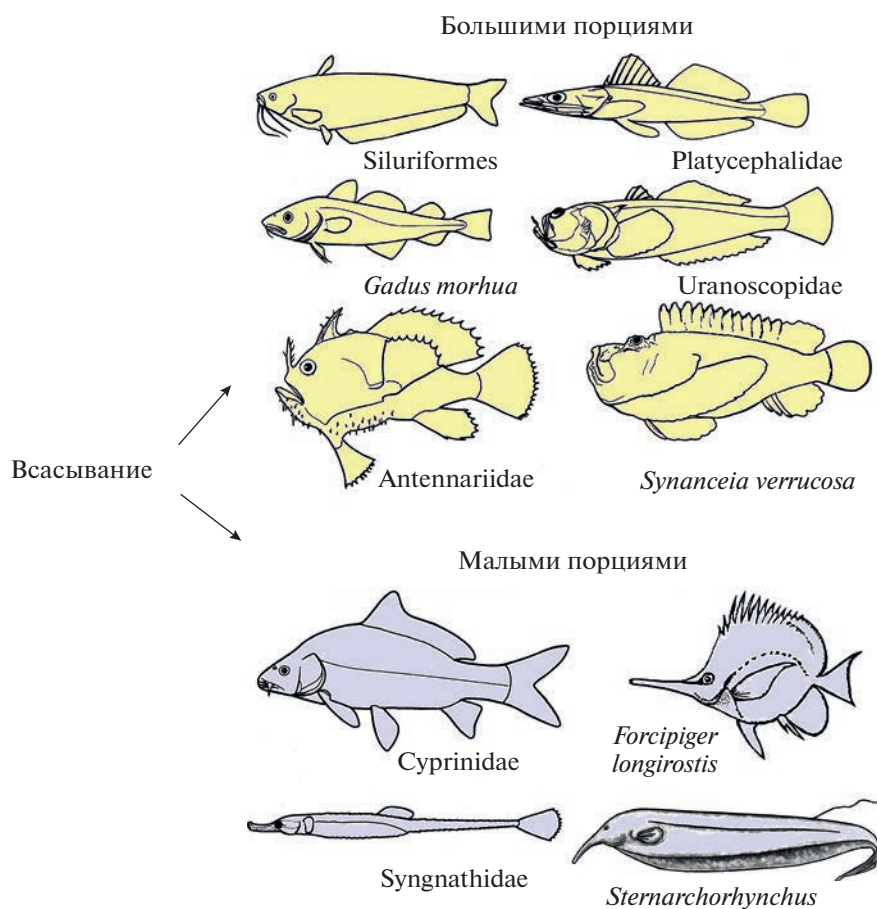


Рис. 1. Разновидности всасывания, используемые представителями Teleostei во время захвата добычи. По: (Nelson, 2006).

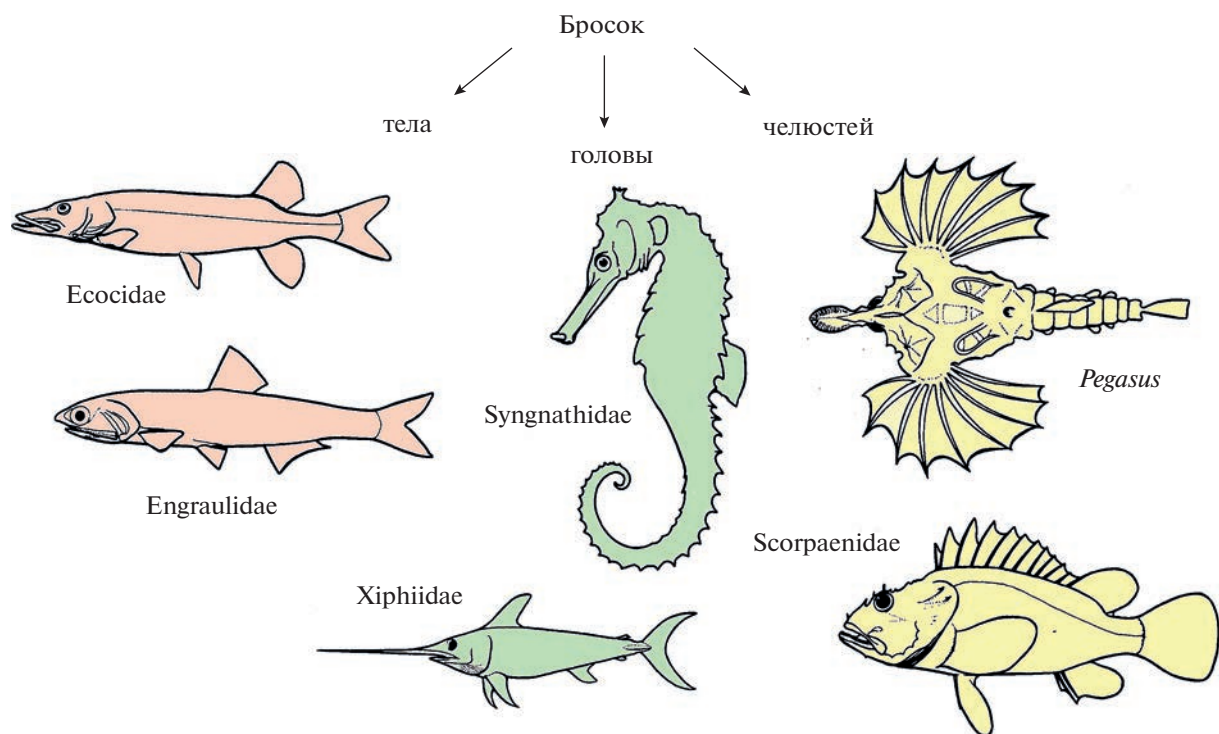


Рис. 2. Разновидности броска, для захвата добычи используемые представителями Teleostei. По: (Nelson, 2006).

менчивости (континуум) питания “броском-всасыванием” (Alexander, 1969; Norton, 1991; Norton, Brainerd, 1993; Wainwright, 1999; Tran et al., 2010). Облигатное применение броска или всасывания представляет собой две теоретические точки экстремумов; между ними присутствует непрерывный ряд промежуточных вариантов, совмещающих использование обоих способов кормодобывания (Wainwright, 1999). Имеются работы, в которых проводится оценка соотношения долей броска и всасывания в процессе питания рыбы (Norton, Brainerd 1993).

Бросок, как и всасывание, — быстрый способ начального схватывания корма (Wainwright, 1999), однако виды, характеризующиеся большей степенью всасывания, приближаются к добыче медленнее (Day et al., 2015). У Teleostei, применяющих бросок и/или всасывание, механические признаки *splanchnocranium* свидетельствуют о его адаптации к более быстрым движениям, нежели у представителей, использующих укусы (Barel, 1983; Wainwright, Richard, 1995). Эффективность питания броском увеличивается с ростом амплитуды высоты пасти (Huskey, Turingan, 2001). Механизмы, используемые Teleostei при открывании рта во время исполнения броска, отличаются меньшей сложностью, чем при всасывании (Day et al., 2015). У видов с несовершенным способом оперкулярного всасывания бросок челюстей/тела увеличивает скорость входящего в рот потока воды, повышая эффективность ловли подвижной, не прикрепленной живой жертвы (Turingan, Wainwright, 1993). Совмещение использования броска и всасывания не исключает присутствия подвижности внутри суспензориума, а также выдвижения нижней челюсти, как у некоторых видов рыб-бабочек Chaetodontidae (Konow, Ferry-Graham, 2013). Аппарат питания рыб, применяющих бросок, характеризуется неробустными передними челюстями и умеренной способностью висцеральных мышц к генерации силы (Sonnefeld et al., 2014). Большинство активных охотников, применяющих бросок тела, демонстрируют неплохое развитие мускулатуры *splanchnocranium* (Porter, Motta, 2004; Janovetz, 2005; Grubich et al., 2008; Ferguson, 2014). Однако этого нельзя сказать о некоторых неизбирательных микрофагах, использующих бросок тела для сбора планктона, например, о циклотоне *Cyclothone* (Gunther, Deckert, 1953) или атлантической сельди *Clupea harengus* (Kirchhoff, 1958). Как и у всасывателей, ротовая полость охотников, осуществляющих бросок, должна обладать способностью к быстрому расширению, однако величина давления внутри нее характеризуется меньшими значениями (Webb, 1984). При питании броском тела нет большой разницы давления внутри ротовой полости рыбы и во внешней среде. Рыбы, питающиеся броском тела, имеют невысокий суспензориум и ротовую

полость цилиндрической формы (Liem, 1993; Wainwright, Richard, 1995).

Многие авторы отмечают, что всасывание пищи у некоторых видов Teleostei происходит путем выдвижения их максиллярного аппарата, чье движение в действительности представляет собой бросок челюстей (рис. 2) (Pietsch, 1978; Lauder, Liem, 1981; Motta, 1984; Muller, 1989; Conkel, 1993; Konow, Ferry-Graham, 2013). Часть исследователей придерживается мнения, что выдвижение передних челюстей увеличивает эффективность питания броском тела, а не всасыванием (Schaeffer, Rosen, 1961; Alexander, 1967; Lauder, Liem, 1981; Westneat, Wainwright, 1989).

Таким образом, бросок челюстей у Teleostei уменьшает радиус всасывательной “трубки” ротового отверстия и увеличивает скорость потока воды, входящего в рот рыбы (“разгоняет” его), позволяя схватить добычу с большей скоростью (Motta, 1982; Van Leeuwen, 1984; Norton, Brainerd, 1993). Бросок дает возможность рыбе выполнить неожиданную атаку “из засады” (Bishop et al., 2008). При броске уменьшается объем воды, затягиваемой в рот вместе с кормовым объектом, повышая эффективность его поимки (Osse, Muller, 1980) и увеличивается сила всасывания, создаваемая ротовой и оперкулярной полостями (Alexander, 1967; Osse, 1969; Lauder, Liem, 1981). Особенности морфологии вторичной верхней челюсти, которые способствуют росту степени ее выдвижения, соответственно, вносят вклад в увеличение производительности броска челюстей (Adriaens, Verraes, 1994).

Разнообразие форм броска. Некоторые виды Teleostei демонстрируют оригинальное поведение при охоте броском. Стратегия питания большерота *Eurypharynx pelicanoides* — умеренно быстрое наплывание с широко открытым ртом на неподвижную или медленно плывущую в толще воды добычу. Эта разновидность схватывания корма, совмещающая использование броска тела с последующим укусом, получила название **заглатывание**, в ходе которого добыча поглощается вместе с большим количеством окружающей ее жидкости. При этом ротовая полость большерота может увеличиваться в объеме в несколько раз по сравнению с остальным телом рыбы (Nielsen et al., 1989; Eagderi, 2010).

Заглатывание при помощи обширных ротовой и оперкулярной полостей и широкой пасти используют сомообразные Siluriformes (Bruton, 1996). Так, сом галпер *Asterophysus batrachus* питается очень крупной рыбой размером сопоставимым с величиной его собственного тела, заглатывая ее целиком. В ходе этой формы поведения он использует прямой укус (Birindelli, 2014). Таким образом, заглатывание галпера отличается от заглатывания большерота, поскольку не включает поглощения больших объемов воды.

Разновидность **броска головой** применяют морские коньки и рыбы-иглы Syngnathidae, используя быстрое поднятие всего черепа (неугоспание) для поворота челюстей на близкое от добычи расстояние (Bergert, Wainwright, 1997; Flammang et al., 2009) (рис. 2). Уникальный способ питания рыб-игл Syngnathidae, совмещающий в себе быстрое поднятие рыла и всасывание добычи, получил название **“кормление поворотом головы”** (Ferry-Graham et al., 2001; Ferry-Graham, Wainwright, 2002; Wassenbergh et al., 2013). Бросок головы — длинного роострума — используют рыбы-мечи Xiphiidae (Habegger, 2014; Habegger et al., 2017) (рис. 2). **Совмещение броска тела и броска челюстей** характерно для некоторых рыб-бабочек Chaetodontidae (Ferry-Graham et al., 2001; Konow, Ferry-Graham, 2013) и красивого шукоглава *Luciocephalus pulcher* (Lauder, Liem, 1981). У некоторых бентосных хищников-засадчиков, таких как клоуновые удильщики Antennariidae, жабовидные Batrachoididae, скорпеновые Scorpaenidae (рис. 2) и бородавчатковые Synanceiidae, вклад броска челюстей в начальном схватывании добычи превышает значение в этом процессе расширения ротовой и оперкулярной полостей (Longo et al., 2016). Отдельные специализированные представители Teleostei при питании облигатно используют только бросок челюстей, как например, пегас *Pegasus* в связи с редукцией operculum, гиоида и жаберных лучей и наличием чрезвычайно сильно развитого выдвижного аппарата передних вторичных челюстей (рис. 2) (Pietsch, 1978).

Укус

Укус характеризуется преимущественным использованием в процессе ловли добычи аппарата передних челюстей, главным образом вторичных, который прикладывает значительную силу к объекту схватывания в ходе непосредственного контакта (Barel, 1983; Wainwright, 1999; Westneat, 2004; 2006). Данный способ захвата пищи используют некоторые Teleostei, которые перешли к питанию малоподвижной твердой добычей (Turingan, Wainwright, 1993; Turingan, 1994), как, например, иглобрюховидные Tetraodontoidea (Winterbottom, 1974) или зубатки *Anarhichas* (Барсуков, 1959; Bemis K.E., Bemis W.E., 2015). Укус используют хищники и паразиты (Parmentier et al., 1998). Применение данного способа питания позволяет им оперировать крупной добычей (Mehta, Wainwright, 2007). Ряд авторов для описания разновидностей укуса в ходе начального схватывания корма используют термин “манипуляция” (Liem, 1980; Vial, Ojeda, 1990; 1992; Wainwright, Turingan, 1993; Wainwright, Bellwood, 2002; Sonnefeld et al., 2014). Однако применение данного выражения создает путаницу понятий, поскольку часть исследователей описывают “манипуляцию” в каче-

стве процесса обработки добычи внутри ротовой полости (Grobecker, 1983; Porter, Motta, 2004).

Продолжительность схватывания жертвы укусом — более медленная, чем использование всасывания. Так, у мурен Muraenidae она ~500 мл/с (Mehta, Wainwright, 2007). Известно, что даже Teleostei, ловящие добычу высокоскоростным укусом, демонстрируют более долгое по времени изначальное схватывание, чем виды, всасывающие добычу (Porter, Motta, 2004; Mehta, Wainwright, 2007). Для использующих укус представителей Teleostei характерны более медленные движения челюстного аппарата (Alfaro et al., 2001; Konow, Bellwood, 2005) и более обширная амплитуда ротового отверстия по сравнению с всасывающими формами, которые обладают маленьким ртом и используют быстрые перемещения элементов черепа (Parmentier et al., 2000; Gibb et al., 2015). Моторная модель сокращения мышц во время выполнения укуса у многих видов Teleostei сильно отличается от таковой при всасывании добычи (Turingan, Wainwright, 1993; Wainwright, Turingan, 1993). Изменения касаются присутствия/отсутствия сокращения некоторых мышц (m. adductor mandibulae, m. levator operculi, m. sternohyoideus и др.) (Lauder, Liem, 1980; Sanford, Lauder, 1989) и продолжительности их работы, но не порядка начала их активности (Alfaro et al., 2001). В процессе питания Teleostei, использовавшие укус, демонстрировали: низкие уровни или отсутствие сокращения m. eraxialis и m. sternohyoideus, более позднее начало активности m. adductor mandibulae и меньшее перекрывание сокращения мышц (например, m. adductor mandibulae, m. levator operculi и m. sternohyoideus) в фазе расширения и в фазе сжатия начального схватывания добычи по сравнению с теми, которые использовали всасывание (Alfaro et al., 2001).

Teleostei, использующие укус в качестве основного способа кормодобывания, обладают широким спектром морфологического разнообразия различных элементов аппарата питания (Westneat, 2004; Grubich et al., 2008; Mehta, 2009; Collar et al., 2014). Считается, что у форм, применяющих укус, наблюдается ослабление функционального объединения компонентов черепа, в связи с чем формируется большая вариация анатомии висцерального аппарата нежели у всасывающих видов (Collar et al., 2014). Ряд представителей, использующих укус, имеют хорошо развитые зубы на вторичных передних челюстях — харациновые Characidae (Gosline, 1973), собачковые Blenniidae (Lindquist, Dillaman, 1986), воинственный батизавр *Bathysaurus ferox* (Konstantinidis, Johnson, 2016) и многие другие виды (Purcell, Bellwood, 1993; Eager, 2010). Форма зубов изменяется в зависимости от разновидности укуса, которую использует рыба (Lindquist, Dillaman, 1986). Часто кусающие виды имеют более широкую и короткую голову по

сравнению со всасывающими, как это наблюдается у цихлид Cichlidae (Barel, 1983; Tkint et al., 2012). Увеличение ширины их головы связано с необходимостью размещения на черепе крупного *m. adductor mandibulae* (Visser, Barel, 1996), разрастание которого в медиальном направлении ограничивает объем ротовой полости кусающих видов, сокращая их способность к всасыванию, что имеет место у угрей Anguilliformes (Eagderi, 2010) и клариевых сомов Clariidae (Devaere et al., 2006). Так, гипертрофия *m. adductor mandibulae* наблюдалась у европейского угря *Anguilla anguilla* (Meyer et al., 2018), конгера *Conger conger* (Eagderi, 2010), губана *Choerodon anchorago* (Gibb, Ferry-Graham, 2005), жемчужницы-охотника *Onuxodon fowleri* (Parmentier et al., 2000) и угревидного сома *Channallabes apus* (Devaere et al., 2001). Разрастание *m. adductor mandibulae*, присутствующее у утконосного угря *Hoplunnis punctata* и мурен Muraenidae, позволяет компенсировать недостаток силы укуса, создаваемого их длинной нижней челюстью (Eagderi, 2010). Сильная искривленность вниз *pars ethmo-vomeris* *neurocranium* у некоторых кусателей считается адаптацией для увеличения силы укуса (Otten, 1983; Bellwood, 1985). Высокий гребень *supraoccipitale* у таких рыб облегчает поднятие вверх черепной коробки (Frederich et al., 2008). У ряда кусающих видов отверстие рта неокруглое, вследствие чего гидродинамически невыгодно для всасывания (Muller, Osse, 1984). Увеличению эффективности укуса способствует отсутствие сильно выдвижного аппарата вторичных передних челюстей (Osse, 1985). Так, цихлиды Cichlidae, которые специализируются на кусании, демонстрируют сокращенное выдвижение *praemaxillare* во время укуса (Otten, 1983). Может наблюдаться фиксированный нижнечелюстной симфиз и отсутствие *m. intermandibularis*. Угол между *dentale* контрлатеральных сторон головы в области симфиза у кусающих Teleostei обычно превышает таковой у всасывающих (Barel, 1983). Часто виды Teleostei, использующие укус, имеют не слишком хорошо развитые жаберные лучи или их небольшое количество (Gosline, 1973). Узкая и/или маленькая жаберная крышка делает эффективное всасывание невозможным (Fink, 1985). Мюллер (Muller, 1987) и Вестнит (Westneat, 1990) выяснили, что гиоид у кусающих рыб часто движется медленнее, чем таковой у всасывающих. У некоторых форм присутствует сильная редукция нескольких значимых компонентов, осуществляющих всасывание: таких, как гиоид, *m. sternohyoideus*, жаберная крышка и плечевой пояс, в частности, у мурен *Muraena retifera* и *Echidna nebulosa*. В связи с наличием этих модификаций и потери способности опускать дно ротовой полости, полагают, что мурены не используют всасывание в процессе схватывания добычи (Mehta, Wainwright, 2007).

Таким образом, комплекс анатомических признаков кусающих форм способствует большому затратам энергии на всасывание, поэтому последний способ кормодобывания будет для них более затратным, чем у специализирующихся на всасывании видов. Соответственно, для использования захвата добычи при помощи всасывания кусающим формам требуется наличие силового аппарата расширения головы — с более крупными и робустными мускулами, чем у всасывающих форм. Поэтому, если определенные кусающие представители применяют всасывание, то эффективно могут затягивать в рот в основном добычу маленького размера (Barel, 1983).

Разнообразие форм укуса. В зависимости от строения *splanchnocranium* (в особенности нижней челюсти) Teleostei чаще всего обладают одним из трех основных вариантов укуса — схватывающим, традиционным (простым) или разгрызающим (дробящим) укусом (рис. 3).

Быстрый несилевой укус (**схватывание**) с большой амплитудой открытия рта демонстрирует саргановый *Belonesox belizanus* (Ferry-Graham et al., 2010), некоторые виды карповых Carapidae (Parmentier et al., 1998), рыбы-ящерицы Synodontinae, батитифлопс *Bathytrophops marionae* и батимикропс *Bathymicrops regis* (Sulak, 1977), определенные рыбы-жабы Batrachoididae (Gosline, 1996; Greenfield et al., 2008), стомия-боа *Stomias boa* (Schnell et al., 2008). Для всех этих форм характерен длинный разрез ротовой щели. Голова может быть сжата в сагиттальной (как у индоокеанского бомбиля *Harpodon nehereu* (Johnson et al., 1996)) или дорсовентральной плоскости (как у воинственного батизавра *Bathysaurus ferox* (Konstantinidis, Johnson, 2016)).

Традиционный (простой) укус демонстрируют губан *Choerodon anchorago* (Gibb, Ferry-Graham, 2005), жемчужница *Encheliophis gracilis* (Parmentier et al., 1998), черный граус *Graus nigra* (Vial, Ojeda, 1992), некоторые иглобрюхообразные Tetraodontiformes (Turingan, 1994), ножегелка *Magosternarchus* (Lundberg et al., 1996), мурены *Muraena retifera* и *Echidna nebulosa* (Mehta, Wainwright, 2007). Эта разновидность укуса наиболее распространена и полифункциональна в использовании различными видами Teleostei (Westneat, 2003; 2004). Данный укус характеризуется усредненными показателями по своей силе и скорости приведения *dentale*.

Разгрызающий, наиболее силовой укус характерен для многих иглобрюхообразных Tetraodontiformes (Turingan, 1994) и мурен-дурофагов, например, полосатой гимномурены *Gymnomuraena zebra* (Mehta, 2009), а также зубатки *Anarchichas* (Барсуков, 1959; Bemis K.E., Bemis W.E., 2015). Эти формы имеют более массивные кости и мускулы, укрепленные соединения между костями

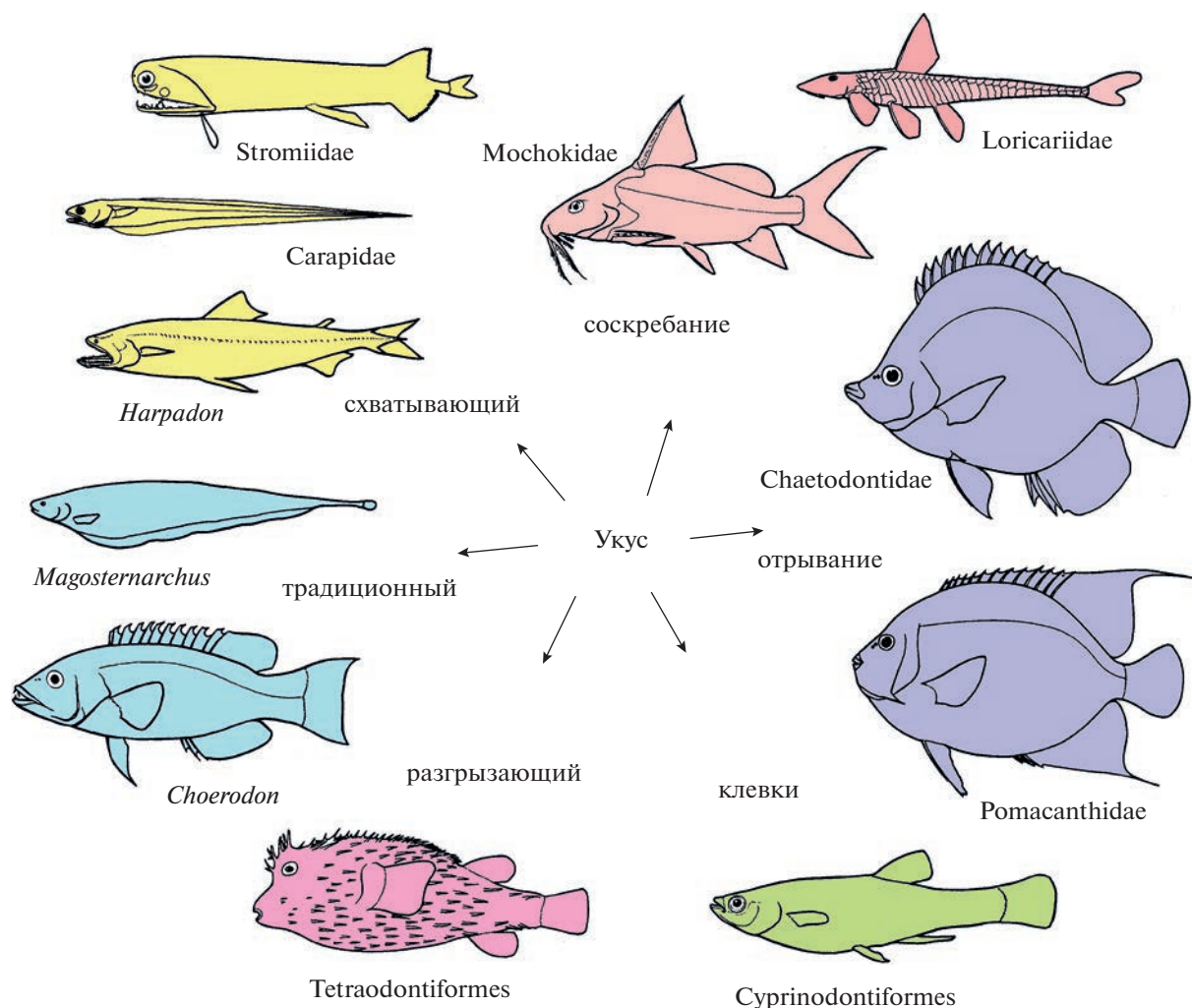


Рис. 3. Разновидности укуса при захвате добычи, применяемые представителями Teleostei. По: (Nelson, 2006).

черепу, в сравнении с “традиционными” кусающими видами (Westneat, 2004). Разгрызающий укус является самым силовым и медленным, в сравнении со схватывающим и традиционным укусами.

Вариация силы укуса, создаваемая разными отделами нижней челюсти, у некоторых видов Teleostei приводит к совмещению в рамках одного аппарата питания разных типов укуса. Так, при схватывании добычи рыбы-жабы *Batrachoididae* используют схватывающий укус ростральной частью аппарата вторичных передних челюстей, а затем обрабатывают ее разгрызающе-режущим укусом при помощи зубов-колев, сидящих на заднем конце нижней челюсти и подобных зубов на vomer и palatinum (Gosline, 1996).

Весьма распространенный вариант видоизменения типа укуса — это соскребание или скребление (Barel, 1983; Gibb et al., 2015) (рис. 3), которое используют для питания прикрепленным к суб-

страту кормом многие карпозубообразные *Cyprinodontiformes* (Hernandez et al., 2009), некоторые рыбы-бабочки *Chaetodontidae* (Konow, Ferry-Graham, 2013), бычок-скалолаз Нополи *Sicyopterus stimpsoni* (Cullen et al., 2013) или полосатый хирург *Ctenochaetus striatus* (Purcell, Bellwood, 1993). По данным Вассенберга и др. (Wassenbergh et al., 2009), у некоторых групп Teleostei соскребание независимо эволюционировало на основе всасывания — у лорикариеподобных *Loricarioidea* и перистоусых *Mochokidae* сомов.

Питание бентосной добычей может вызывать развитие разнообразных вариантов отрывания или удаления кусочков/фрагментов корма от субстрата (рис. 3) (Konow, Ferry-Graham, 2013). Такие формы Teleostei называются вырывающими (Motta, 1988). Так, некоторые рыбы-бабочки *Chaetodontidae* осуществляют выдергивание отдельных пищевых объектов или маленьких кусочков пищи из ее окружения (Gosline, 1966). Точечный, направленный и быстрый укус при отрывании нитей эпи-

литических водорослей — выщипование — характерно для пятнистого хирурга *Acanthurus nigrofusus* (Gosline, 1968; Purcell, Bellwood, 1993). Некоторые специализированные группы рыб-ангелов Pomacanthidae демонстрируют особую разновидность укуса — “схватывание и отрывание” (Konow, Bellwood, 2011).

Точечный сбор/клевки используют виды карпозубообразных Cyprinodontiformes при ловле добычи в толще водяного столба (рис. 3) (Hernandez et al., 2009; Gibb et al., 2015), как это делает меченосец *Xiphophorus helleri* (Mackey et al., 2014). Эта разновидность укуса характеризуется маленькой амплитудой открывания рта и включает быстрые перемещения вторичной верхней челюсти. Для точечного сбора свойственны более слабые, но контролируемые движения передних челюстей по сравнению с простым укусом (Ferry-Graham et al., 2008; Hernandez et al., 2009). Подобный способ питания используют сборщики насекомых (Barel, 1983).

Захват пищи при помощи укуса может сопровождаться интересными вариантами поведения, способствующими увеличению эффективности данного способа кормодобывания. Так, европейские угри *Anguilla anguilla* способны вертеться вокруг собственной оси, вцепившись зубами в крупную жертву, и таким образом вырывать из нее отдельные куски мяса (Meyer et al., 2018). Губан *Choerodon anchorago* для обработки твердой добычи пользуется орудием: он использует камень как наковальню, разбивая об него раковины моллюсков (Gibb, Ferry-Graham, 2005; Bernardi, 2012). Подобный вариант поведения описан для бурого клыкастого *Choerodon schoenleinii* (Jones et al., 2011), желтоголового *Halichoeres garnoti* (Coyer, 1995) и шестиполосного *Thalassoma hardwicke* (Pasko, 2010) губанов. По мнению некоторых авторов (Gibb, Ferry-Graham, 2005; Bernardi, 2012), такая техника питания приобретена всеми четырьмя видами губановых Labridae независимо друг от друга

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАЧАЛЬНОГО ЗАХВАТА ПИЩИ

У большинства исследованных Teleostei **всасывание** отличается наличием генерализованного (т.е. одинакового, стандартного), весьма жестко отрегулированного механизма (Nyberg, 1971; Liem, 1978; Day et al., 2015). Представители различных таксонов разделяют сходные временные характеристики этапов этого процесса, относительно неизменные последовательности электромиографии сокращения мускулов и придерживаются устойчивой модели перемещений элементов черепа во время данного способа питания (Lauder, Liem, 1981; Wainwright et al., 1989; Friel, Wainwright, 1998; Alfaro et al., 2001). Гидродина-

мика захвата пищи при помощи всасывания высоко консервативна (Rand, Lauder, 1981; Jacobs, 2018; Jacobs, Holzman, 2018). Определенные виды Teleostei демонстрируют высокую изменчивость морфологии головы, но обладают лишь малой вариацией в выполнении всасывания. Причины данного факта до сих пор до конца неясны (Carrroll et al., 2004; Jacobs, 2018). У большинства генерализованных представителей группы модель сокращения мускулов (Sanford, Lauder, 1990) при всасывании характеризуется устойчивой очередностью начала их активности (Wainwright et al., 1989; Grubich, 2001). В ранних исследованиях считали, что эта модель не может быть модифицирована (обратным контролем периферической нервной системы) (Nyberg, 1971; Elshoud-Oldenhave, 1979). Однако затем было показано, что моторная модель сокращения мускулов может меняться в ответ на изменения условий питания (Lauder, 1980; 1981; Rand, Lauder, 1981). В более поздних работах появляются упоминания о вариациях генерализованной модели кинематики черепа при всасывании у представителей Teleostei, которые включают изменения амплитуды и времени движений элементов черепа (Janovetz, 2002, 2005; Westneat, 2006). Вариацию кинематики всасывания демонстрируют сильно специализированные виды, такие как рыба-игла *Syngnathus leptorhynchus* или рогатый тюрбо *Pleuronichthys verticalis*, что позволяет им значительно увеличить силу этого процесса (Jacobs, 2018), а также некоторые другие продвинутые виды Teleostei (Lauder, 1985a). Выяснено, что у определенных представителей степень расширения ротовой полости может сильно меняться даже в одинаковых экспериментальных условиях, например у тиляпии *Astatotilapia elegans*. Кинематика движений костей черепа отличается у одной и той же особи при схватывании разных типов добычи — рыба могла использовать или всасывание только при помощи гиоида, или преимущественно за счет абдукции суспензориумов (Aerts, 1990). Лиём (Liem, 1979, 1980) обнаружил, что некоторые цихлиды Cichlidae демонстрируют до восьми различных моделей кинематики и электромиографии во время питания. Также, вариация движений висцерального механизма в ходе всасывания на уровне особи выявлена у большеротого окуня *Micropterus salmoides* (Sanford, Wainwright, 2002) и вымпельной пираньи *Catoprion mento* (Janovetz, 2005).

Некоторые виды Teleostei демонстрируют глубокую перестройку строения splanchnocranium с целью роста эффективности всасывания. Поскольку производительность всасывания увеличивается с ростом скорости потока воды, входящего в рот рыбы, определенные представители формируют различного рода морфологические адаптации для достижения этого эффекта. Так, ношелка муравьед *Orthosternarchus tamandua* (Hil-

ton, 2007), большая змеевидная игла-рыба *Entelurus aequoreus* (Muller, Osse, 1984), обыкновенная длиннорылая рыба-бабочка *Forcipiger longirostris* (Motta, 1988) обладают чрезвычайно длинным рылом, значительная протяженность которого увеличивает скорость жидкости, поглощаемой животным. Скорость потока воды во время всасывания у рыб-игл Syngnathidae в 8 раз превышает таковую у генерализованных Teleostei (Jacobs, 2018). Кроме того, длинное и узкое рыло с маленьким ртом не только увеличивает быстроту схватывания корма, но и делает питание более селективным (точным) (Branch, 1966). Оно также позволяет достичь более низких показателей давления в ротовой полости, по сравнению с висцеральным аппаратом базальных форм (Bergert, Wainwright, 1997). По мнению Якобса (Jacobs, 2018), наблюдаемое среди Teleostei морфологическое разнообразие механизмов всасывания может быть обусловлено отличиями в скорости данного процесса, поскольку рыбы используют различные стратегии для создания потока всасываемой воды. Виды, обладающие высокой способностью к всасыванию, осуществляют его быстро и с большой мощностью, а потому редко приближаются к добыче быстро (имеют малый вклад броска тела) и не нуждаются в варьировании работы и/или строения splanchnocranium. В отличие от этого, рыбы с низкой способностью к всасыванию будут развивать широкий набор разнообразных морфологических и/или функциональных механизмов, увеличивающих успех поимки жертвы. Например, использовать бросок тела, бросок челюстей, вариацию объема воды, который они могут всасывать, или применение силы (укуса) при изъятии корма. Они демонстрируют изменчивость скорости подхода к добыче, поэтому в процессе питания у них будет присутствовать более значительная доля броска тела, чем у особей предыдущей категории (рыбы с высокой способностью к всасыванию).

Бросок — более изменчивая форма захвата пищи среди видов Teleostei, нежели всасывание (Longo et al., 2016). Имеется много работ, описывающих вариацию использования броска тела и/или челюстей (Lauder, Liem, 1981; Ferry-Graham et al., 2001; Longo et al., 2016). Оказалось, что модификация охоты броском — главный фактор, лежащий в основе разнообразия стратегий ловли добычи среди всасывающих рыб (Ferry et al., 2015; Longo et al., 2016). Teleostei способны модулировать поведение броска, в частности, изменяя скорость плавания, с которой они приближаются к жертве (Day et al., 2015) или дистанцию, с которой они начинают это движение. Быстрота выполнения броска телом увеличивается при большем расстоянии хищника от добычи (Tran et al., 2010). Так, индо-тихоокеанский тарпон *Megalops cyprioides* способен создавать широкий набор вари-

антов скоростей подхода к жертве (Tran et al., 2010). При более значительной скорости броска представители Teleostei открывают рот, поднимают neurocranium с большей амплитудой и сильнее расширяют свою ротовую полость (Tran et al., 2010). При захвате пищи броском быстрота закрывания рта важнее, чем скорость его открывания, по сравнению с таковыми при выполнении всасывания (Lauder, Norton, 1980; Porter, Motta, 2004; Grubich et al., 2008). Ассортимент кинематики движений черепа у различных форм Teleostei, использующих бросок, уникален для каждого вида (Gibb, 1997; Porter, Motta, 2004).

Как и бросок, **укус** — более изменчивая форма захвата пищи, нежели всасывание. Сила укуса в большой степени регулируется самим животным и может сильно варьировать (Barel, 1983; Wainwright, Turingan, 1993). Модификация поведения кусания может происходить на уровне особи: например, у петротилипии *Petrotilapia tridentiger* имеются несколько вариантов схватывания добычи, основанных на укусе (Liem, 1980). При некоторых формах укуса происходит сокращение мускулов-антагонистов (например, m. adductor mandibulae и m. sternohyoideus), а также асимметричная активность мышц splanchnocranium (m. levator arcus palatini, m. dilatator operculi, m. adductor arcus palatini) (Liem, 1980). На уровне особи варьирование укуса имеется и у некоторых помacentровых Pomacentridae, которые способны выполнять быстрые укусы с малой амплитудой или же медленные и силовые укусы (Olivier et al., 2016). Мурены Muraenidae изменяют кинематику движений аппарата питания во время начального схватывания добычи в 5 раз больше, чем всасывающие виды Teleostei (Mehta, Wainwright, 2007). Преимущественно использующий укус королевский спинорог *Balistes vetula* способен изменять модели сокращения мускулов черепа в соответствии с разными типами добычи и в процессе различных стадий процесса питания (Wainwright, Turingan, 1993).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕСКОЛЬКИХ СПОСОБОВ ЗАХВАТА ПИЩИ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ TELEOSTEI

Исследования способности использования одним и тем же видом Teleostei различных методов добычи пищи получили новые возможности благодаря изучению специфики анатомии висцерального аппарата рыб (Grubich et al., 2008; Schnell, Johnson, 2017). В ранних работах (Wainwright, 1999) присутствовала точка зрения, что для разных способов кормодобывания характерны исключительно разные признаки конструкции механизма питания. Часто эти особенности взаимно исключают друг друга, ввиду чего строение головы рыбы максимизирует исполнение одного

метода кормодобывания в результате функционально зависимой потери другого способа схватывания пищи. На многих уровнях строения аппарата питания черты, необходимые для создания силы и скорости, взаимно противоречат друг другу. Часто в скелетно-мышечной системе изменение одного аспекта в выполнении определенной операции приводит к сокращению эффективности выполнения другой, морфологически связанной с первым действием функции (Van Damme et al., 2002; Pasi, Carrier, 2003; Schondube, Del Rio, 2003). Наиболее явные различия просматриваются в конструкции головы видов, использующих укусы, по сравнению с бросок-всасывающими Teleostei. Так, увеличение специализации какой-либо структуры аппарата питания к всасыванию характеризуется, соответственно, одновременным уменьшением ее адаптации к укусу, и наоборот (Barel, 1983; Ferry-Graham et al., 2001). Имеются данные, что специализированные к укусу формы имеют черты анатомии и работы аппарата питания, диеты и поведение, отличающие их от видов рыб, использующих преимущественно всасывание при ловле добычи (Alfaro et al., 2001). Некоторые авторы (Westneat, 2004), на основе анализа строения лишь одного элемента черепа — нижней челюсти — полагали, что сочетание способности к всасыванию и укусу в одном аппарате питания невозможно, не принимая во внимание конструкцию иных отделов висцерального механизма.

Однако затем было обнаружено, что хотя укусы и всасывание могут входить между собой в функциональный конфликт, они способны сочетаться в определенной степени в одном аппарате питания и с определенной энергетической стоимостью (Barel, 1983; Bouton et al., 1999; Sibbing, Nagelkerke, 2001). Получены данные, что некоторые представители Teleostei, по-видимому, могут эффективно комбинировать разные способы кормодобывания (Turingan, Wainwright, 1993; Janovetz, 2005), в том числе все три их категории — всасывание, бросок и укусы (Janovetz, 2005; Jacobs, 2018). В связи с этим, устройство их висцерального аппарата может нести в различной степени выраженные черты адаптации к этим методам начального схватывания добычи, однако в большинстве случаев с преобладанием приспособлений к какому-либо одному из них, который является ведущим (Ferry-Graham et al., 2001; Frederich et al., 2008; Tran et al., 2010). Последний обычно используют в литературе для категоризации данного представителя к определенной функциональной когорте — всасывателей, кусателей или охотников броском (Carroll et al., 2004; Eagderi, 2010).

Для исследования разнообразия вариантов захвата добычи у особей Teleostei нами было отобрано несколько характерных представителей, которые послужили “центрами кристаллизации”

для сравнительного описания упомянутой стадии питания у ряда таксонов группы. Таким образом, мы создавали ключевые точки, “сетку” для накопления данных об использовании различных способов начального захвата пищи одной и той же особью из Teleostei. Объектами нашего исследования были серебряная аравана *Osteoglossum bicirrhosum*, семга *Salmo salar*, белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* и рубиново-пепельная рыба-попугай *Scarus rubroviolaceus*. Анатомирование головы этих четырех представителей позволило получить новые данные об используемых ими способах захвата добычи.

Серебряная аравана. Полученные новые анатомические данные свидетельствуют, что во время ловли корма серебряная аравана использует схватывающий укус (в качестве ведущего метода) и бросок тела (Громова и др., 2017). Ее длинная, грацильная нижняя челюсть выполняет быструю, но несиловую аддукцию, не имеет развитых коронарного и ретроартикулярного отростков. Строение maxillare и praemaxillare свидетельствует об адаптации к высокоскоростному захвату мелкой ускользящей добычи (рис. 4а). Конструкция аппарата питания серебряной араваны указывает, что использование ею всасывания для схватывания пищи минимально. В связи с этим мы можем поместить данного представителя в группу специализированных видов Teleostei, находящихся в крайнем положении на шкале континуума “бросок-всасывание” (см. выше). У серебряной араваны рг. basipterygoideus служит частью “замочного механизма”, блокирующего излишнее приведение суспензориума в медиальном направлении, словно “ключ” вставляясь в полость “замка” epipterygoideum. Таким образом, у серебряной араваны даже во время сжатия ротовая полость всегда содержит определенный фиксированный “несжимаемый” объем пространства, что невыгодно для всасывания, поскольку эффективность всасывания тем больше, чем сильнее изначально сжата полость, которая будет расширяться в дальнейшем. Всасывание корма предполагает стремление к ограничению количества воды, затягиваемой в рот рыбы вместе с добычей. Схватывание добычи у араваны отличается слабой направленностью: бросок челюстей, как и полость вторичных передних челюстей, отсутствуют. Скоростная и несиловая стратегия охоты рыбы эффективна благодаря тому, что добыча в основном схватывается араваной с поверхности воды или из ее верхних слоев (а также в воздушной среде), поэтому в ротовую полость животного устремляется небольшое количество жидкости и в большом количестве захватывается воздух. Из-за высокоамплитудных движений составляющих аппарата питания поддержание разницы градиентов давления между ротовой и оперкулярной полостями затруднено. Сокращение расстояния до пищево-

го объекта осуществляется при помощи применения броска тела.

Семга. Исследование морфологии аппарата питания семги *Salmo salar* (Громова, Махотин, 2016) позволило нам получить новые подробности использования ею нескольких вариантов начального схватывания добычи — укусы (в качестве ведущего метода), всасывание и бросок тела. Согласно строению сравнительно длинной нижней челюсти и конструкции maxillare и premaxillare, укус передних челюстей семги отнесен нами в категорию традиционного (рис. 46). Известно (Muller, Osse, 1984), что лососи *Salmo* при питании чаще всего используют способ медленного, по сравнению со скоростью всасывания видов, обладающих выдвижным максиллярным аппаратом, всасывания, совмещенного с броском тела. Установлено, что силу всасывания у лососей *Salmo* в основном создает опускание вниз аппарата гиоида в ротовой полости (Lauder, 1979). Проведенный нами анализ устройства черепа семги позволяет также отметить в этом процессе значение отведения суспензориумов. Меньшую роль в формировании отрицательного давления выполняет жаберная крышка (Громова, Махотин, 2016). По сравнению с серебряной араваной, maxillare семги свойственна малая степень подвижности в вентральном отделе, которая вносит небольшой вклад в увеличение эффективности всасывания добычи (рис. 46). Таким образом, семга может применять все три основных метода кормодобывания — всасывание, укус и бросок, как микижа *Salmo gairdneri* (Lauder, 1979) и вымпельная пиранья *Catoprion mento* (Janovetz, 2005).

Белый толстолобик. Результаты анатомирования особей данного вида (Громова, Махотин, 2018; Махотин, Громова, 2019) свидетельствуют в пользу применения белым толстолобиком в ходе питания метода пульсирующей всасывательной фильтрации (в качестве ведущего метода) на базе тупикового отсеивания “наоборот”, который конвергентно имеет сходство со способом добычи пищи китовой акулы *Rhincodon typus* (Махотин, Громова, 2019). Высокий коронарный отросток нижней челюсти служит для ограничения просвета ротового отверстия с боков, формируя гидродинамически выгодный для всасывания “герметичный туннель” округлого рта (рис. 5а). Такая конструкция нижней челюсти позволяет использовать в процессе питания элементы броска тела, как и у атлантической сельди (Махотин, Громова, 2019). У белого толстолобика уменьшение степени протракции premaxillare свидетельствует об отсутствии использования точечного направленного всасывания отдельных пищевых объектов в связи с переходом к неизбирательной микрофагии (рис. 5а) (Громова, Махотин, 2018).

Высокая скорость всасывания (прогонки потока воды через фильтрующие элементы) не подходит для тупикового отсеивания толстолобика (Махотин, Громова, 2019). Несмотря на многочисленные морфологические адаптации к увеличению эффективности всасывания, внутреннее пространство головы белого толстолобика значительно сокращено за счет находящегося в нем крупногабаритных структур, что замедляет процесс всасывания. В связи с этим, внутреннее пространство головы толстолобика сильно сужено и весьма далеко от гидродинамически выгодного для всасывания “цилиндра”. По-видимому, для белого толстолобика характерно сравнительно медленное всасывание. Оно не сверхобъемно и молниеносно, как, например, у удильщика рога-того фонаря *Centrophryne spinulosa* (Pietsch, 1972).

Рубиново-пепельная рыба-попугай. Использует разгрызающий (дробящий) укус (в качестве основного метода). Участие в силовом укусе кормового субстрата maxillare поддерживается массивной, разросшейся аддукторной мускулатурой (m. adductor mandibulae) (рис. 5б) (Громова, Махотин, 2020). Значительная мощность укуса у рубиново-пепельной рыбы-попугая обусловлена увеличением склонности к duroфагии (Mehta, 2009). В природе для представителей рода *Scarus*, в частности для голубой рыбы-попугая *Scarus coeruleus* (Watson, 2013), описано “веяние”, представляющее собой, по сути, “всасывание наоборот” — выбрасывание изо рта струи воды. Использование данного поведения предполагает изначальное всасывание жидкости в ротовую и оперкулярную полости. На основании новых полученных нами анатомических данных (Громова, Махотин, 2019) предполагается наличие всасывания у рубиново-пепельной рыбы-попугая. Такой же точки зрения относительно данного вида придерживаются и некоторые авторы, в частности Клементс и Беллвуд (Clements, Bellwood, 1988). Использование всасывания в полевых условиях отмечено у ряда видов семейства попугаевых Scaridae — голубой рыбы-попугая *Scarus coeruleus* (Longley, Hildebrand, 1941; Bruggemann et al., 1994), разноцветного попугая *Chlorurus sordidus* (Chen, 2002) и других представителей родов *Scarus* и *Sparisoma* (Kaufman, 1983).

В суспензориуме рубиново-пепельной рыбы-попугая и белого толстолобика обнаружены ранее не описанные области внутреннего кинетизма. Потому всасывание у них может осуществляться при помощи работы механизма внутренней аддукции (Махотин, Громова, 2022) — сжатия внутреннего пространства головы рыбы, которое предшествует всасыванию. В обоих случаях (у рубиново-пепельной рыбы-попугая (Громова, Махотин, 2020) и белого толстолобика (Махотин, Громова, 2019)) внутренняя подвижность (аддукция) широких костных блоков суспензориума

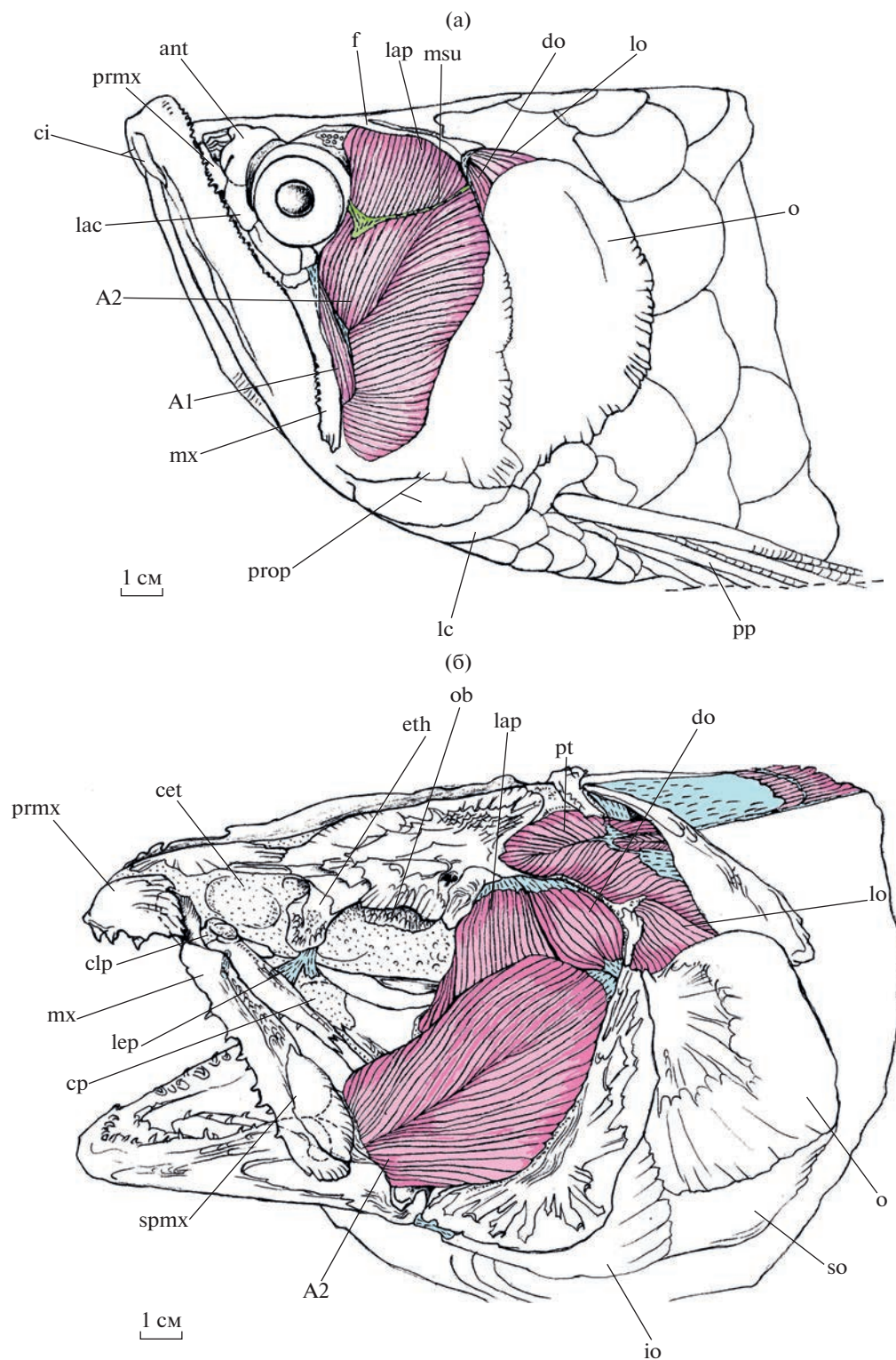


Рис. 4. Голова (вид сбоку) серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (а) и семги *Salmo salar* (б). A1 – portio A1 m. adductor mandibulae, A2 – portio A2 m. adductor mandibulae, ant – antorbitale, cet – cartilago ethmoideum (хрящ этмоидного отдела), clp – cartilago laterale palatinum (хрящевой латеральный вырост os palatinum), cp – autopalatinum, do – m. dilatator operculi, eth – ectoethmoideum, f – frontale, io – interoperculum, lac – lacrimale, lap – m. levator arcus palatini, lc – lobus coriaceus os interoperculum, lep – lig. ethmopalatinum, ms – membrana suspensoria, mx – maxillare, o – operculum, ob – orbitosphenoid, pp – pinna pectoralis, prmx – premaxillare, prop – preoperculum, pt – pteroticum, ptt – posttemporale, so – suboperculum, spmx – supramaxillare.

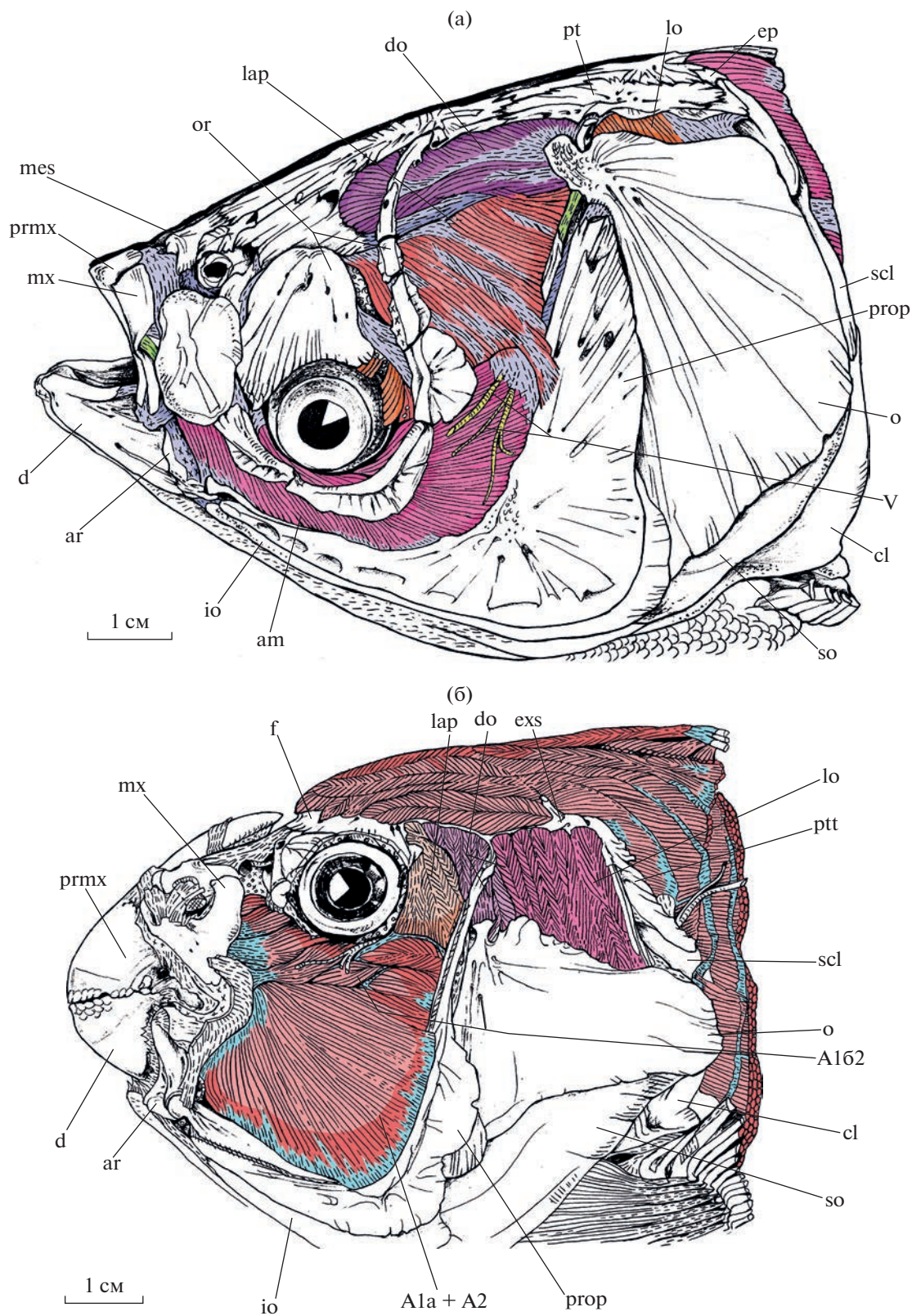


Рис. 5. Голова (вид сбоку) белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (а) и рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (б). A1a + A2 – portio A1a + A2 m. adductor mandibulae, A162 – portio A16 № 2 m. adductor mandibulae, am – m. adductor mandibulae, ar – articulare, cl – cleithrum, do – m. dilatator operculi, d – dentale, ep – epioticum, exs – extrascapulare, lo – m. levator operculi, mes – mesethmoideum, or – orbitale, ptt – posttemporale, scl – supracleithrum. Остальные обозначения, как на рис. 4.

обеспечивается сокращением гипертрофированного *m. adductor arcus palatini* и способствует увеличению эффективности всасывания. По-видимому, для рубиново-пепельной рыбы-попугая характерно сравнительно медленное всасывание из-за малого объема ротовой и оперкулярной полостей, заполненных развитым аппаратом глоточных челюстей. Большая скорость начального изъятия корма путем всасывания для рыбы-попугая не столь важна, как для высокообъемных мгновенно всасывающих хищников-засадчиков — клоуновых удильщиков *Antennariidae* (Wainwright, 1999) или звездчатых *Uranoscopidae* (Atz, 1952; Vilasri, 2013). Мы согласны с мнением Барела (Barel, 1983), что, вероятно, эффективность всасывания корма у специализированного разгрызающе-кусающего рубиново-пепельной рыбы-попугая ниже, чем у специализирующихся на всасывании видов *Teleostei*.

Разгрызающий укус в сочетании с всасыванием также используют некоторые виды иглобрюхообразных *Tetraodontiformes*, хотя в литературе их рассматривают в качестве специализирующихся на укусе, как, в частности, королевский спинорог *Balistes vetula* (см. выше). Эти формы поведения начального схватывания корма применяются рыбой при кормлении различными типами добычи (Turingan, Wainwright, 1993). Лабораторные наблюдения авторов (Wainwright, Turingan, 1993) показывают, что королевский спинорог *Balistes vetula* имеет такой же успех в ловле ускользящей добычи, как и виды, обладающие ртом такого же размера и считающиеся сильно всасывающими (солнечный окунь *Lepomis macrochirus*). Специализирующаяся на разгрызающем укусе пирания паку *Piaractus* также в большой степени использует всасывание (Janovetz, 2002). Обладание внутрочелюстным суставом не препятствует возможности всасывания у целующегося гурами *Helostoma temminckii* (Liem, 1967).

Таким образом, устройство *splanchnocranium* серебряной араваны и рубиново-пепельной рыбы-попугая представляют собой две крайние точки в ряду спектра кусающих форм *Teleostei* — вариант длинных грацильных челюстей для использования схватывающего укуса и пример монолитных коротких робустных челюстей, адаптированных к созданию дробящего укуса (рис. 4а, 5б). Семга занимает промежуточную позицию в данном континууме. Отсутствие или снижение подвижности вторичной верхней челюсти обычно свидетельствует о стремлении к созданию более прочного укуса добычи, что справедливо в отношении серебряной араваны, семги и рубиново-пепельной рыбы-попугая (рис. 4а, 4б, 5б).

Подтверждение обнаруженных нами данных можно найти в литературе. У спектра видов *Teleostei* встречается сочетание разновидностей двух

основных способов питания: 1) схватывающего укуса и всасывания, как у глазчатого макрогнатуса *Macrognathus aculeatus* (Travers, 1984), европейского угря *Anguilla anguilla* (Eagderi, 2010; Meyer et al., 2018); 2) традиционного укуса и всасывания, например, у генерализованных видов пираний *Serrasalminae* (Janovetz, 2005), у гимнота *Gymnotus*, электрического угря *Electrophorus* (Gosline, 1973), умбры *Umbra limi* (Dineen, Stokely, 1954); 3) разгрызающего укуса и всасывания, как у американского хиломикта *Chilomycterus schoepfi* (Wainwright et al., 1995); 4) всасывания и соскребания, например, у бычка-скалолаза Нополи *Sicyopterus stimpsoni* (Cullen et al., 2013), кольчужных сомов *Loricariidae* (Schaefer, Lauder, 1986; Adriaens, 2003; Geerinckx et al., 2007). Распространенный вариант — сочетание всасывания с броском челюстей, как у рогатого тюрбо *Pleuronichthys verticalis* (Gibb, 1995), кефалевых *Mugilidae* (Ghasemzadeh, 2016), многих оплохообразных *Lampridiformes* (Olney et al., 1993). Специализированный способ питания, обозначенный авторами как “бросок-укус”, используют некоторые быстроходные хищники — королевская макрель *Scomberomorus cavalla* (Ferguson, 2014), ваху *Acanthocybium solandri* и луфарь *Pomatomus saltatrix* (Grubich et al., 2008). Висцеральный аппарат некоторых “полифункциональных” форм совмещает в себе способности к нескольким разновидностям укуса (простой укус, соскребание) и всасыванию, в частности, петролияпии *Petrotilapia tridentiger* (Liem, 1980), или двум видам броска (бросок головы и тела) и схватывающему укусу, как у рыб-мечей *Xiphiidae* (Cancino, Burgos, 2009; Habegger, 2014). Обыкновенная длиннорылая рыба-бабочка *Forcipiger longirostris* захватывает пищу при помощи всасывания в сочетании с броском челюстей и тела (Motta, 1988; Ferry-Graham et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Костно-мышечная система черепа *Teleostei* демонстрирует обширную адаптацию к изменяющимся условиям окружающей среды и выполняет широкий спектр поставленных задач. Выполнение нового способа схватывания корма у *Teleostei* в основном — результат модификации анатомии аппарата питания вида. Сочетание различных морфологических приспособлений в элементах черепа и мускулатуре *splanchnocranium* к нескольким методам кормодобычания позволяет животному использовать новые функциональные возможности висцерального аппарата и расширить свою кормовую базу. Таким образом, развитие определенных анатомических модификаций, увеличивающих выполнение укуса, необязательно подразумевает сокращение способности приобретения корма иным способом, например всасыванием. В связи с этим, хотя оптимальное строение аппарата питания для особи, использу-

ющей укус или всасывание, разное, однако некоторые структурные адаптации для выполнения укуса не входят в компромисс с применением всасывания. Использование одним животным нескольких методов питания свидетельствует о полифункциональности его аппарата кормодобывания, в котором может меняться доминирование той или иной из костно-мышечных систем головы. Для многих представителей характерно применение нескольких способов увеличения и уменьшения пространства в пределах висцерального аппарата. В настоящей работе представлен анализ новых данных анатомии представителей Teleostei с тремя разновидностями укуса для захвата добычи — схватывающим (серебряная аравана), традиционным (семга) и разгрызающим (рубиново-пепельная рыба-попугай). Изучение морфологии белого толстолобика внесло существенные уточнения и дополнения в характеристику его питания и позволило выявить новые особенности кормодобывания этого представителя (в частности, “пульсирующий” характер фильтрации). Таким образом, результат деятельности висцерального аппарата у Teleostei является следствием сложного и многокомпонентного процесса (в частности, одновременного сокращения ряда мускулов) и часто бывает не столь однозначен, как это принималось в ранних работах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсуков В.В. 1959. Сем. зубаток (Anarhichadidae) // Фауна СССР. Рыбы. М.: Изд-во АН СССР. Т. 5. Вып. 5.
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата семги *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 410. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040068>
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2019. Детали строения и функционирования аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Вопр. ихтиол. Т. 59. № 6. С. 1. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060031>
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2020. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 137. <https://doi.org/10.31857/S0042875220010075>
- Громова Е.С., Дзержинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 379. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040038>
- Махотин В.В., Громова Е.С. 2019. Детали строения скелета, мышц и соединительнотканых элементов головы белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) в связи с особенностями функционирования его висцерального аппарата // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 3. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010053>
- Махотин В.В., Громова Е.С. 2022. Типология строения суспензориума костистых рыб Teleostei в связи с их питанием // Биология внутр. вод. № 4. С. 342. <https://doi.org/10.31857/S0320965222040192>
- Adriaens D. 2003. Feeding mechanisms in catfishes // Catfishes. V. 1. Enfield, NH. Sci. Publ. P. 221.
- Adriaens D., Verraes W. 1994. On the functional significance of the loss of the interhyal during ontogeny in *Clarias gariepinus* Burchell, 1822 (Teleostei: Siluroidei) // Belg. J. Zool. V. 124. № 2. P. 139.
- Aerts P. 1990. Variability of the fast suction feeding process in *Astatotilapia elegans* (Teleostei: Cichlidae): a hypothesis of peripheral feedback control // J. Zool. Lond. V. 220. P. 653. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb04741.x>
- Alexander R. McN. 1967. The functions and the mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish // J. Zool. Lond. V. 151. P. 43.
- Alexander R. McN. 1969. Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish // J. Zool. Lond. V. 159. P. 1.
- Alfaro M.E., Janovetz J., Westneat M.W. 2001. Motor control across trophic strategies: muscle activity of biting and suction feeding fishes // Amer. Zool. V. 41. P. 1266. <https://doi.org/10.1093/icb/41.6.1266>
- Anker G.C. 1974. Morphology and kinetics of the head of the stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Trans. Zool. Soc. London. V. 32. P. 311.
- Anker G. 1978. Analyses of respiration and feeding movements of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // Neth. J. Zool. V. 28. P. 485.
- Atz J.W. 1952. Internal nares in the teleost, *Astroscomus* // Anat. Record. V. 113. № 1. P. 105.
- Baldwin C.C., Johnson G.D. 1996. Interrelationships of Aulopiformes // Interrelationships of fishes. San Diego: Acad. Press.
- Barel C.D.N. 1980. Vergelijkend biologisch onderzoek aan cichliden // Vakbl. Biol. V. 12. № 60. P. 228.
- Barel C.D.N. 1983. Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes) // Nether. J. Zool. V. 33. № 4. P. 357.
- Bellwood D.R. 1985. The functional morphology, systematics and behavioural ecology of parrotfishes (Scaridae) // Doctoral Diss. James Cook University.
- Bemis K.E., Bemis W.E. 2015. Functional and developmental morphology of tooth replacement in the Atlantic wolffish, *Anarhichas lupus* (Teleostei: Zoarcoidei: Anarhichadidae) // Copeia. V. 103. № 4. P. 886. <https://doi.org/10.1643/OT-14-141>
- Bergert B.A., Wainwright P.C. 1997. Morphology and kinematics of prey capture in the syngnathid fishes *Hippocampus erectus* and *Syngnathus floridae* // Mar. Biol. V. 127. P. 563. <https://doi.org/10.1007/s002270050046>
- Bernardi G. 2012. The use of tools by wrasses (Labridae) // Coral Reef. V. 31. № 1. P. 39. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0823-6>

- Birindelli J.L.O.* 2014. Phylogenetic relationships of the South American Doradoidea (Ostariophysi: Siluriformes) // *Neotrop. Ichth.* V. 12. № 3. P. 451. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20120027>
- Bishop K.L., Wainwright P.C., Holzman R.* 2008. Anterior-to-posterior wave of buccal expansion in suction feeding fishes is critical for optimizing fluid flow velocity profile // *J. Royal. Soc. Interface.* V. 5. P. 1309. <https://doi.org/10.1098/rsif.2008.0017>
- Bouton N., Witte F., Van Alphen J.J.M. et al.* 1999. Local adaptations in populations of rock-dwelling haplochromines (Pisces: Cichlidae) from southern Lake Victoria // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 266. P. 355. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0645>
- Branch G.M.* 1966. The feeding mechanism of *Syngnathus acus* Linnaeus // *Zool. Afric.* V. 2. № 1. P. 69.
- Bruggmann J.H., Kuyper M.W.M., Breeman A.M.* 1994. Comparative analysis of foraging and habitat use by the sympatric Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride* (Scaridae) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112. P. 51.
- Bruton M.N.* 1996. Alternative life-history strategies of catfishes // *Aquat. Living Resour.* V. 9. P. 35.
- Cancino C., Burgos F.* 2009. Consideraciones ecomorfológicas del mecanismo de captura de presas en *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758) // *Lat. Amer. J. Aquat. Res.* V. 37. № 1. P. 17. <https://doi.org/10.3856/vol37-issuel-fulltext-2>
- Carroll A.M., Wainwright P.C.* 2003. Functional morphology of prey capture in sturgeon, *Scaphirhynchus albus* // *J. Morph.* V. 256. P. 270. <https://doi.org/10.1002/jmor.10095>
- Carroll A.M., Wainwright P.C.* 2009. Energetic limitations on suction feeding performance in Centrarchidae // *J. Exp. Biol.* V. 212. P. 3241. <https://doi.org/10.1242/jeb.033092>
- Carroll A.M., Wainwright P.C., Huskey S.H. et al.* 2004. Morphology predicts suction feeding performance in centrarchid fishes // *J. Exp. Biol.* V. 207. P. 3873. <https://doi.org/10.1242/jeb.01227>
- Chen L.S.* 2002. Post-settlement Diet Shift of *Chlorurus sordidus* and *Scarus schlegeli* (Pisces: Scaridae) // *Zool. Stud.* V. 41. № 1. P. 47.
- Collar D.C., Wainwright P.C., Alfaro M.E. et al.* 2014. Biting disrupts integration to spur skull evolution in eels // *Nat. Commun.* V. 5. № 5505. P. 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms6505>
- Conkel D.* 1993. Cichlids of North and Central America. New York: T.F.H. Publ.
- Coyer J.A.* 1995. Use of a rock as an anvil for breaking scallops by the yellowhead wrasse *Halichoeres garnoti* (Labridae) // *Bull. Mar. Sci.* V. 57. P. 548.
- Cullen J.A., Maie T., Schoenfuss H.L. et al.* 2013. Evolutionary novelty versus exaptation: oral kinematics in feeding versus climbing in the waterfall-climbing hawaiian goby *Sicyopterus stimpsoni* // *PLoS One.* V. 8. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053274>
- Day S.W., Higham T.E., Cheer A.Y., Wainwright P.C.* 2005. Spatial and temporal patterns of water flow generated by suction-feeding bluegill sunfish *Lepomis macrochirus* resolved by particle image velocimetry // *J. Exp. Biol.* V. 208. P. 2661. <https://doi.org/10.1242/jeb.01708>
- Day S.W., Higham T.E., Holzman R. et al.* 2015. Morphology, kinematics, and dynamics: the mechanics of suction feeding in fishes // *Integr. Comp. Biol.* V. 55. № 1. P. 21. <https://doi.org/10.1093/icb/icv032>
- Devaere S., Adriaens D., Verraes W. et al.* 2001. Cranial morphology of the anguilliform clariid *Channallabes apus* (Gunther, 1873) (Teleostei: Siluriformes): are adaptations related to a powerful biting? // *J. Zool. Lond.* V. 255. P. 235. <https://doi.org/10.1017/S0952836901001303>
- Devaere S., Adriaens D., Teugels G.G. et al.* 2006. Morphology of the cranial system of *Platyclarias machadoi*: interdependencies of skull flattening and suspensorial structure in Clariidae // *Zoomorph.* V. 125. P. 69. <https://doi.org/10.1007/s00435-005-0012-7>
- Dineen C.F., Stokely P.S.* 1954. Osteology of the central mudminnow, *Umbra limi* // *Copeia.* V. 1954. № 3. P. 169.
- Drucker E.G., Jensen J.S.* 1991. Functional analysis of a specialized prey processing behavior: winnowing by surfperches (Teleostei: Embiotocidae) // *J. Morph.* V. 210. P. 267.
- Eagderi S.* 2010. Structural diversity in the cranial musculoskeletal system in Anguilliformes: an evolutionary-morphological study // *Diss. Doc. Sci. Biol.*
- Elshoud-Oldenhove M.* 1979. Prey-capture in the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Percidae): A structural and functional analysis // *Zoomorph.* V. 93. P. 1.
- Farina S.C., Bemis W.E.* 2016. Functional morphology of gill ventilation of the goosefish, *Lophius americanus* (Lophiiformes: Lophiidae) // *Zoology.* V. 119. P. 207. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.01.006>
- Ferguson A.R.* 2014. Feeding performance of king mackerel, *Scomberomorus cavalla* // *Grad. Thes. Diss.* <https://doi.org/10.1002/jez.1933>
- Ferry L.A., Paig-Tran E.M., Gibb A.C.* 2015. Suction, ram, and biting: deviations and limitations to the capture of aquatic prey // *Integr. Comp. Biol.* V. 55. P. 97. <https://doi.org/10.1093/icb/icv028>
- Ferry-Graham L.A., Lauder G.V.* 2001. Aquatic prey capture in ray-finned fishes: a century of progress and new directions // *J. Morph.* V. 245. P. 99. <https://doi.org/10.1002/jmor.1023>
- Ferry-Graham L.A., Wainwright P.C.* 2002. Evaluating suction feeding performance in fishes: implications for evolutionary diversification // *Vertebrate biomechanics and evolution.* Oxford: BIOS Sci. Publ.
- Ferry-Graham L.A., Wainwright P.C., Bellwood D.R.* 2001. Prey capture in long-jawed butterflyfishes (Chaetodontidae): the functional basis of novel feeding habits // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 256. P. 167. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00312-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00312-9)
- Ferry-Graham L.A., Wainwright P.C., Lauder G.V.* 2003. Quantification of flow during suction feeding in bluegill sunfish // *Zoology.* V. 106. P. 159. <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00110>
- Ferry-Graham L.A., Gibb A.C., Hernandez L.P.* 2008. Pre-maxillary movements in cyprinodontiform fishes: an unusual protrusion mechanism facilitates "picking" prey capture // *Zoology.* V. 111. P. 455. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.11.003>

- Ferry-Graham L.A., Hernandez L.P., Gibb A.C. et al. 2010. Unusual kinematics and jaw morphology associated with piscivory in the poeciliid, *Belonesox belizanus* // *Zoology*. V. 113. P. 140.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.09.001>
- Field J.G. 1966. Contributions to the functional morphology of fishes. Part II. The feeding mechanism of the angler-fish, *Lophius piscatorius* Linnaeus // *Zool. African*. V. 2. № 1. P. 45.
- Fink W.L. 1985. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes) // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*. № 171. P. 1.
- Flammang B.E., Ferry-Graham L.A., Rinewalt C. et al. 2009. Prey capture kinematics and four-bar linkages in the bay pipefish, *Syngnathus leptorhynchus* // *Zoology*. V. 112. P. 86.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2008.04.003>
- Frederich B., Adriaens D., Vandewalle P. 2008. Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 95. P. 92.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01003.x>
- Friel J.P., Wainwright P.C. 1998. Evolution of motor patterns in tetraodontiform fishes: does muscle duplication lead to functional diversification? // *Brain. Behav. Evol.* V. 52. P. 159.
- Geerinckx T., Brunain M., Herrel A. et al. 2007. A head with a suckermouth: a functional-morphological study of the head of the suckermouth armoured catfish *Ancistrus* cf. *triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes) // *Belg. J. Zool.* V. 137. № 1. P. 47.
- Ghasemzadeh J. 2016. Musculoskeletal anatomy of the flat-head grey mullet *Mugil cephalus* // *Biology, ecology and culture of grey mullet (Mugilidae)*. Boca Raton: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Gibb A.C. 1995. Kinematics of prey capture in a flatfish, *Pleuronichthys verticalis* // *J. Exp. Biol.* V. 198. P. 1173.
- Gibb A.C. 1997. Do flatfish feed like other fishes? A comparative study of percomorph prey-capture kinematics // *J. Exp. Biol.* V. 200. P. 2841.
- Gibb A.C., Ferry-Graham L. 2005. Cranial movements during suction feeding in teleost fishes: are they modified to enhance suction production? // *Zoology*. V. 108. P. 141.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2005.03.004>
- Gibb A.C., Staab K., Moran C. et al. 2015. The teleost intra-mandibular joint: a mechanism that allows fish to obtain prey unavailable to suction feeders // *Integrat. Comp. Biol.* V. 55. № 1. P. 85.
<https://doi.org/10.1093/icb/icv042>
- Gidmark N.J., Pos K., Matheson B. et al. 2019. Functional morphology and biomechanics of feeding in fishes // *Feeding in vertebrates*. Cham Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-13739-7_9
- Gonzalez-Castro M., Ghasemzadeh J. 2016. Morphology and morphometry based taxonomy of *Mugilidae* // *Biology, ecology and culture of grey mullet (Mugilidae)*. Boca Raton: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Gosline W.A. 1966. Comments on the classification of the percoid fishes // *Pacific Sci.* V. 20. № 4. P. 409.
- Gosline W.A. 1968. The suborders of perciform fishes // *Proc. Unit. Stat. Nat. Mus.* V. 124. № 3647. P. 1.
- Gosline W.A. 1973. Considerations regarding the phylogeny of cypriniform fishes, with special reference to structures associated with feeding // *Copeia*. V. 1973. № 4. P. 761.
<https://doi.org/10.2307/1443076>
- Gosline W.A. 1996. Structures associated with feeding in three broad-mouthed, benthic fish groups // *Environ. Biol. Fish.* V. 47. P. 399.
<https://doi.org/10.1007/BF00005053>
- Grobecker D.B. 1983. The 'lie-in-wait' feeding mode of a cryptic teleost, *Synanceia verrucosa* // *Environ. Biol. Fish.* V. 8. № 3/4. P. 191.
- Grobecker D.B., Pietsch T.W. 1979. High-speed cinematographic evidence for ultrafast feeding in antennariid anglerfishes // *Science*. V. 205. P. 1161.
- Gromova E.S., Makhotin V.V. 2018. Maxillary apparatus in feeding of the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) // *J. Ichthyol.* V. 58. № 6. P. 857.
<https://doi.org/10.1134/S0032945218060036>
- Greenfield D.W., Winterbottom R., Collette B.B. 2008. Review of the toadfish genera (Teleostei: Batrachoididae) // *Proc. Californ. Acad. Sci. Ser. 4*. V. 59. № 15. P. 665.
- Grubich J.R. 2001. Prey capture in Actinopterygian fishes: a review of suction feeding motor patterns with new evidence from an elopomorph fish, *Megalops atlanticus* // *Amer. Zool.* V. 41. P. 1258.
<https://doi.org/10.1093/icb/41.6.1258>
- Grubich J.R., Rice A.N., Westneat M.W. 2008. Functional morphology of bite mechanics in the great barracuda (*Sphyrna barracuda*) // *Zoology*. V. 111. P. 16.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.05.003>
- Gunther K., Deckert K. 1953. Morphologisch-anatomische und vergleichend ökologische untersuchungen über die leistungen des Viszeralapparates bei Tiefseefischen der gattung *Cyclothone* (Teleostei, Isospondyli) // *Zool. Morph. U. Okol. Tiere*. V. 42. P. 1.
- Habegger M.L. 2014. Functional morphology and feeding mechanics of billfishes // *Grad. Thes. Diss. Univ. South Florida*.
- Habegger M.L., Motta P.J., Huber D.R. et al. 2011. Feeding biomechanics in the Great Barracuda during ontogeny // *J. Zool.* V. 283. № 1. P. 63.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00745.x>
- Habegger M.L., Huber D.H., Lajeunesse M.J. et al. 2017. Theoretical calculations of bite force in billfishes // *J. Zool.* V. 303. P. 15.
<https://doi.org/10.1111/jzo.12465>
- Hernandez L.P., Gibb A.C., Ferry-Graham L.A. 2009. Trophic apparatus in cyprinodontiform fishes: functional specializations for picking and scraping behaviors // *J. Morph.* V. 270. P. 645.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10711>
- Hilton E.J. 2007. Redescription of *Orthosternarchus tamandua* (Boulenger, 1898) (Gymnotiformes, Apteronotidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology, and phylogenetic affinities // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* V. 156. P. 1.
[https://doi.org/10.1635/0097-3157\(2007\)156\[1:ROOT-BG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1635/0097-3157(2007)156[1:ROOT-BG]2.0.CO;2)

- Hilton E.J., Fernandes C.C. 2017. Identity of “*Apteronotus bonapartii*” (Castelnau, 1855), a sexually dimorphic South American knife-fish from the Amazon, with notes on its cranial osteology and on the taxonomic status of “*Apteronotus*” *apurensis* Fernandez-Yepe, 1968 (Gymnotiformes, Apteronotidae) // Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. V. 165. P. 91.
<https://doi.org/10.1635/053.165.0109>
- Huskey S.H., Turingan R.G. 2001. Variation in prey-resource utilization and oral jaw gape between two populations of largemouth bass, *Micropterus salmoides* // Environ. Biol. Fish. V. 61. P. 185.
<https://doi.org/10.1023/A:1011095526939>
- Jacobs C. 2018. Broad scale patterns in the evolution of teleost suction feeding: does the mechanism evolve to maximize suction performance? // J. Exp. Biol. V. 221. № 7. P. 1.
- Jacobs C.N., Holzman R. 2018. Conserved spatio-temporal patterns of suction-feeding flows across aquatic vertebrates: a comparative flow visualization study // J. Exp. Biol. V. 221. P. 1.
<https://doi.org/10.1242/jeb.174912>
- Janovetz J. 2002. Functional morphology of feeding in pacus, silver dollars, and piranhas (Teleostei: Serrasalminae) // Chicago: Ph. D. Thes. Univ.
- Janovetz J. 2005. Functional morphology of feeding in the scale-eating specialist *Catoprion mento* // J. Exp. Biol. V. 208. P. 4757.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01938>
- Johnson G.D., Baldwin C.C., Okiyama M. et al. 1996. Osteology and relationships of *Pseudotrichonotus altivelis* (Teleostei: Aulopiformes: Pseudotrichonotidae) // Ichthyol. Res. V. 43. P. 17.
- Jones A.M., Brown C., Gardner S. 2011. Tool use in the tusk-fish *Choerodon schoenleinii*? // Coral Reef. V. 30. № 3. P. 865.
<https://doi.org/10.1007/s00338-011-0790-y>
- Kaufman L.S. 1983. Effects of hurricane Allen on reef fish assemblages near Discovery Bay, Jamaica // Coral Reefs. V. 2 (1). P. 43.
- Kirchhoff H. 1958. Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. // Zool. Jb. Anat. V. 76. P. 461.
- Konow I.M., Bellwood D.R. 2005. Prey-capture in *Pomacanthus semicirculatus* (Teleostei, Pomacanthidae): functional implications of intramandibular joints in marine angelfishes // J. Exp. Biol. V. 208. P. 1421.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01552>
- Konow N., Bellwood D.R. 2011. Evolution of high trophic diversity based on limited functional disparity in the feeding apparatus of marine angelfishes (f. Pomacanthidae) // PLoS One. V. 6. № 9. P. 1.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024113>
- Konow N., Ferry-Graham L.A. 2013. Functional morphology of butterflyfishes // The biology of butterflyfishes. Boca Raton. CRC Press. P. 19.
<https://doi.org/10.1201/b15458>
- Konow N., Sanford C.P.J. 2008. Biomechanics of a convergently derived prey-processing mechanism in fishes: evidence from comparative tongue-bite apparatus morphology and raking kinematics // J. Exp. Biol. V. 211. P. 3378.
<https://doi.org/10.1242/jeb.023564>
- Konow N., Kriestorac B., Sanford C.P.J. et al. 2013. Prey processing in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*) // J. Comp. Physiol. V. 199. P. 641.
<https://doi.org/10.1007/s00359-013-0819-5>
- Konstantinidis P., Johnson G.D. 2016. Osteology of the teleost fishes of the genus *Gigantura* (Brauer, 1901), Teleostei: Aulopiformes // Zool. J. Linn. Soc. V. 179. № 2. P. 338.
<https://doi.org/10.1111/zooj.12469>
- Lauder G.V. 1979. Feeding mechanisms in primitive teleosts and in the halecomorph fish *Amia calva* // J. Zool. Lond. V. 187. P. 543.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03386.x>
- Lauder G.V. 1980. The suction feeding mechanism in sunfishes (*Lepomis*): an experimental analysis // J. Exp. Biol. V. 88. P. 49.
- Lauder G.V. 1981. Intraspecific functional repertoires in the feeding mechanism of the characoid fishes *Lebiasina*, *Hoplias* and *Chalceus* // Copeia. V. 1981. № 1. P. 154.
- Lauder G.V. 1982. Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes // Amer. Zool. V. 22. P. 275.
- Lauder G.V. 1983a. Functional and morphological bases of trophic specialization in sunfishes (Teleostei, Centrarchidae) // J. Morph. V. 178. P. 1.
- Lauder G.V. 1983b. Functional design and evolution of the pharyngeal jaw apparatus in euteleostean fishes // J. Linn. Soc. Zool. V. 77. P. 1.
- Lauder G.V. 1983c. Food capture // Fish biomechanics. New York: Praeger Publ.
- Lauder G.V. 1985a. Aquatic feeding in lower vertebrates // Functional vertebrate morphology. Cambridge: Harvard Univ. Press.
- Lauder G.V. 1985b. Functional morphology of the feeding mechanism in lower vertebrates // Functional morphology in vertebrate. New York: Gustav Fischer.
- Lauder G.V., Liem K.F. 1980. The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*: form, function, and evolutionary significance // Charrs: salmonids of the genus *Salvelinus*. Netherlands: Junk Publ. P. 365.
- Lauder G.V., Liem K.F. 1981. Prey capture by *Luciocephalus pulcher*: implications for models of jaw protrusion in teleost fishes // Environ. Biol. Fish. V. 6. № 3/4. P. 257.
- Lauder G.V., Norton S.F. 1980. Asymmetrical muscle activity during feeding in the gar, *Lepisosteus oculatus* // J. Exp. Biol. V. 84. P. 17.
- Lauder G.V., Shaffer H.B. 1993. Design of feeding systems in aquatic vertebrates: major patterns and their evolutionary interpretations // The skull, functional and evolutionary mechanisms. Chicago: Univ. Chicago Press. V. 3.
- Lauder G.V., Wainwright P., Findeis E. 1986. Physiological mechanisms of aquatic prey capture in sunfishes: functional determinants of buccal pressure changes // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 84. P. 729.
- Liem K.F. 1967. Functional morphology of the head of the anabantoid teleost fish, *Helostoma temminckii* // J. Morph. V. 121. P. 135.

- Liem K.F. 1970. Comparative functional anatomy of the *Nandidae* (Pisces: Teleostei) // Field. Zool. Ser. V. 56. P. 1.
- Liem K.F. 1978. Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes. I. Piscivores // J. Morph. V. 158. P. 323.
- Liem K.F. 1979. Modulatory multiplicity in the feeding mechanism in cichlid fishes, as exemplified by the invertebrate pickers of Lake Tanganyika // J. Zool. Lond. V. 189. P. 93.
- Liem K.F. 1980. Acquisition of energy by teleosts: adaptive mechanisms and evolutionary patterns // Environmental physiology of fishes. New York: Plenum Press.
- Liem K.F. 1993. Ecomorphology of the teleostean skull // The skull: functional and evolutionary mechanisms. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Liem K.F., Lauder G.V. 1980. The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*: form, function, and evolutionary significance // Charrs: salmonids of the genus *Salvelinus*. Netherlands: Junk Publ.
- Lindquist D.G., Dillaman R.M. 1986. Trophic morphology of four western atlantic blennies (Pisces: Blenniidae) // Copeia. V. 1986. № 1. P. 207.
- Longley W.H., Hildebrand S.F. 1941. Systematic catalogue of the fishes of Tortugas, Florida with observations on color, habits, and local distribution. Pap. Tortugas Lab. Publs. Carnegie Inst. Washington. P. 205.
- Longo S.J., McGee M.D., Oufiero C.E. et al. 2016. Body ram, not suction, is the primary axis of suction-feeding diversity in spiny-rayed fishes // J. Exp. Biol. V. 219. P. 119.
<https://doi.org/10.1242/jeb.129015>
- Longo S.J., Goodearly T., Wainwright P.C. 2018. Extremely fast feeding strikes are powered by elastic recoil in a seahorse relative, the snipefish, *Macroramphosus scolopax* // Proc. R. Soc. B. V. 285. P. 1.
- Lundberg J.G., Fernandes C.C., Albert J.S., Garcia M. 1996. *Magosternarchus*, a new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apterontidae) from the Amazon River basin, South America // Copeia. V. 1996. № 3. P. 657.
<https://doi.org/10.2307/1447530>
- Mackey B., Vanderploeg K., Ferry L.A. 2014. Variation in prey capture mechanics in the swordtail, *Xiphophorus helleri* in response to food type // J. Ariz.-Nevad. Acad. Sci. V. 45. № 2. P. 59.
<https://doi.org/10.2181/036.045.0201>
- Mehta R.S. 2009. Ecomorphology of the moray bite: relationship between dietary extremes and morphological diversity // Physiol. Biochem. Zool. V. 82. № 1. P. 90.
- Mehta R.S., Wainwright P.C. 2007. Biting releases constraints on moray eel feeding kinematics // J. Exp. Biol. V. 210. P. 495.
<https://doi.org/10.1242/jeb.02663>
- Meyer J., Goethals T., Wassenberg S. et al. 2018. Dimorphism throughout the european eel's life cycle: are ontogenetic changes in head shape related to dietary differences? // J. Anat. V. 233. № 3. P. 289.
<https://doi.org/10.1111/joa.12836>
- Motta P.J. 1982. Functional morphology of the head of the inertial suction feeding butterflyfish, *Chaetodon miliaris* (Perciformes, Chaetodontidae) // J. Morph. V. 174. P. 283.
- Motta P.J. 1984. Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes: a review // Copeia. V. 1984. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.2307/1445030>
- Motta P.J. 1988. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes, (Perciformes, Chaetodontidae): an ecomorphological // Environ. Biol. Fish. V. 22. № 1. P. 39.
- Motta P.J. 2004. Prey capture behavior and feeding mechanics of elasmobranchs // Biology of sharks and their relatives. Boca Raton: CRC Press.
- Muller M. 1987. Optimization principles applied to the mechanism of neurocranium elevation and mouth bottom depression in bony fishes (Halecostomi) // J. Theor. Biol. V. 126. № 3. P. 343.
- Muller M. 1989. A quantitative theory of expected volume changes of the mouth during feeding in teleost fishes // J. Zool. Lond. V. 217. P. 639.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02515.x>
- Muller M., Osse J.W.M. 1984. Hydrodynamics of suction feeding in fish // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 37. P. 51.
- Muller M., Osse J.W.M., Verhagen J.H.G. 1982. A quantitative hydrodynamical model of suction feeding in fish // J. Theor. Biol. V. 95. № 1. P. 49.
- Nemeth D.H. 1997. Modulation of attack behavior and its effects on feeding performance in a trophic generalist fish, *Hexagrammos decagrammus* // J. Exp. Biol. V. 200. P. 2155.
- Nielsen J.G., Bertelsen E., Jespersen A. 1989. The Biology of *Eurypharynx pelecanoides* (Pisces, Eurypharyngidae) // Acta Zool. Stock. V. 70. № 3. P. 187.
- Norton S.F. 1991. Capture success and diet of cottid fishes: the role of predator morphology and attack kinematics // Ecology. V. 72. P. 1807.
- Norton S.F., Brainerd E.L. 1993. Convergence in the feeding mechanics of ecomorphologically similar species in the Centrarchidae and Cichlidae // J. Exp. Biol. V. 176. P. 11.
- Nyberg D.W. 1971. Prey capture in the largemouth bass // Amer. Midl. Nat. V. 86. P. 128.
- Olivier D., Parmentier E., Frederich B. 2016. Insight into biting diversity to capture benthic prey in damselfishes (Pomacentridae) // Zool. Anz. V. 264. P. 47.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2016.07.006>
- Olney J.E., Johnson G.D., Baldwin C.C. 1993. Phylogeny of lampridiform fishes // Bull. Mar. Sci. V. 32. № 1. P. 137.
- Osse J.W.M. 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Neth. J. Zool. V. 19. P. 289.
- Osse J.W.M. 1985. Jaw protrusion, an optimization of the feeding apparatus of teleosts? // Acta Biotheor. V. 34. P. 219.
- Osse J.W.M., Muller M. 1980. A model of suction feeding in teleostean fishes with some implications for ventilation // Environmental physiology of fishes. Boston: Springer.
- Otten E. 1983. The jaw mechanism during growth of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae) // Neth. J. Zool. V. 33. № 1. P. 55.

- Parmentier E., Chardon M., Poulicek M. et al. 1998. Morphology of the buccal apparatus and related structures in four species of Carapidae // Aust. J. Zool. V. 46. P. 391.
- Parmentier E., Castro-Aguirre J.L., Vandewalle P. 2000. Morphological comparison of the buccal apparatus in two bivalve commensal Teleostei, *Encheliophis dubius* and *Onuxodon fowleri* (Ophidiiformes, Carapidae) // Zoomorph. V. 120. P. 29.
<https://doi.org/10.1007/s004359900020>
- Pasi B.M., Carrier D.R. 2003. Functional trade-offs in the limb muscles of dogs selected for running vs. fighting // J. Evol. Biol. V. 16. P. 321.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00512.x>
- Pasko L. 2010. Tool-like behavior in the sixbar wrasse, *Thalassoma hardwicke* (Bennett, 1830) // Zool. Biol. V. 29. P. 767.
<https://doi.org/10.1002/zoo.20307>
- Pietsch T.W. 1972. A review of the monotypic deep-sea anglerfish family Centrophrynidae: taxonomy, distribution and osteology // Copeia. V. 1972. № 1. P. 17.
- Pietsch T.W. 1978. The feeding mechanism of *Stylephorus chordatus* (Teleostei: Lampridiformes): functional and ecological implications // Copeia. V. 1978. № 2. P. 255.
- Porter H.T., Motta P.J. 2004. A comparison of strike and prey capture kinematics of three species of piscivorous fishes: florida gar (*Lepisosteus platyrhincus*), redfin needlefish (*Strongylura notata*), and great barracuda (*Sphyrna barracuda*) // Mar. Biol. V. 145. P. 989.
<https://doi.org/10.1007/s00227-004-1380-0>
- Purcell S.W., Bellwood D.R. 1993. The functional analysis of food procurement in two surgeonfish species, *Acanthurus nigrofasciatus* and *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) // Environ. Biol. Fish. V. 37. P. 139.
- Rand D.S., Lauder G.V. 1981. Prey capture in the chain pickerel, *Esox niger*: correlations between feeding and locomotor behavior // Can. J. Zool. V. 59. P. 1072.
- Sanderson S.L., Cech J.J., Cheer A.Y. 1994. Paddlefish buccal flow velocity during ram suspension feeding and ram ventilation // J. Exp. Biol. V. 186. P. 145.
- Sanford C.P., Lauder G.V. 1989. Functional morphology of the "tongue-Bite" in the Osteoglossomorph fish *Notopteris* // J. Morph. V. 202. P. 379.
- Sanford C.P.J., Lauder G.V. 1990. Kinematics of the tongue-bite apparatus in osteoglossomorph fishes // J. Exp. Biol. V. 154. P. 137.
- Sanford C.P.J., Wainwright P.C. 2002. Use of sonomicrometry demonstrates the link between prey capture kinematics and suction pressures in largemouth bass // J. Exp. Biol. V. 205. P. 3445.
<https://doi.org/10.1242/jeb.205.22.3445>
- Santana C.D., Vari R.P. 2009. The South American electric fish genus *Platyurosternarchus* (Gymnotiformes: Apteronotidae) // Copeia. V. 2009. № 2. P. 233.
<https://doi.org/10.1643/CI-08-082>
- Santana C.D., Vari R.P. 2010. Electric fishes of the genus *Sternarchorhynchus* (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes): phylogenetic and revisionary studies // Zool. J. Linn. Soc. V. 159. P. 223.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00588.x>
- Schaefer S.A., Lauder G.V. 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes // Syst. Zool. V. 35. № 4. P. 489.
- Schaeffer B., Rosen D.E. 1961. Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism // Amer. Zool. V. 1. P. 187.
- Schnell N.K., Johnson G.D. 2017. Evolution of a functional head joint in deep-sea fishes (Stomiidae) // PLoS ONE. V. 12. № 2. P. 1.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170224>
- Schnell N.K., Bernstein P., Maier W. 2008. The "Pseudocraniovertebral articulation" in the deep-sea fish *Stomias boa* (Teleostei: Stomiidae) // J. Morph. V. 269. P. 513.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10584>
- Schondube J.E., Del Rio C.M. 2003. The flowerpiercers' hook: an experimental test of an evolutionary trade-off // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 270. P. 195.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2231>
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Rev. Fish Biol. Fisher. V. 10. P. 393.
<https://doi.org/10.1023/A:1012270422092>
- Sonnefeld M., Turingan R.G., Sloan T.J. 2014. Functional morphological drivers of feeding mode in marine teleost fishes // Advan. Zool. Bonat. V. 2. № 1. P. 6.
<https://doi.org/10.13189/azb.2014.020102>
- Tkint T., Verheyen E., Kegel B. et al. 2012. Dealing with food and eggs in mouthbrooding cichlids: structural and functional trade-offs in fitness related traits // PLoS ONE. V. 7. № 2. P. 1.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031117>
- Tran H.Q., Mehta R.S., Wainwright P.C. 2010. Effects of ram speed on prey capture kinematics of juvenile Indo-Pacific tarpon, *Megalops cyprinoides* // Zool. V. 113. P. 75.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.08.002>
- Travers R.A. 1984. A review of the Mastacembeloidei, a sub-order of synbranchiform teleost fishes. Part 1. Anatomical descriptions // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 46. № 1. P. 1.
- Turingan R.G. 1994. Ecomorphological relationships among Caribbean tetraodontiform fishes // J. Zool. Lond. V. 233. P. 493.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05279.x>
- Turingan R.G., Wainwright P.C. 1993. Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, *Balistes vetula* (Pisces, Tetraodontiformes) // J. Morph. V. 215. P. 101.
- Turingan R.G., Wainwright P.C., Hensley D.A. 1995. Interpopulation variation in prey use and feeding biomechanics in Caribbean triggerfishes // Oecologia. V. 102. P. 296.
- Van Damme R., Wilson R., Vanhooydonck B., Aerts P. 2002. Performance constraints in decathletes // Nature. V. 415. P. 755.
<https://doi.org/10.1038/415755b>
- Van Leeuwen J.L. 1984. A quantitative study of flow in prey capture by rainbow trout, with general consideration of actinopterygian feeding mechanisms // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 37. P. 137.
- Van Leeuwen J.L., Muller M. 1984. Optimum sucking techniques for predatory fish // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 37. P. 137.

- Vial C.I., Ojeda F.P. 1990. Cephalic anatomy of the herbivorous fish *Girella laevis* (Osteichthyes: Kyphosidae): mechanical considerations of its trophic function // *Rev. Chil. Hist. Nat.* V. 63. P. 247.
- Vial C.I., Ojeda F.P. 1992. Comparative analysis of the head morphology of Pacific temperate kyphosid fishes: a morpho-functional approach to prey-capture mechanisms // *Rev. Chil. Hist. Nat.* V. 65. P. 471.
- Vilasri V. 2013. Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family Uranoscopidae (Actinopterygii: Perciformes) // *Memor. Facult. Fish. Sci.* V. 55. № 1–2. P. 1.
- Visser J., Barel C.D.N. 1996. Architectonic constraints on the hyoid's optimal starting position for suction feeding of fish // *J. Morph.* V. 228. P. 1.
- Wainwright P.C. 1987. Biomechanical limits to ecological performance: mollusc-crushing by the Caribbean hogfish, *Lachnolaimus maximus* (Labridae) // *J. Zool. Lond.* V. 213. P. 283.
- Wainwright P.C. 1988. Morphology and ecology: the functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes // *Ecology*. V. 69. P. 635.
- Wainwright P.C. 1999. Ecomorphology of prey capture in fishes // *Advanc. Ichthyol. Res.* Jiwaji: Univ. Press.
- Wainwright P.C., Bellwood D.R. 2002. Ecomorphology of feeding in coral reef fishes // *Coral reef fishes dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Orlando: Acad. Press.
- Wainwright P.C., Richard B.A. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes // *Environ. Biol. Fish.* V. 44. P. 97.
- Wainwright P.C., Shaw S.S. 1999. Morphological basis of kinematic diversity in feeding sunfishes // *J. Exp. Biol.* V. 202. P. 3101.
<https://doi.org/10.1242/jeb.202.22.3101>
- Wainwright P.C., Turingan R.G. 1993. Coupled versus uncoupled functional systems: motor plasticity in the queen triggerfish *Balistes vetula* // *J. Exp. Biol.* V. 180. P. 290.
- Wainwright P.C., Turingan R.G. 1996. Muscular basis of buccal pressure: inflation behavior in the striped burrfish *Chilomycterus schoepfi* // *J. Exp. Biol.* V. 199. P. 1209.
- Wainwright P.C., Sanford C.P.J., Reilly S.M. et al. 1989. Evolution of motor patterns: aquatic feeding in salamanders and ray-finned fishes // *Brain Behav. Evol.* V. 34. P. 329.
- Wainwright P.C., Turingan R.G., Brainerd E.L. 1995. Functional morphology of pufferfish inflation: mechanism of the buccal pump // *Copeia*. V. 1995. № 3. P. 614.
<https://doi.org/10.2307/1446758>
- Wainwright P., Carroll A.M., Collar D.C. et al. 2007. Suction feeding mechanics, performance, and diversity in fishes // *Integr. Comp. Biol.* V. 47. № 1. P. 96.
<https://doi.org/10.1093/icb/icm032>
- Waltzek T.B., Wainwright P.C. 2003. Functional morphology of extreme jaw protrusion in neotropical cichlids // *J. Morph.* V. 257. P. 96.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10111>
- Wassenbergh S., Roos G., Genbrugge A. et al. 2009. Suction is kids play: extremely fast suction in newborn seahorses // *Biol. Lett.* V. 5. P. 200.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0765>
- Wassenbergh S., Leysen H., Adriaens D. et al. 2013. Mechanics of snout expansion in suction-feeding seahorses: musculoskeletal force transmission // *J. Exp. Biol.* V. 216. P. 407.
<https://doi.org/10.1242/jeb.074658>
- Wassenbergh S., Day S.W., Hernandez L.P. et al. 2015. Suction power output and the inertial cost of rotating the neurocranium to generate suction in fish // *J. Theor. Biol.* V. 372. P. 159.
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.03.001>
- Watson J. 2013. Fine-scale behavior of coral reef fishes in a small Floridian marine reserve // *SNS Master's Theses*.
- Webb P.W. 1984. Body and fin form and strike tactics of four teleost predators attacking fathead minnow (*Pimephales promelas*) prey // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 41. P. 157.
<https://doi.org/10.1139/f84-016>
- Westneat M.W. 1990. Feeding mechanics of teleost fishes (Labridae; Perciformes): a test of four-bar linkage models // *J. Morph.* V. 205. P. 269.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052050304>
- Westneat M.W. 1991. Linkage biomechanics and evolution of the jaw protrusion mechanism of the sling-jaw wrasse, *Epibulus insidiator* // *J. Exp. Biol.* V. 159. P. 165.
<https://doi.org/10.1242/jeb.159.1.165>
- Westneat M.W. 1994. Transmission of force and velocity in the feeding mechanisms of labrid fishes (Teleostei, Perciformes) // *Zoomorphology*. V. 114. P. 103.
<https://doi.org/10.1007/BF00396643>
- Westneat M.W. 1995a. Phylogenetic systematics and biomechanics in ecomorphology // *Environ. Biol. Fish.* V. 44. P. 263.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-1356-6_18
- Westneat M.W. 1995b. Feeding, function and phylogeny: analysis of historical biomechanics in labrid fishes using comparative methods // *Syst. Biol.* V. 44. P. 361.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/44.3.361>
- Westneat M.W. 2003. A biomechanical model for analysis of muscle force, power output and lower jaw motion in fishes // *J. Theor. Biol.* V. 223. № 3. P. 269.
[https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(03\)00058-4](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00058-4)
- Westneat M.W. 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes // *Integr. Comp. Biol.* V. 44. P. 378.
<https://doi.org/10.1093/icb/44.5.378>
- Westneat M. W. 2005. Skull biomechanics and suction feeding in fishes // *Fish Physiol.* V. 23. P. 29.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)23002-9](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)23002-9)
- Westneat M.W. 2006. Skull biomechanics and suction feeding in fishes // *Fish physiology: fish biomechanics*. Chapt. 2. *Fish Physiol.* Ser. V. 23.
- Westneat M.W., Wainwright P.C. 1989. The feeding mechanism of the sling-jaw wrasse *Epibulus insidiator* (Labridae, Teleostei): evolution of a novel functional system // *J. Morph.* V. 202. P. 129.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052020202>
- Winterbottom R. 1974. The familial phylogeny of the *Tetraodontiformes* (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology // *Smiths. Contrib. Zool.* V. 155. P. 1.

Diversity Methods of the Strike Teleostei in Connection with Morphology Their Jaw Apparatus (Review)

E. S. Gromova¹, * and V. V. Makhotin¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

**e-mail: zhenya_s@inbox.ru*

The paper provides a review features of the strike Teleostei methods — suction, ram and bite, in different representatives at the definitive stage of development with characteristic morphology traits their feeding apparatus at qualitative level. In the paper we describe new traits of construction jaw apparatus some Teleostei species, those testify in favour application them several methods of the strike separately or at a time during feeding.

Keywords: Teleostei, methods of the strike, functional morphology, feeding apparatus, suction, ram, variants of the bite

СОСТОЯНИЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПЕЛЯДИ *Coregonus peled* ГОРНЫХ ОЗЕР АЛТАЯ ПО ГИСТОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ И ЭЛЕМЕНТНОМУ СОСТАВУ ХРУСТАЛИКА ГЛАЗА

© 2023 г. А. Л. Никифоров-Никишин^а, Д. Л. Никифоров-Никишин^а, Н. И. Кочетков^{а, *}

^аМосковский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского, факультет биотехнологий и рыбного хозяйства, Москва, Россия

*e-mail: 9150699@mail.ru

Поступила в редакцию 28.10.2022 г.

После доработки 16.01.2023 г.

Принята к публикации 14.02.2023 г.

Рассмотрено состояние популяции аборигенного вида рыб в трех озерах горного Алтая. Анализ возраста и массы рыб показал, что в исследуемых водоемах в условиях олиготрофных горных озер популяции пеляди *Coregonus peled* Gmelin, 1788 демонстрировали различную динамику роста. Возрастной состав рыб различался в водоемах: так, в оз. Кеделю-Коль присутствовали особи четырех возрастных групп (от 1+ до 4+), а в оз. Киделю были только годовики. Гистологическое исследование печени и жабр рыб выявило отсутствие значительных аномалий паразитарной и токсикологической природ. Расчет гистопатологического индекса показал, что распространенность и выраженность патологических отклонений достоверно меньше ($p < 0.05$) в оз. Киделю. Изучение элементного состава хрусталиков пеляди позволило подтвердить отсутствие значительного уровня загрязнения исследуемых водоемов и высокое качество водной среды. Присутствие в отдельных образцах следовых количеств тяжелых металлов может быть связано с геоморфологическими особенностями региона, участвующими в формировании гидрохимического состава воды исследуемых озер. Полученные в исследовании данные свидетельствуют, что популяции пеляди в изолированных горных озерах Алтая по ряду признаков проявляют различную степень угнетения.

Ключевые слова: горные озера, гистопатология, экология рыб, элементный состав хрусталика

DOI: 10.31857/S0320965223040186, **EDN:** SBUOMR

ВВЕДЕНИЕ

Республика Алтай – труднодоступный район Российской Федерации, находящийся рядом с границей Китая и Монголии, где сохранились уникальные природные комплексы, включающие изолированные горные озера с уникальной аборигенной ихтиофауной (Голубцов и др., 2007). Низкая антропогенная нагрузка и отсутствие промысла позволяют сохраняться популяциям некоторых видов рыб почти в неизменной форме в течение длительного времени. При этом каждый водоем может отличаться уникальным гидрохимическим составом водной среды и геоморфологическими особенностями (Sutorikhin et al., 2020). Несмотря на низкую антропогенную нагрузку, основной источник которой туризм (Puzanov et al., 2020), в данных водоемах могут присутствовать загрязнения природного происхождения (эрозия горных пород) и определенный техногенный фон в результате стока воды с большой территории водосбора.

В Улаганском районе Республики Алтай расположено более десятка озер разного размера, глубины и степени трофности (Попов, 2013). Несмотря на близкое расположение озер, они могут значительно различаться по источникам питания и водосборной площади, химическому составу водной среды (Семенова, 1969) и составу гидробионтов ихтиофауны (Вершинин и др., 1981; Конунова, Малков, 2010).

В отдельных горных озерах Алтая обитает лишь несколько видов рыб, большая часть которых, по-видимому, появилась в результате интродукции. Основные работы по вселению новых видов проводили в 1970-х гг. (Гундризер, 1967; Вершинин и др., 1979) и к настоящему времени интродуцированные виды полностью акклиматизировались или погибли, не выдержав конкуренции. Во время проведения рыбоводно-акклиматизационных работ водоемы были либо обезрыблены, либо обладали обедненным видовым составом ихтиофауны (Гундризер, 1967).

На данный момент в изученных водоемах горного Алтая встречаются алтайский осман Пота-

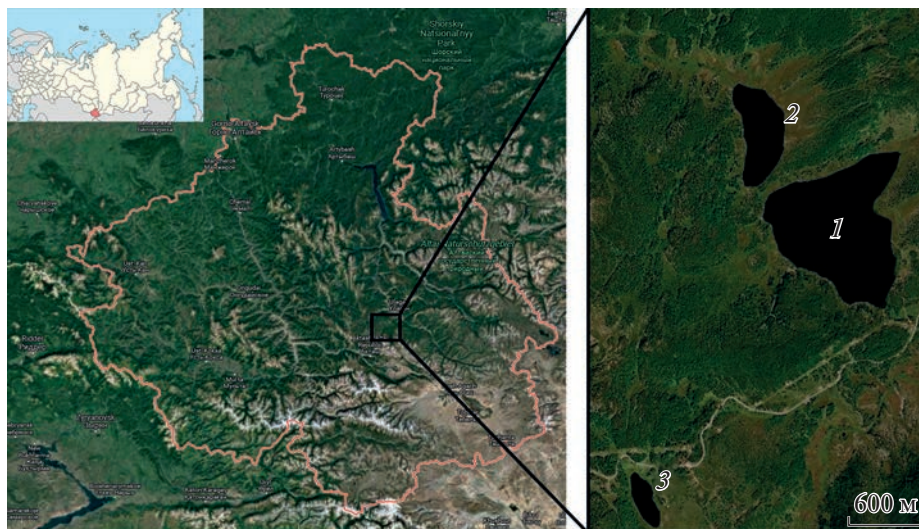


Рис. 1. Месторасположение исследуемых озер в границах Республики Алтай, РФ. 1. — оз. Кеделью-Коль, 2 — оз. Малый Эгистукель, 3 — оз. Киделю.

нина (*Oreoleuciscus potanini* Kessler, 1879) и пелядь (*Coregonus peled* Gmelin, 1789). Пелядь — наиболее распространенный вид сиговых рыб горного Алтая, образующий многочисленные формы и группировки в зависимости от экологических условий (Журавлев, Ломакин, 2013). Среди интродуцированных видов следует отметить щуку (*Esox lucius*) и радужную форель (*Oncorhynchus mykiss*), зарыбление которых в водоемы проводилось с целью развития туризма. Вселение этих видов могло значительно повлиять на состояние популяций местных видов рыб. Водоемы, рассматриваемые в данной работе, возможно, также подвергались зарыблению в 1970–1980-х гг., а в последнее время частными предпринимателями согласно программе “Развитие аквакультуры Республики Алтай”. По этим причинам исследование рыбоводно-биологических и гистологических показателей аборигенных популяций рыб в таких водоемах позволит рассматривать возможность их использования в качестве природных резерватов для автохтонной ихтиофауны.

Для оценки степени загрязнения водоемов токсикантами неорганической природы, можно исследовать микроэлементный состав хрусталиков как индикатора текущего и отдаленного загрязнения водоемов (Simakov et al., 2021). Распределение элементов, если они присутствуют в водной среде, носит равномерный характер. Тяжелые металлы накапливаются как в ядре хрусталика, так и в коре линзы глаза (Konz et al., 2014). При этом, соотношение макроэлементов хрусталика считают показателем метаболизма и состояния рыбы (Young et al., 2022).

Гистопатологическое исследование органов и тканей рыб при оценке состояния популяций —

важный показатель токсического и стрессового воздействий (Oost et al., 2003; Phrompanya et al., 2021). Такие исследования позволяют определить состояние здоровья, а также признаки патологических нарушений и заболеваний. Патологические изменения могут выступать показателем филогенетического происхождения, принадлежности к трофическим группам, качества и предпочтения среды обитания (Sales et al., 2017).

Цель работы — исследование изолированных групп (популяций) пеляди в некоторых озерах горного Алтая по морфометрическим и гистологическим параметрам; оценка накоплений токсических элементов в инертных тканях рыб в результате фонового загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований. Изучали ихтиофауну трех озер, расположенных в горной части Республики Алтай Улаганского района: оз. Кеделью-Коль ($50^{\circ}51'$, $87^{\circ}66'$), оз. Малый Эгистукель ($50^{\circ}49'$, $87^{\circ}65'$), оз. Киделю ($50^{\circ}51'$, $87^{\circ}66'$) (рис. 1). Гидрохимические параметры воды различались во всех исследуемых озерах. Гидрохимический анализ воды проводили по общепринятым методикам (Алекин, 1970; Справочник..., 1989). Результаты гидрохимического исследования представлены в табл. 1.

Объект исследования. Рыб отлавливали в сентябре 2021 г. жаберными сетями (размер ячеей 18–80 мм) в разных точках акватории озер. Из каждого исследуемого озера отбирали особей пеляди различного размерного и возрастного составов.

У каждой рыбы измеряли следующие показатели: стандартная длина (SL), масса тела, возраст

Таблица 1. Гидрохимические параметры воды из исследуемых водоемов

Озеро	dH	pH	Хлориды	HCO ₃	SO ₄ ²⁻	NH ₄ ⁺	Na ⁺ + K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Сумма ионов
			мг/л							
Кеделью-Коль	0.8	6.2	6.0	49.0	6.2	0.4	6.9	10.0	3.6	82.1
Малый Эгистукель	0.6	7.3	6.7	36.6	7.4	0.59	5.5	8.0	6.0	70.7
Киделью	1.0	6.6	4.0	92.0	9.0	0.1	18.0	26.1	1.0	150.2

рыбы по чешуе (Правдин, 1966). Также оценивали состояние зрелости гонад и содержимое кишечника (Руководство..., 1961). Помимо этого, проводили ихтиопатологический осмотр, направленный на выявление паразитов и признаков бактериальных инфекций.

Гистологическое исследование. У четырех особей пеляди из каждого озера различного размера и возрастного состава (табл. 2) отбирали печень и жабры для оценки возможного токсического воздействия и выявления общего состояния тканей. Группы рыб из различных исследуемых водоемов получили следующие условные обозначения для использования на рисунках: в оз. Кеделью-Коль — PL1, оз. Малый Эгистукель — PL2, оз. Киделью — PL3.

Ткани фиксировали в 4%-ном нейтральном формалине в течение 24 ч при комнатной температуре. Далее ткань дегидратировалась в серии градуированных спиртов и заливалась в парафин. Срезы в 4 мкм окрашивали гематоксилин эозином (H&E) и исследовали под световым микроскопом. Приготовление и окраску гистологических препаратов проводили по (Suvarna et al., 2018).

Морфометрию жабр и печени пеляди, органов, отражающих качество окружающей среды, исследовали для сравнения измеряемых показателей у рыб из каждого озера. Измеряли следующие морфометрические параметры: длину и ширину вторичных ламелл, расстояние между вторичными ламеллами, толщину интраламеллярного эпителия, площадь, периметр и диаметр ядра гепатоцита, площадь цитоплазмы, отношение площади ядра к площади цитоплазмы гепатоцита.

Для оценки распространенности и выраженности гистопатологических изменений использовали полуколичественный метод оценки по работе (Bernet et al., 1999). Суть метода заключается в бальной оценке отдельных гистопатологических нарушений, относящихся к четырем паттернам реакции: нарушения циркуляции (Hlcd), регрессивные (связанные с атрофией органов) (Hlrc) и прогрессивные (связанные с гипертрофией) (Hlpc) изменения, воспалительные реакции (Hlir). Данные альтерации оценивали индивидуально с помощью балльного показателя, варьирующегося от 0 (неизмененный) до шести (существенные изменения, представленные диффузно). Расчеты

индексов гистологических изменений представлены в формулах (1) и (2):

$$I_{\text{орг рп}} = \sum_{\text{алт}} (a_{\text{орг рп алт}} w_{\text{орг рп алт}}); \quad (1)$$

$$I_{\text{орг}} = \sum_{\text{рп}} \sum_{\text{алт}} (a_{\text{орг рп алт}} w_{\text{орг рп алт}}), \quad (2)$$

где $a_{\text{орг рп алт}}$ — балл альтерации паттерна реакции для органа; $w_{\text{орг рп алт}}$ — фактор важности альтерации паттерна реакции для органа; $I_{\text{орг рп}}$ — гистопатологический индекс паттерна реакции для органа; $I_{\text{орг}}$ — суммарный гистопатологический индекс для органа.

Для каждой альтерации назначается свой фактор важности, варьирующийся от 1 до 3, отражающий степень влияния патологического отклонения на функцию органа (табл. 3). Финальный балл рассчитывается путем умножения выставленного балла на фактор важности. Сумма данных баллов для каждого отдельного паттерна или органа реакции позволяет получить финальный индекс.

Элементный состав хрусталика. Элементный состав хрусталика измеряли у трех особей пеляди из каждого исследуемого озера методом рентгеновского энергодисперсионного микроанализа

Таблица 2. Размерно-массовые показатели пеляди, выловленной в исследуемых озерах

Возраст, лет	Стандартная длина, мм	C _v , %	Масса, г	C _v , %	n
оз. Кеделью-Коль					
1+	203.0	—	104.0	—	1
2+	219.6 ± 5.3	3.6	144.0 ± 8.7	8.5	3
3+	230.8 ± 2.4	4.0	166.6 ± 5.5	12.9	16
4+	236	—	169.0	—	1
оз. Малый Эгистукель					
0+	138.1 ± 0.7	1.7	36.0 ± 0.4	3.8	46
1+	143.1 ± 1.6	2.5	39.1 ± 1.0	6.1	6
оз. Киделью					
1+	219.9 ± 2.3	3.3	111.2 ± 2.1	5.8	10

Примечание. n — количество особей, “—” — данные отсутствуют.

Таблица 3. Гистопатологии в жабрах и печени пеляди и их фактор важности при расчете гистопатологического индекса

Паттерн реакции	Функциональная составляющая ткани	Альтерация	Фактор важности $W_{\text{орг рп алт}}$
Печень			
Воспалительные реакции	Ткань печени	Присутствие маланомакрофагов	1 ^b
		Агрегация макрофагов	2 ^c
		Мононуклеарный инфильтрат	2 ^a
Прогрессивные изменения	Гепатоциты	Гипертрофия цитоплазмы	1 ^c
		Гипертрофия ядра	1 ^c
Нарушения циркуляции	Синусоиды печени	Дилатация синусоидных капилляров	1 ^{a, b}
Регрессивные изменения	Гепатоциты	Некроз	3 ^a
		Пикнотические ядра/некроз одиночной клетки	2 ^{a, b}
Жабры			
Воспалительные реакции	Комплекс ткани жаберного аппарата	Присутствие эозинофильных гранулоцитов	1 ^c
Прогрессивные изменения	Вторичные ламеллы	Гипертрофия эпителия	2 ^a
		Слияние ламелл	2 ^a
Нарушения циркуляции	Вторичные ламеллы	Гиперемия	1 ^a
		Дилатация жаберных ламелл	1 ^a
Регрессивные изменения	Вторичные ламеллы	Отслоение/десквамация эпителия	1 ^{a, b}
		Расширение кончиков вторичных ламелл	1 ^b
		Искривление ламелл	1 ^b

Примечание. ^a – фактор важности по: (Bernet et al., 1999); ^b – по: (Costa et al., 2009); ^c – по: (Antunes et al., 2017).

на двухлучевом сканирующем электронном микроскопе (Zeiss CrossBeam 340 with a Schottky cathode) с использованием детектора X-Max 80 Oxford Instruments. Для обеспечения достоверности полученных результатов и уменьшения погрешности измерений проводили предварительную калибровку детектора на стандартных образцах при пониженных ускоряющих напряжениях 7.5 и 10 кВ. Кроме того, в процессе измерений учитывали осажденную на поверхность углеродную пленку толщиной 25 нм. Сигнал, вносимый атомами пленки, вычитали из общего сигнала образца с помощью специализированного программного обеспечения.

Статистический анализ. Сравнение различных параметров в исследовании, подходящих под нормальное распределение, проводили с использованием односторонней статистической модели ANOVA с последующим пост-хок тестом Тьюки. Если данные не соответствовали нормальному распределению, применяли непараметрический метод Крускала–Уоллиса, значения при $p < 0.05$ принимали как статистически достоверные. Для

определения нормальности распределения данных использовали тест Шапиро–Уилка.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программного обеспечения GraphPad Prism версии 9.0 (GraphPad, San Diego, CA, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размерно-массовые показатели рыб. Пелядь, обитающая во всех трех водоемах, имела значительные различия в возрастном и размерном составе вследствие разного объема кормовой базы исследуемых озер. Наиболее крупная особь пеляди поймана в оз. Кеделю-Коль, ее возраст достигал 4+ лет, масса – 236 г (рис. 2). В озерах Малый Эгистукель и Киделю пелядь представляли сеголетки и годовики, особи более старших возрастов не найдены. При этом, скорость роста в первые годы была значительно больше, чем в последующие (табл. 2). Годовики в оз. Кеделю-Коль достигают массы ~200 г, после чего их рост почти останавливается. Самый низкий прирост отмечен в оз. Малый Эгистукель, где максимальная масса годовиков была 143.1 г.



Рис. 2. Образцы пеляди из оз. Кеделью-Коль (а) и оз. Эгистукель (б).

Ихтиопатологические исследования. Ихтиопатологический осмотр показал почти полное отсутствие паразитов и бактериальных поражений у ихтиофауны. У отдельных особей пеляди старших возрастных групп выявлены единичные случаи поражения жабр сосальщиками рода *Gyrodactylidae*.

Из непаразитических поражений отмечены единичные случаи нарушения созревания отдельных ооцитов у самок пеляди на IV–V стадии созревания. Наполнение желудочно-кишечного тракта пеляди было средним, основа пищевого кома — изоподы. В третьем озере у части особей в кишечнике помимо изопод и насекомых найдены мальки рыб. Состояние печени обоих исследуемых видов рыб было нормальным, вне зависимости от пола. Степень отложения жировой ткани в теле рыбы значительно колебалась в зависимости от возраста и пола.

Гистология. Исследование гистологической структуры жабр позволило выявить наличие незначительных морфологических изменений в структуре ткани. Жабры пеляди включали первичные и вторичные ламеллы. Первичные ламеллы являются частью жаберных дуг и состоят из

хрящевой ткани. Снаружи первичные ламеллы покрыты недифференцированными базальными клетками, среди которых встречаются хлоридные клетки. Вторичные ламеллы включают эпителиальные клетки, расположенные на базальной мембране, поддерживаемой столбчатыми клетками. Также на вторичных ламеллах располагаются хлоридные и бокаловидные клетки. В лакунах, ограниченных столбчатыми клетками, встречаются эритроциты.

В оз. Кеделью-Коль в жабрах пеляди обнаружено расширение дистальных концов вторичных ламелл и отслоение респираторного эпителия (рис. 3а, 3б). Помимо этого, на некоторых участках среза жабр отмечено искривление вторичных ламелл и гипертрофия базальных клеток. На некоторых участках жабр гипертрофированные базальные клетки приводили к слиянию вторичных ламелл.

Жабры пеляди оз. Малый Эгистукель обладали схожими патологическими отклонениями. Так, на всех исследуемых препаратах отмечено отслоение респираторного эпителия и очаги искривления вторичных ламелл (рис. 3в, 3г), а также отдельные

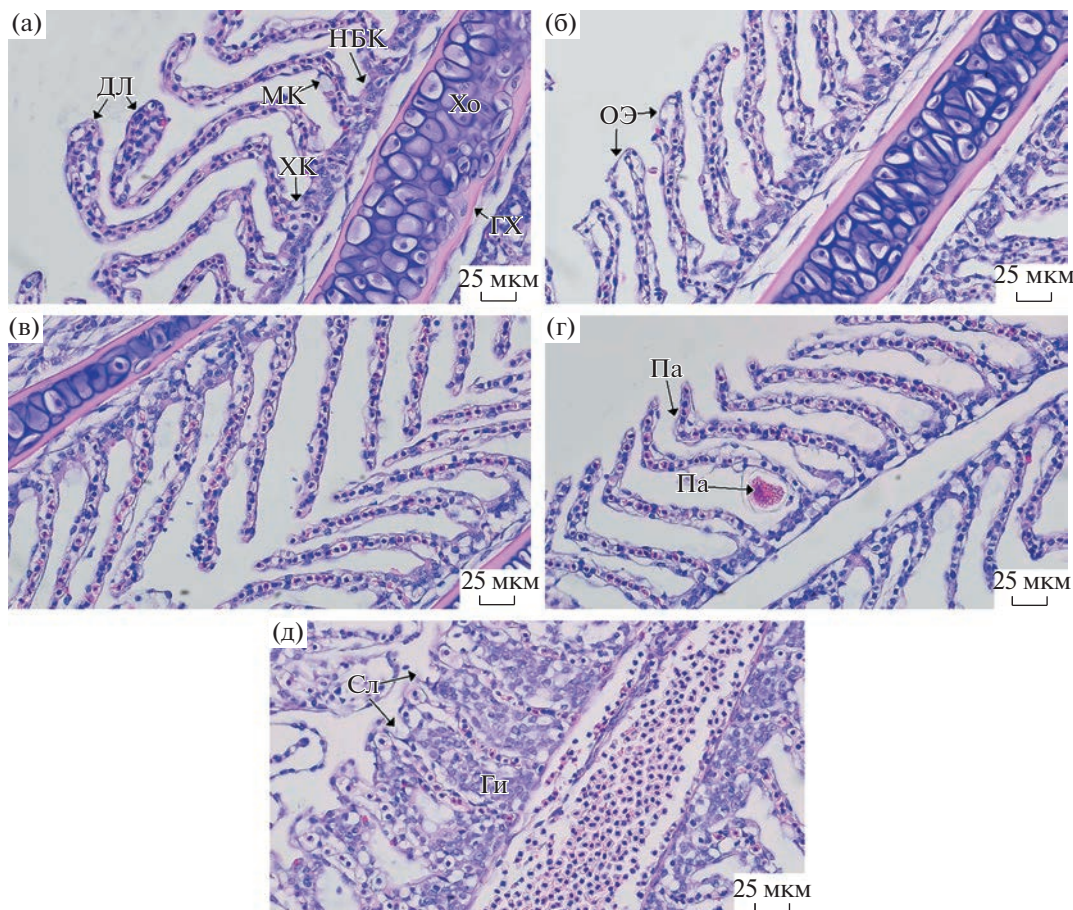


Рис. 3. Гистология жабр *Coregonus peled* из различных исследуемых озер. ГХ — гиалиновый хрящ; Хо — хондроциты; НБК — недифференцированная базальная клетка; МК — мукоидная клетка; ХК — хлоридная клетка; Ги — гипертрофия эпителия; Те — телеангиэктазия; ОЭ — отслоение эпителия; Па — паразит; СЛ — слияние ламелл; ДЛ — расширение кончиков вторичных ламелл; ИЛ — искривление ламелл. Здесь и на рис. 4, окраска Н&Е.

участки жаберного эпителия, поврежденного жаберными сосальщиками (предположительно *Gyrodactylidae* sp.). Гиперплазия базальных клеток не выявлена.

В печени пеляди можно было различить равномерно окрашенные гепатоциты с округлым ядром и дифференцированным ядрышком (рис. 4а). По всей площади паренхимы печени располагались синусоидные капилляры и сосуды портальной системы печени. Также, в печени отчетливо видны желчные протоки, состоящие из призматического эпителия, соединительной ткани и гладкого мышечного слоя.

В печени рыб из оз. Кеделю-Коль отмечены очаги базофильных клеток (рис. 4б). Помимо этого, на отдельных участках печени найдены очаги пикноза и некроза гепатоцитов (рис. 4в). Достоверных морфометрических изменений в данной группе не обнаружено.

У пеляди из оз. Малый Эгистукель по всей площади паренхимы печени встречались одиночные некротические клетки (пер. single cell necro-

sis) (рис. 4г, 4д). Данные клетки имели уплотненную цитоплазму с выраженной эозинофильной окраской и пикнотические/фрагментированные, ацентрично расположенные ядра. Так, в данной группе были отмечены вакуоли, преимущественно расположенные вблизи агрегатов лимфоцитов. В данной группе также не выявлено достоверных отличий морфометрических параметров.

Для печени пеляди из оз. Киделю характерны сходные гистопатологические изменения. На некоторых участках обнаружены очаги инфильтрации лейкоцитами. По всей площади органа расположены одиночные некротические гепатоциты (рис. 4е), как и у рыб из этого озера. Значение морфометрических параметров ядра гепатоцита и отношение площади ядра и цитоплазмы были достоверно меньше ($p < 0.05$; рис. 5а–5г), чем у других исследуемых групп.

Морфометрические изменения жабр показали, что у пеляди из оз. Кеделю-Коль толщина базальных клеток была достоверно ($p < 0.05$) выше, чем у рыб из других озер (рис. 5д). Достоверных

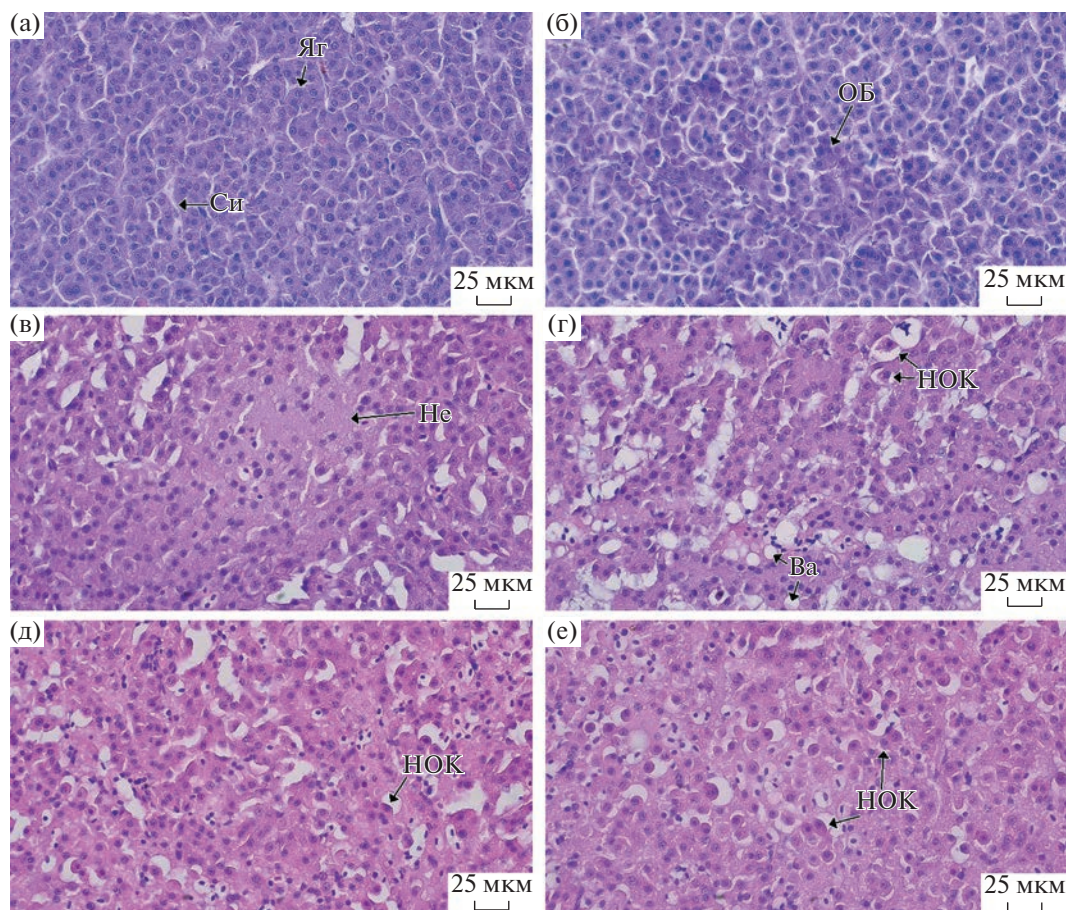


Рис. 4. Гистология тканей печени *Coregonus peled* из различных исследуемых озер: а — ядро гепатоцита (ЯГ) и синусоидный капилляр (Си); б, в — очаг базофилии (ОБ) и некроз гепатоцитов (Не) в печени рыб из оз. Кеделью-Коль; г, д — некроз одиночной клетки (НОК) и вакуолизация (Ва) у пеляди из оз. Малый Эгистукель; е — одиночные некротические гепатоциты у пеляди из оз. Киделю.

отличий по другим морфометрическим параметрам обнаружено не было.

В оз. Киделю также наблюдали минимальное количество морфологических изменений вторичных ламелл (искривление, расширение дистальных концов). Морфометрические измерения показали, что рыбы из этого озера обладают достоверно наибольшей ($p < 0.05$) длиной вторичных ламелл (рис. 5е).

Расчет гистологического индекса показал, что в жабрах пеляди исследуемых озер наибольший вклад в индекс органа вносят прогрессивные (НПрс) и регрессивные (НГрс) паттерны реакции. При этом индекс прогрессивных изменений был достоверно меньше в оз. Киделю ($p < 0.05$; рис. 6а). Наиболее выраженными изменениями у рыб из озер Кеделью-Коль и Малый Эгистукель были гипертрофия эпителия и слияние ламелл. Достоверных отличий по другим паттернам реакции не обнаружено. Общий гистопатологический индекс органа достоверно отличался у пеляди из оз. Киделю ($p < 0.05$; рис. 6б).

При расчете гистопатологического индекса установлено, что доминирующим паттерном реакции был индекс регрессивных изменений (НГрс) (рис. 6в). Во всех исследуемых группах регрессивные изменения выражались в апоптозе/некрозе одиночных клеток и очагов некроза гепатоцитов. При этом значение индекса в оз. Киделю было достоверно меньше ($p < 0.05$; рис. 6в), чем у рыб из оз. Малый Эгистукель. Также у данной группы выявлены достоверные различия по индексу прогрессивных изменений ($p < 0.05$). Итоговый индекс органа был достоверно выше у пеляди из оз. Малый Эгистукель ($p < 0.05$; рис. 6г).

Микроэлементный состав хрусталика. Для изучения процессов биоаккумуляции токсических компонентов водной среды проводили микроэлементный анализ хрусталиков глаза рыб, как наиболее инертного вида ткани, в которой токсикианты могут сохраняться в течение длительного периода.

В пробах хрусталиков глаза рыб из озер Кеделью-Коль и Малый Эгистукель флуктуации мик-

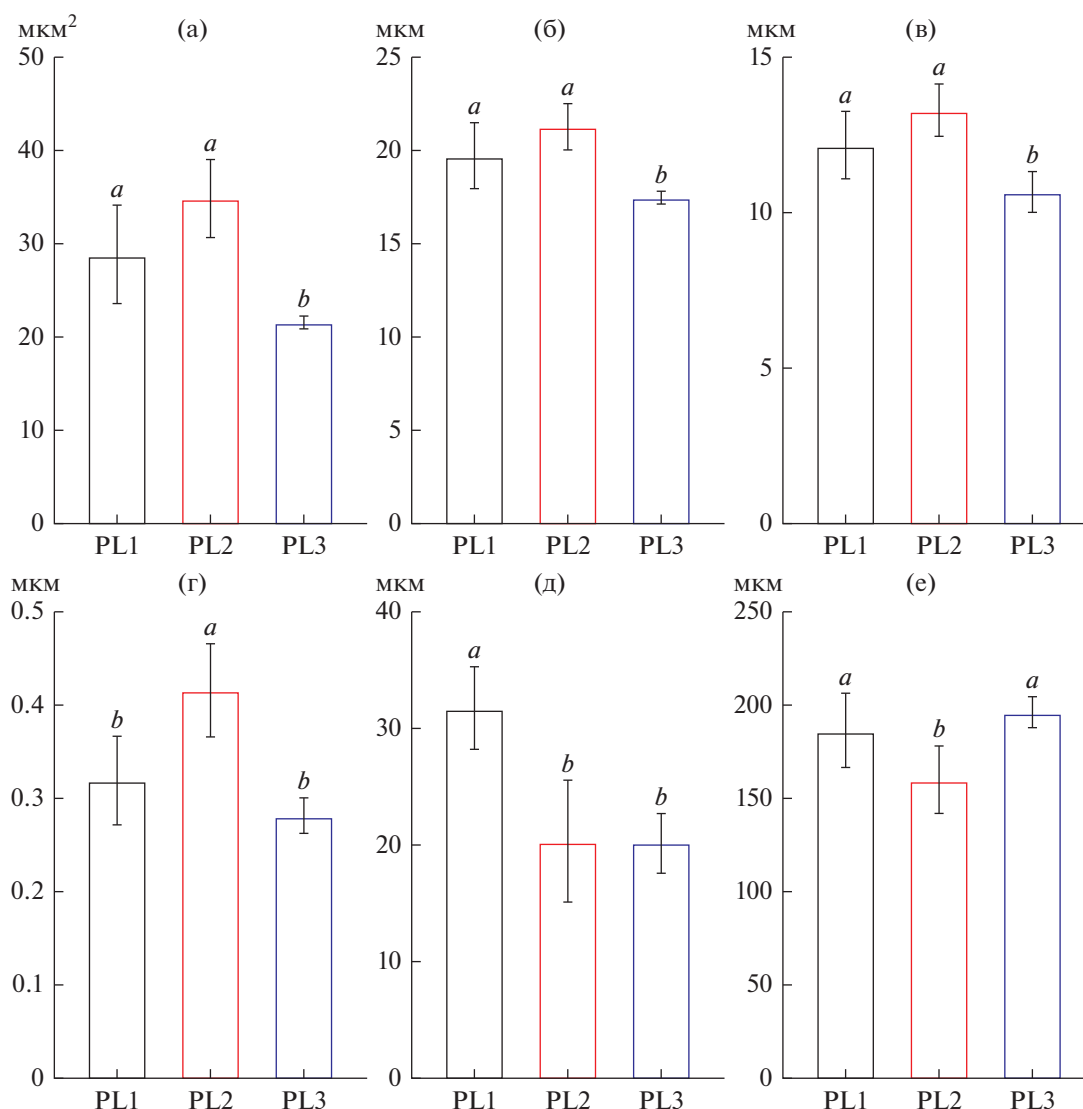


Рис. 5. Гистоморфометрические параметры печени и жабр *Coregonus peled*: площадь ядра гепатоцита (а); периметр ядра гепатоцита (б); диаметр ядра гепатоцита (в); отношение площади цитоплазмы к ядру (г); толщина интраламеллярного эпителия (д); длина вторичных ламелл (е). Здесь и на рис. 6 и 7 данные представлены в виде $\text{Mean} \pm \text{SD}$, разные буквы указывают на статистически значимую разницу между группами; PL1 — Кедюлю-Коль; PL2 — Малый Эгистукель; PL3 — оз. Киделю.

роэлементов были незначительны (рис. 7а), что указывает на отсутствие видимого антропогенного воздействия. У исследуемых рыб обнаружены элементы (за исключением кислорода и углерода) для озера Кедюлю-Коль, Малый Эгистукель и Киделю были 1.2, 1.41 и 0.9% массы хрусталика соответственно. Значительную массовую долю в хрусталике пеляди представляют сера (от 41.86% в PL3 до 71.3% в PL2) и фосфор (от 12.46% в PL3 до 7.19 в PL2). Также найдены высокие концентрации катионов кальция, калия и натрия, следовые количества никеля и алюминия зарегистрированы у рыб из всех исследуемых озер.

Достоверные отличия в микроэлементном составе хрусталика отмечены в оз. Киделю (PL3).

Так, у пеляди из данного водоема массовая доля серы была достоверно меньше, чем в других озерах ($p < 0.05$; рис. 7б), а концентрация фосфора, натрия и калия достоверно превышала ($p < 0.05$; рис. 7в, 7г, 7д) таковую у PL1 и PL2.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные свидетельствуют, что популяция пеляди в изолированных горных озерах Республики Алтай проявляет различную степень угнетения по ряду признаков. Ихтиофауна исследуемых озер, помимо пеляди включала также *Onchorhynchus mykiss* (оз. Кедюлю-Коль) и *Oreoleuciscus potanini* (оз. Киделю). Это дает возможность предло-

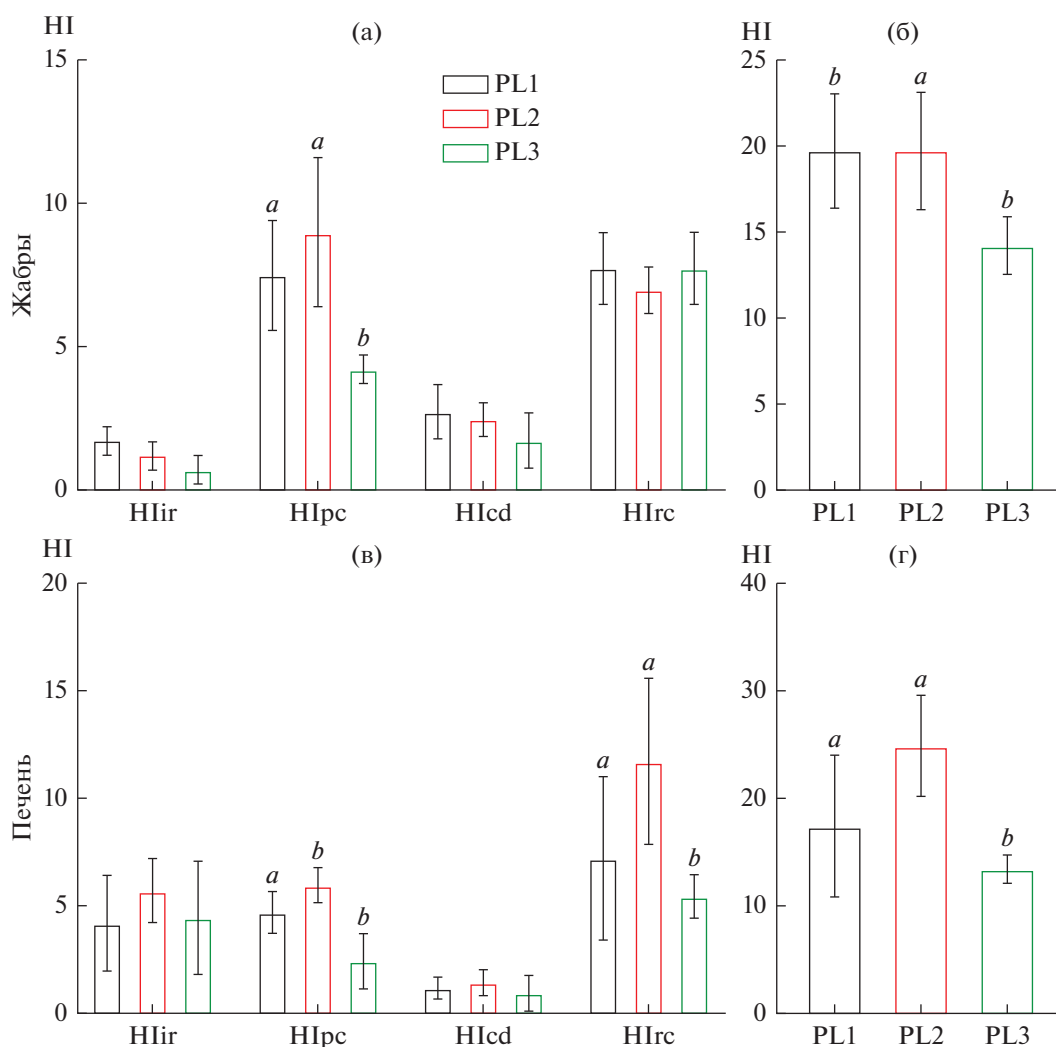


Рис. 6. Гистопатологический индекс (HI) жабр (а, б) и печени (в, г) *Coregonus peled* из различных исследуемых озер (б, г). Нарушение ткани (HI) классифицировали по четырем паттернам реакции: регрессивные (HIrc) и прогрессивные (HIrc) изменения; нарушения циркуляции (HIcd); воспалительные реакции (HIir).

жить интродукцию рыб, имеющих рыбохозяйственное значение, но не гарантирует успешность данных мероприятий. Только в одном из исследуемых озер присутствовал недавно интродуцированный вид — радужная форель (отдельные экземпляры).

Установлено, что в оз. Кеделью-Коль пелядь представлена различными возрастными и размерными группами, а в озерах Киделю и Малый Эгистукель встречались особи не старше одного года. Воспроизводство пеляди в данных водоемах возможно за счет единичных половозрелых особей или попадания из других водоемов в максимально половодные годы. Отсутствие взрослых особей и низкий темп роста, вероятно, обусловлен следующими факторами: возможное наличие заморов в зимний период времени в результате более высокой минерализации; недостаточная

кормовая база; конкуренция с другими видами рыбы (*Oncorhynchus mikiss* в оз. Кеделью-Коль и османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* в оз. Киделю). Для изолированных озер крайнего севера у сиговых также отмечено уменьшение темпов роста с возрастом (Шестаков, 2021; Матковский, 2022). Малое развитие кормовой базы в исследуемых горных озерах, вероятно, обусловлено низкими температурами и недостаточным количеством нутриентов в воде (Bezmaternykh et al., 2020; Yermolaeva, Fetter, 2020). Осман Потанина, преимущественно распространенный в верхних течениях р. Обь и ее притоках (Golubtsov et al., 1999), появился в исследуемых водоемах (оз. Киделю) в результате неконтролируемого зарыбления местным населением (Журавлев, Ломакин, 2013).

Клинический осмотр рыб показал нормальное состояние внутренних органов во всех исследуемых

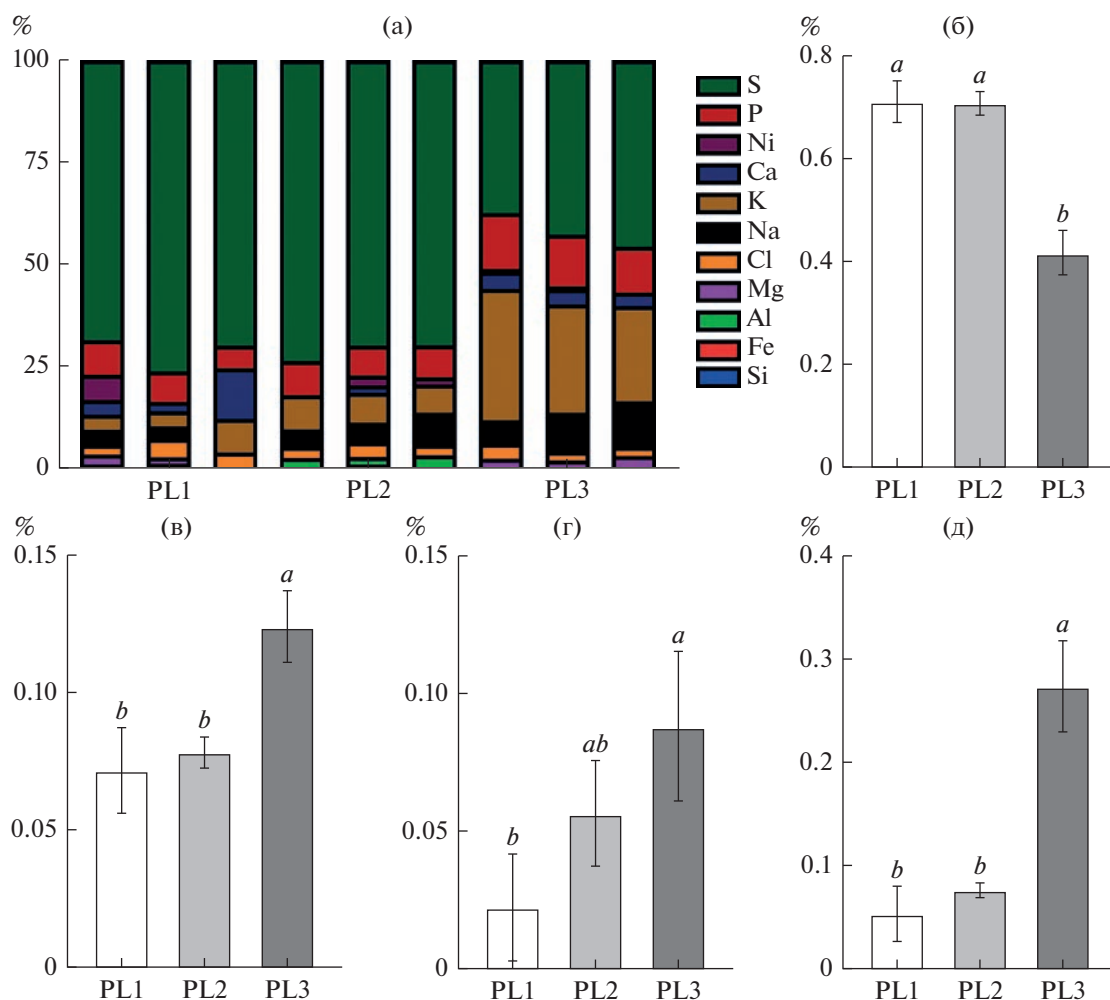


Рис. 7. Элементный состав хрусталика особей *Coregonus peled* из исследуемых озер: а — относительный вес элементов хрусталика (представлен в трех повторностях), б — относительный вес серы, в — фосфора, г — натрия, д — калия.

озерах. У рыб PL2 и PL3 обнаруживались единичные поражения жабр невидоспецифичными паразитами. При этом исследование органов и тканей рыб показало полное отсутствие патологий инфекционной природы в оз. Кеделю-Коль.

В жабрах патологические отклонения в основном выражались в прогрессивных изменениях. Гипертрофия базальных клеток и слияние вторичных ламелл, преимущественно отмечаемые в группах PL1, — часть адаптивной реакции органа (Serqueira, Fernandes, 2002). В других работах также продемонстрирован обратимый характер таких изменений жаберной ткани вследствие действия малых концентраций токсикантов или изменения абиотических условий среды (Koroleva, Kashulin, 2016). В свою очередь, при сильном повреждении жаберной ткани отмечено увеличение площади мукоидных клеток и угнетение секреторной активности хлоридных клеток, а также признаков воспаления (Reis et al., 2009; Fanta et al., 2003) как части защитного механизма. В данном исследовании

подобных морфологических изменений ни в одной из групп не обнаружено. Таким образом, на основании полученных данных можно предположить, что повреждения жабр носили локальный характер и оказывали минимальное влияние на респираторную функцию органа.

Одной из основных причин гипертрофии базального эпителия также могли быть паразитарные инвазии, часто распространенные в естественных водоемах и приводящие к прогрессивным изменениям и нарушениям циркуляции (Fu et al., 2017). Следует отметить, что для загрязненных водоемов частота воспалительных и морфологических (в т.ч. нарушение архитектуры хрящевой ткани) нарушений жабр в разы выше, чем в относительно чистых, где гистопатологические нарушения в основном ассоциированы с пролиферативными изменениями (Wood, Eom, 2021; Gashkina et al., 2022). Наименьшее количество изменений морфологии жабр обнаружено в оз. Ки-

делю (PL3), что, вероятнее всего, связано с возрастом рыб (1+).

Среди других морфологических отклонений следует отметить искривление и расширение дистальных концов вторичных ламелл у большей части исследуемых рыб, чаще всего связанные с механическими повреждениями или паразитарными патологиями.

В печени пеляди из исследуемых озер присутствовал ряд незначительных патологических отклонений. Среди всех исследуемых рыб наиболее часто встречались изменения регрессивного характера, в частности, пикноз и некроз отдельных гепатоцитов. Наличие отдельных очагов некроза в паренхиме печени не всегда связано с токсическим воздействием или нарушением в метаболизме организма, а также может быть вызвано с существенными изменениями в условиях существования (сезонные изменения, изменения кормовой базы, степень созревания). Наиболее часто некротические очаги отмечали в группах PL1 и PL2 (подтверждено расчетом гистопатологического индекса).

Наличие участков вакуолизации жировой природы может быть связано как с воздействием токсикантов (Marty et al., 2003; Wolf et al., 2015), так и с активным питанием рыб. Так, в сентябре (время контрольного вылова) у Salmonidae и других рыб происходит накопление жировых запасов в брюшной полости и в тканях печени (Wolf et al., 2013). Ограничение кормовой базы, вероятно, привело к тому, что характерное для этого сезона накопление липидов и гликогена в гепатоцитах печени встречалось не у всех особей пеляди.

В печени пеляди из озер Малый Эгистукель и Киделю обнаружены одиночные гепатоциты с некрозом. Данный тип патологических нарушений можно отнести к апоптозу, однако, согласно исследованию ряда авторов (Thoolen et al., 2010), данные нарушения не всегда могут быть отнесены к регулируемому процессу клеточной гибели. В связи с этим, в нашей работе данное явление охарактеризовано нейтральным термином — “некроз одиночной клетки”. Появление данных поражений в тканях печени может быть как следствием влияния внешних факторов (поллютантов), так и признаком процессов обновления печеночной ткани. В ряде работ (Agamy et al., 2012; Marigomez et al., 2006) отмечены подобные нарушения в печени, обычно обусловленные воздействием токсикантов либо неудовлетворительными условиями среды обитания.

Обнаруженные очаги эозинофилии клеток у пеляди из оз. Кеделю-Коль, по сообщениям ряда авторов (Mikaelian et al., 1998; Myers et al., 1998), могут быть признаками преднеопластических и неопластических изменений. Данные морфологические нарушения найдены у рыб из пресных и

морских вод (Costa et al., 2009) и могут быть ассоциированы с расширением и пролиферацией капилляров печени, а также ядерной аномалией гепатоцитов.

Измерение содержания элементного состава в хрусталиках пеляди коррелирует с качеством воды изученных водных объектов. Наибольшим изменениям подвержены уровни серы, фосфора и калия. Причем, в озерах Кеделю-Коль и Малый Эгистукель сера — наиболее распространенный элемент хрусталиков (кроме кислорода и углерода), в оз. Киделю уровень содержания серы падает, а уровень калия возрастает. Наиболее вероятная причина таких изменений — отличие гидрохимического состава воды исследуемых водоемов. При этом выявленные уровни тяжелых металлов и других небioгенных элементов неопасны для здоровья ихтиофауны во всех исследуемых водоемах. Исследования ряда авторов (Исаков, Селюков, 2010; Selyukov, 2012; Shuman et al., 2019) показали, что высокое содержание тяжелых металлов в воде может быть причиной серьезных гистопатологических изменений и нарушения репродуктивной функции пеляди.

В результате проведенных в сентябре 2021 г. полевых и лабораторных исследований следует отметить, что исследуемые водоемы — уникальные резервуары автохтонной ихтиофауны с низкой антропогенной нагрузкой. По мнению авторов, использование водоемов для рыбозаведения малоцелесообразно, но их значение для сохранения изолированных популяций представляет как научный, так и практический интерес. Существующие там рыбы могут служить для интродукции в другие водоемы, так как пелядь обладает важным рыбохозяйственным значением (Shuman et al., 2019), как и другие сиговые рыбы (Kahilainen et al., 2003; Hayden et al., 2013).

Выводы. Исследование ихтиофауны изолированных водоемов горного Алтая показало обедненность ее состава, а ключевыми представителями выступают пелядь и осман Потанина. Гидрологические показатели близкорасположенных водоемов могут отличаться, что, вероятно, оказывает влияние на кормовую базу и скорость роста пеляди как наиболее хорошо представленного вида. Наиболее благоприятные условия для роста пеляди в оз. Кеделю-Коль, где встречались все возрастные группы данного вида. В озерах Малый Эгистукель и Киделю условия существования пеляди менее благоприятны, так как для рыб из этих водоемов характерно отсутствие старших возрастных групп. Из этого следует, что, скорее всего, пелядь всех исследуемых водоемов относится к одной популяции, а зарыбление озер Малый Эгистукель и Киделю происходит за счет миграции рыбы в полноводные годы. Обнаруженные патологические отклонения в жабрах преимущественно носили прогрессивный

характер (гипертрофия базального эпителия и искривлении ламелл). В печени изменения выражены в регрессивных нарушениях — в очагах некроза и некрозе одиночных клеток. Морфометрические измерения и подсчет гистопатологического индекса позволил установить, что наибольшая встречаемость и распространенность патологий отмечены в оз. Малый Эгистукель, наименьшая — в оз. Киделю. Изучение элементного состава хрусталика показало, что состав его элементов коррелирует с гидрохимическими условиями среды. Содержание токсичных элементов в хрусталике носило следовой характер во всех исследуемых озерах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Коллектив авторов выражает большую благодарность коллективу ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“АлтайНИРО”), а в частности О.А. Черенкову и Д.Г. Елизарьеву, за помощь в организации экспедиционной работы, предоставление ихтиологического материала и данных гидрохимического анализа.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексин О.А. 1970. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеоздат.
- Вершинин В.К., Зимин А.Г., Коновалова О.С. 1981. Особенности биологии пеляди *Coregonus peled* (Gmelin), вселенной в озера Горного Алтая // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. С. 66.
- Вершинин В.К., Гундризер А.Н., Зимин А.Г. 1979. Биология муксуна и пеляди, интродуцированных в озера Горного Алтая // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул: Тез. докл. к конф. Алтайское кн. изд-во. С. 121.
- Голубцов А.С., Малков Н.П. 2007. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Гундризер А.Н. 1967. Состояние рыболовства и возможности рыбоводноакклиматизационных работ в Горном Алтае // Вопросы сельскохозяйственного рыболовства и гидробиологии Западной Сибири. Барнаул: Тез. докл. к конф. Алтайское кн. изд-во. С. 90.
- Журавлев В.Б., Ломакин С.Л. 2013. История акклиматизации и современный состав ихтиофауны сиговых рыб Каракудюрских озер Улаганского района Республики Алтай // Алтайский зоол. журн. № 7. С. 3.
- Исаков П.В., Селоков А.Г. 2010. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы. Тюмень: Тюмен. гос. ун-т. EDN TJQGVN.
- Конунова А.Н., Малков Н.П. 2010. Ихтиофауна водоемов Улаганского плато (Восточный Алтай) // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: Матер. Второй междунар. конф. 20–24 сентября. С. 52.
- Матковский А.К. 2022. Рост муксуна *Coregonus muksun* в различных условиях водности р. Обь // Биология внутр. вод. № 3. С. 278.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222030147>
- Попов П.А. 2013. О характере распределения рыб на территории Горного Алтая // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 2 (22). С. 141.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищ. пром-сть.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР.
- Семенова В.А. 1969. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 15. Вып. 1. Ч. 1. Л.: Гидрометеоздат.
- Справочник по гидрохимии. 1989. Л.: Гидрометеоздат.
- Шестаков А.В. 2021. Размерно-возрастная структура и рост сиговых рыб (Coregonidae) арктического оз. Иони (Восточная Чукотка) // Биология внутр. вод. № 2. С. 171.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221010125>
- Agamy E. 2012. Histopathological liver alterations in juvenile rabbit fish (*Siganus canaliculatus*) exposed to light Arabian crude oil, dispersed oil and dispersant // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 75. P. 171.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2011.09.010>
- Antunes A.M., Rocha T.L., Pires F.S. 2017. Gender-specific histopathological response in guppies *Poecilia reticulata* exposed to glyphosate or its metabolite aminomethylphosphonic acid // J. Appl. Toxicol. V. 37. № 9. P. 1098.
<https://doi.org/10.1002/jat.3461>
- Bernet D., Schmidt H., Meier W. 1999. Histopathology in fish: proposal for a protocol to assess aquatic pollution // J. Fish Dis. V. 22. № 1. P. 25.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.1999.00134.x>
- Bezmaternykh D.M., Vdovina O.N. 2020. Altitudinal zonality and natural zoning as factors of bottom invertebrate communities formation in lakes of Western Siberia and Russian Altai // Limnol. Freshw. Biol. P. 908.
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-908>
- Cerqueira C.C.C., Fernandes M.N. 2002. Gill tissue recovery after copper exposure and blood parameter responses in the tropical fish *Prochilodus scrofa* // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 52. № 2. P. 83.
- Costa P.M., Diniz M.S., Caeiro S. et al. 2009. Histological biomarkers in liver and gills of juvenile *Solea senegalensis* exposed to contaminated estuarine sediments: a weighted indices approach // Aquat. Toxicol. V. 92. №3. P. 202.
<https://doi.org/10.1006/eesa.2002.2164>
- Fanta E., Rios F.S.A., Romão S. et al. 2003. Histopathology of the fish *Corydoras paleatus* contaminated with sublethal levels of organophosphorus in water and food // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 54. № 2. P. 119.
[https://doi.org/10.1016/S0147-6513\(02\)00044-1](https://doi.org/10.1016/S0147-6513(02)00044-1)

- Fu D., Bridle A., Leef M. et al. 2017. Hepatic expression of metal-related genes and gill histology in sand flathead (*Platycephalus bassensis*) from a metal contaminated estuary // Mar. Environ. Res. V. 131. P. 80. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.09.014>
- Gashkina N.A., Moiseenko T. I., Shuman L.A. et al. 2022. Biological responses of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) to reduced toxic impact: Metal accumulation, haematological, immunological, and histopathological alterations // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 239. P. 113659. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.113659>
- Golubtsov A.S., Berendzen P.B., Annett C.A. 1999. Morphological variation and taxonomic status of the Altai osman *Oreoleuciscus* from the upper reaches of the Ob River system // J. Fish Biol. V. 54. P. 879. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb02039.x>
- Hayden B., Harrod C., Kahilainen K.K. 2013. The effects of winter ice cover on the trophic ecology of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in subarctic lakes // Ecol. Freshw. Fish. V. 22. № 2. P. 192. <https://doi.org/10.1111/eff.12014>
- Kahilainen K., Lehtonen H., Könönen K. 2003. Consequence of habitat segregation to growth rate of two sparsely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in a subarctic lake // Ecol. Freshw. Fish. V. 12. № 4. P. 275. <https://doi.org/10.1046/j.1600-0633.2003.00029.x>
- Konz I., Fernández B., Fernández M. L. et al. 2014. Quantitative bioimaging of trace elements in the human lens by LA-ICP-MS // Anal. and Bioanal. Chem. V. 406. № 9. P. 2343. <https://doi.org/10.1007/s00216-014-7617-y>
- Koroleva I.M., Kashulin N.A. 2016. Histopathological characteristics of coregonus fishes under the impact of metal industry // Contemp. Problems Ecol. V. 9. № 2. P. 210. <https://doi.org/10.1134/S1995425516020049>
- Marigomez I., Soto M., Cancio I. et al. 2006. Cell and tissue biomarkers in mussel, and histopathology in hake and anchovy from Bay of Biscay after the Prestige oil spill (Monitoring Campaign 2003) // Mar. Pollution Bulletin. V. 53. № 5–7. P. 287. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.09.026>
- Marty G.D., Hoffmann A., Okihira M.S. et al. 2003. Retrospective analysis: bile hydrocarbons and histopathology of demersal rockfish in Prince William Sound, Alaska, after the Exxon Valdez oil spill // Mar. Environ. Res. V. 56. № 5. P. 569. [https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(03\)00043-6](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(03)00043-6)
- Mikaelian I., de Lafontaine Y., Ménard C. et al. 1998. Neoplastic and nonneoplastic hepatic changes in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) from the St. Lawrence River, Quebec, Canada // Environ. Health Perspect. V. 106. № 4. P. 179. <https://doi.org/10.1289/ehp.98106179>
- Myers M.S., Johnson L.L., Hom T. et al. 1998. Toxicopathic hepatic lesions in subadult English sole (*Pleuronectes vetulus*) from Puget Sound, Washington, USA: relationships with other biomarkers of contaminant exposure // Mar. Environ. Res. T. 45. № 1. P. 47. [https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(97\)00021-4](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(97)00021-4)
- Phrompanya P., Panase P., Saenphet S. et al. 2021. Histopathology and oxidative stress responses of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* exposed to temperature shocks // Fish. Sci. V. 87. № 4. P. 491. <https://doi.org/10.1007/s12562-021-01511-y>
- Puzanov A.V., Bezmaternykh D.M., Kirillov V.V. et al. 2020. Ecosystem features and environmental problems of lake Teletskoye (Republic of Altai) // Limnol. Freshw. Biol. P. 624. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-624>
- Reis A.B., Sant'Ana D.D. M.G., Azevedo, J.F.D. et al. 2009. The influence of the aquatic environment in tanks sequentially interconnected with PVC pipes on the gill epithelium and lamellas of tilapia (*Oreochromis niloticus*) // Pesquisa Veterinaria Brasileira. V. 29. P. 303. <https://doi.org/10.1590/S0100-736X2009000400005>
- Sales C.F., Silva R.F., Amaral M.G. et al. 2017. Comparative histology in the liver and spleen of three species of freshwater teleost // Neotropical Ichthyol. V. 15. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160041>
- Selyukov A.G. 2012. Morphofunctional transformations in fishes of the middle and lower Ob'basin under increasing anthropogenic influence // J. Ichthyol. V. 52. № 8. P. 547. <https://doi.org/10.1134/S0032945212040108>
- Shuman L.A., Selyukov A.G., Nekrasov I.S. et al. 2019. Histopathology and changes of reproductive parameters in peled, *Coregonus peled*, from the Lower Ob Basin // Russ. J. Ecol. V. 50. № 4. P. 372. <https://doi.org/10.1134/S1067413619040143>
- Simakov I., Nikiforov-Nikishin A., Nikiforov-Nikishin D. et al. 2021. Amphibian and fish eye lens used as biomarker of remote and chronic environmental contamination // Ecologica Montenegrina. V. 45. P. 72. <https://doi.org/10.37828/em.2021.45.11>
- Sutorikhin I.A., Samoylova S.Y., Kolomeitsev A.A. et al. 2020. Hydrometeorological conditions and water regime of the lake Krasilovskoye (Altai krai) in 2013–2017 // Environmental Dynamics and Global Climate Change. V. 11. № 1. P. 49. <https://doi.org/10.17816/edgcc34019>
- Suvarna K.S., Layton C., Bancroft J.D. 2018. Bancroft's theory and practice of histological techniques E-Book. Amsterdam: Elsevier.
- Thoolen B., Maronpot R.R., Harada T. et al. 2010. Proliferative and nonproliferative lesions of the rat and mouse hepatobiliary system // Toxicol. Pathol. V. 38. № 7. Suppl. P. 5S. <https://doi.org/10.1177/0192623310386499>
- Van der Oost R., Beyer J., Vermeulen N.P.E. 2003. Fish bioaccumulation and biomarkers in environmental risk assessment: a review // Environ. Toxicol. Pharmacol. V. 13. № 2. P. 57. [https://doi.org/10.1016/S1382-6689\(02\)00126-6](https://doi.org/10.1016/S1382-6689(02)00126-6)
- Wolf J.C., Baumgartner W.A., Blazer V.S. et al. 2015. Nonlesions, misdiagnoses, missed diagnoses, and other interpretive challenges in fish histopathology studies: a guide for investigators, authors, reviewers, and readers // Toxicol. Pathol. V. 43. № 3. P. 297. <https://doi.org/10.1177/0192623314540229>
- Wolf J.C., Wolfe M.J. 2005. A brief overview of nonneoplastic hepatic toxicity in fish // Toxicol. Pathol. V. 33. № 1. P. 75. <https://doi.org/10.1080/01926230590890187>

- Wood C.M., Eom J. 2021. The osmorepiratory compromise in the fish gill // *Com. Biochem. Physiol. Part A*. V. 254. P. 110895.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2021.110895>
- Yermolaeva N.I., Fetter G.V. 2020. The modern state of zooplankton in Altai high mountain lakes // *Limnol. Freshw. Biol.* P. 760.
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-760>
- Young M.J., Larwood V., Clause J.K. et al. 2022. Eye lenses reveal ontogenetic trophic and habitat shifts in an imperiled fish, Clear Lake hitch (*Lavinia exilicauda chi*) // *Can. J. Fish and Aquat. Sci.* V. 79. № 1. P. 21.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0318>

Status of Local Populations of Isolated Mountain Lakes in the Altai by Histological Parameters and Elemental Composition of the Eye Lens of Peled Fish *Coregonus peled*

A. L. Nikiforov-Nikishin¹, D. L. Nikiforov-Nikishin¹, and N. I. Kochetkov¹, *

¹Faculty of Biotechnology and Fisheries, Moscow State University of Technologies and Management, Moscow, Russia

*e-mail: 9150699@mail.ru

This paper examines the state of the population of a native fish species in three lakes of the Altai Mountains. Analysis of the age and weight composition showed that in the studied water bodies in conditions of oligotrophic mountain lakes the pelad *Coregonus peled* Gmelin, 1788 population showed different growth dynamics. The age distribution of fish varied in different lakes, so in Lake Kedelu-Kol individuals of four age groups (1+ ...4+) were present, and in Lake Kidelu only yearlings were caught. Histological examination of the liver and gills of fish showed the absence of significant abnormalities, both of parasitic and toxicological nature. Calculation of the histopathological index showed that the prevalence and severity of pathological abnormalities were significantly lower ($p < 0.05$) in Lake Kidelu. The analysis of the elemental composition of peled lens confirmed the absence of a significant level of pollution in the studied water bodies and the high quality of the aquatic environment. The presence in some samples of trace amounts of heavy metals may be associated with the geomorphological features of the region involved in the formation of the hydrochemical composition of the water of the studied lakes. The data obtained in the study indicate that the peled populations in the isolated mountain lakes of the

Keywords: mountain lakes, histopathology, fish ecology, elemental composition of lens

УДК 639.22:639.2.09

РЕГИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ ЗАРАЖЕННОСТИ ЕВРОПЕЙСКОГО АНЧОУСА *Engraulis encrasicolus* НЕМАТОДОЙ *Hysterothylacium aduncum* В ЗИМНИЙ ПЕРИОД У БЕРЕГОВ КРЫМА И КАВКАЗА

© 2023 г. А. В. Завьялов^а, *, Ю. В. Самотой^а, Е. Н. Сибирцова^а

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

*e-mail: andrej-zavyalov@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.04.2022 г.

После доработки 24.11.2022 г.

Принята к публикации 06.12.2022 г.

Исследованы основные показатели зараженности европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L.) личинками нематод *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) в зимний период в двух районах Черного моря: у берегов Крыма и Кавказа. Выявлены региональные различия показателей интенсивности инвазии у двухлеток и трехлеток, экстенсивности инвазии у трехлеток, отсутствие существенных различий значений индекса обилия. Проанализированы основные факторы, определяющие региональные различия зараженности хамсы в исследованных районах.

Ключевые слова: хамса, нематода *Hysterothylacium aduncum*, жизненный цикл, рацион питания, инвазия, миграции, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965223040253, **EDN:** SGGMCH

ВВЕДЕНИЕ

На современном этапе проблема образования промысловых скоплений массовых пелагических и придонно-пелагических видов рыб в разных водах Черного моря не только не утратила своей актуальности, но и приобрела более глубокий практический смысл (Матковский, Красноперова, 2022).

Европейский анчоус *Engraulis encrasicolus* (L.) (хамса) — основной промысловый вид в Черноморском бассейне. Это теплолюбивый, короткоциклический пелагический вид, совершающий миграции с середины апреля к местам нереста (Северо-западный шельф и Азовское море) и в начале осени к местам зимовки (южный берег Крыма и побережье Кавказа) (Дехник, 1954; Данилевский, 1969; Зуев, 2014). Сложнейшую структуру популяции европейского анчоуса (географическую локализацию биологических группировок), миграции на далекие расстояния разных группировок в разные сезоны года изучали ранее с применением комплексных методов, в том числе и с использованием биологических индикаторов (Данилевский, 1969). В нашей работе также применен метод с использованием показателей зараженности европейского анчоуса паразитом-генералистом. К таковым относится анизакидная

нематода *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802). Это паразит с высокой экологической пластичностью и широкой специфичностью к хозяину, легко доступен для исследования (Гаевская, 2005).

Цель работы — выявить региональные различия степени зараженности европейского анчоуса *E. encrasicolus* (хамсы) личинками нематоды *H. aduncum* в районах зимовки у западного побережья Крыма и Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования хамсы проводили с конца декабря 2015 по начало марта 2016 гг. в двух районах Черного моря — у западного побережья Крыма в около м. Лукулл (Каламитский залив) и у побережья Кавказа (от г. Анапа до г. Геленджик) (рис. 1).

Для 300 экз. рыб проведен полный биологический (Правдин, 1966) и паразитологический анализ по методике Быховской-Павловской (1985). Возраст рыб определяли по отолитам (Чугунова, 1959). Выделены две доминирующие возрастные группы: 1+ (двухлетки) и 2+ (трехлетки). У доминирующих возрастных групп из разных районов Черного моря определены следующие показатели зараженности: ИИ, ЭИ, ИО. Личинок нематод идентифицировали по родовым и видовым признакам (Гаевская, 2005). Статистический анализ проводили с помощью программы Statistica 12. По-

Сокращения: ИИ — интенсивность инвазии, ИО — индекс обилия, ЭИ — экстенсивность инвазии.

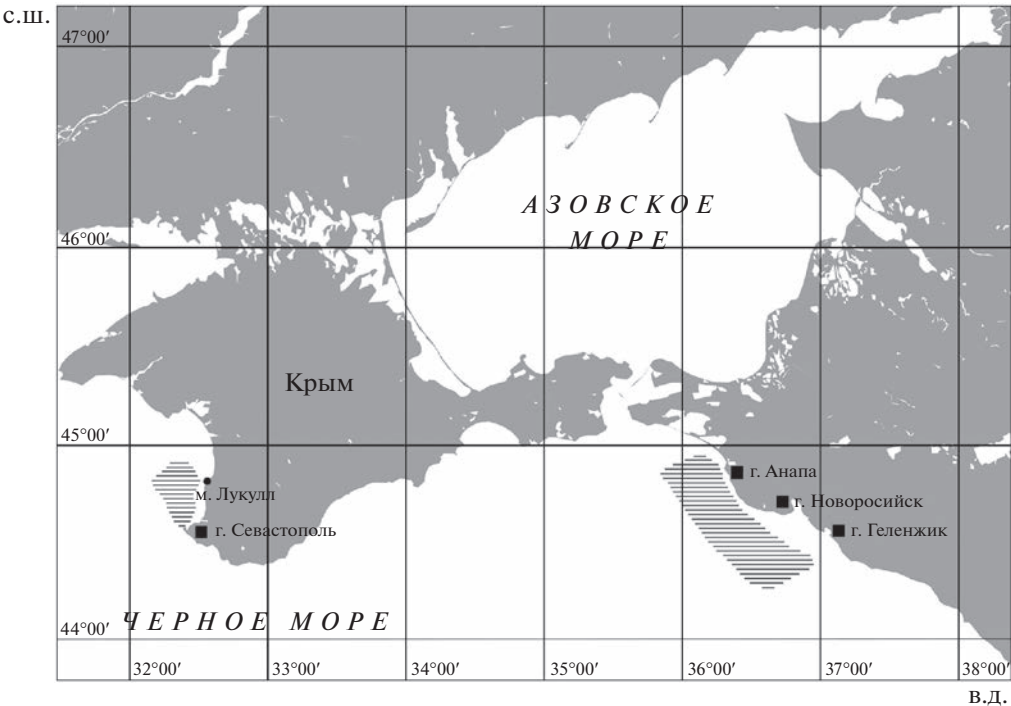


Рис. 1. Районы промысла (заштрихованы) европейского анчоуса *E. encrasicolus* в зимний период 2015–2016 гг.

скольку распределение во всех доминирующих группах отличалось от нормального (критерий Шапиро–Уилка W был от 0.16 до 0.55, $p < 0.00001$), для статистического анализа данных применяли непараметрический критерий Калмагорова–Смирнова. Соответственно рассчитана стандартная ошибка ИО для каждой из доминирующих возрастных групп.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Различия ИО (табл. 1, рис. 2) двухлеток (1+) из разных районов Черного моря статистически недостоверны (критерий Колмогорова–Смирнова, $p > 0.1$ для 22 экз. у юго-западного побережья Крыма и 54 экз. у черноморского побережья Кавказа). Однако различия ИО у трехлеток хамсы статистически значимы (критерий Колмогоро-

ва–Смирнова, $p < 0.05$ для 106 экз. из акватории у юго-западного побережья Крыма и 86 экз. черноморского побережья Кавказа). Также различия выявлены при анализе значений ИИ (табл. 1, рис. 2). Двухлетки хамсы у берегов Крыма заражены личинками *H. aduncum* в большей степени, чем у берегов Кавказа. Напротив, трехлетки у берегов Кавказа более заражены, чем трехлетки у берегов Крыма. При анализе ЭИ (табл. 1, рис. 3) различия зараженности у двухлеток не выявлены, а зараженность трехлеток у берегов Крыма в 2.5 раза превышала таковую у берегов Кавказа.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прежде всего, при анализе зараженности хамсы следует остановиться на особенностях жизненного цикла нематоды *H. aduncum*. Первым

Таблица 1. Зараженность двухлеток (1+) и трехлеток (2+) европейского анчоуса *E. encrasicolus* личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* у берегов Крыма и Кавказа в зимний период

Показатель	Юго-западное побережье Крыма		Черноморское побережье Кавказа	
	1+ ($n = 22$)	2+ ($n = 106$)	1+ ($n = 54$)	2+ ($n = 86$)
ИО, экз./особь	0.77 ± 0.40	$3.80 \pm 0.77^*$	0.59 ± 0.21	$1.34 \pm 0.85^*$
ИИ, экз./особь	1–12	1–44	1–8	1–71
ЭИ, %	26.47	43.40	20.37	16.28

Примечание. n – количество особей в возрастной группе, * – различия достоверны (критерий Колмагорова–Смирнова, $p < 0.05$).

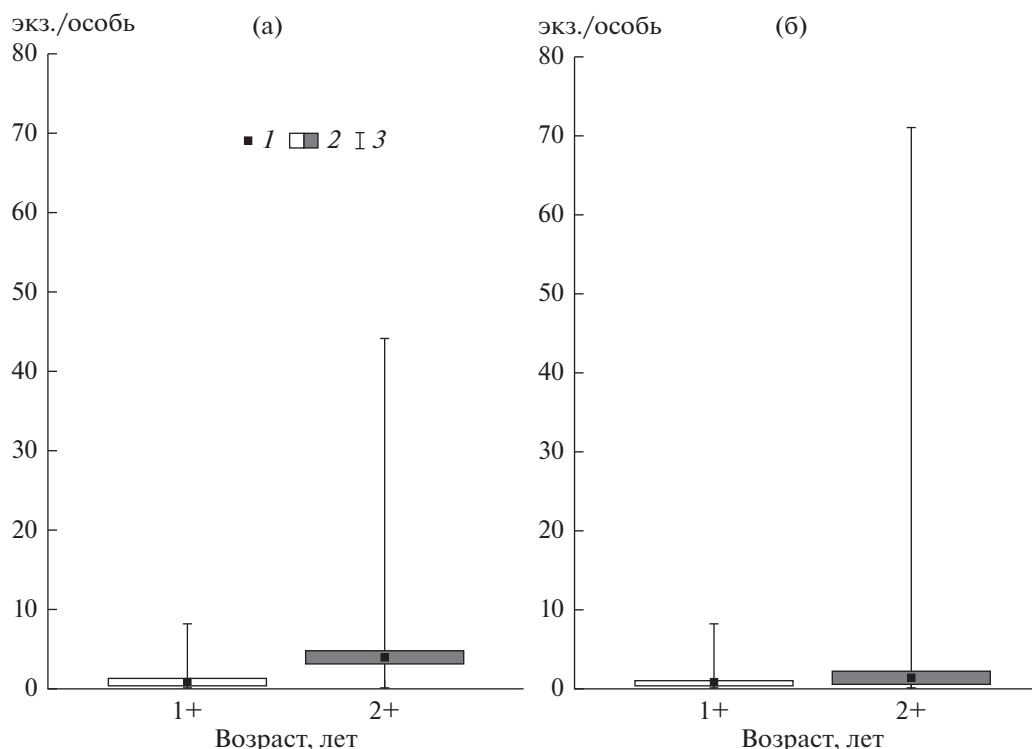


Рис. 2. Зараженность европейского анчоуса *E. encrasicolus* личинками нематод *Hysterothylacium aduncum* у юго-западного побережья Крыма (а) и черноморского побережья Кавказа (б) в зимний период. 1 – ИО, 2 – ИО стандартная ошибка, 3 – ИИ (min–max).

промежуточным хозяином этого гельминта служат копеподы (кормовой зоопланктон). Получить достоверные данные о зараженности копепод на современном этапе пока технически невозможно, поскольку развитие личинки в яйце во внешней среде (морской воде как среде первого порядка) – 3 сут и в организме копеподы происходит очень быстро (4–6 сут) (Завьялов, 2006, 2007). В копеподе яйцо может попасть с уже развитой личинкой – третьей стадии в чехлике второй стадии. Вышедшая из оболочки яйца личинка развивается в личинку третьей стадии. После этого копепода обездвиживается и гибнет, попадая в организм планктофага (Гаевская, 2005; Завьялов, 2007). Особенности прохождения первой стадии жизненного цикла паразита представлены в результатах многочисленных лабораторных экспериментов по искусственному заражению копепод яйцами *H. aduncum* (Yoshinaga et al., 1987; Koie, 1993; Iglesias et al., 2002; Adroher et al., 2004). Пик интенсивной передачи инвазии от ихтиофагов зоопланктону в Черном море приходится на весенний период (конец февраля–конец мая). Это совпадает с интенсивным репродуктивным периодом холодолюбивых копепод из родов *Calanus* и *Pseudocalanus* (Завьялов, 2016), а также эвритермных видов зоопланктона (Темных, 2018). Вопрос об интенсивности и качестве передачи инва-

зионного начала от кормового зоопланктона по трофической цепи второму дополнительному промежуточному хозяину (планктофагу хамсе) остается открытым как в нерестовый сезон летом, так и в условиях зимовки, когда из его рациона почти полностью исчезают теплолюбивые виды копепод рода *Acartia* (Загородняя, 2003; Темных, 2018). Однако данные по вертикальному распределению зоопланктона в разные сезоны года в сочетании с таковыми об особенностях миграции хамсы в Черном море позволяют только подойти к решению этого вопроса (Темных, 2018). Данные о зараженности хамсы в Азовском море в летне-осенний период, классификация, описывающая этапы деградации личинок нематоды в организме планктофага, позволяют подойти к решению одного из проблематичных вопросов нематодологии – сроки жизни личинок нематоды в полости тела планктофага (Мосеян, 2021). Исходя из этой классификации, личинка после своего внедрения в организм планктофага и до первого этапа деградации (таковых – три), живет в полости тела рыбы, по нашим предположениям, до полугода. Далее следует передача инвазии (личинки третьей–четвертой стадий) по трофической цепи ихтиофагу (сельди, калкану, катрану, пеламиде и др.) (Гаевская, 2005), в организме которого личинки разви-

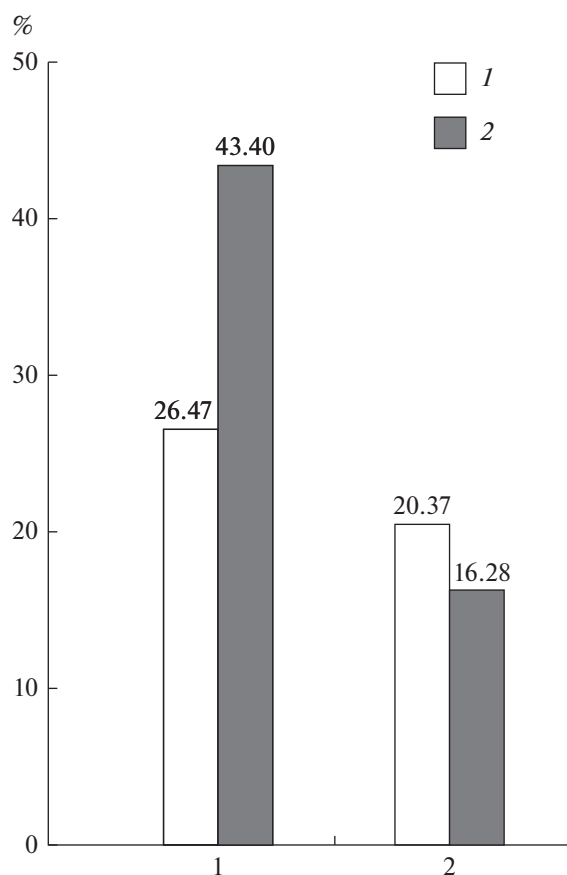


Рис. 3. ЭИ (% зараженных особей) у юго-западного побережья Крыма (1) и черноморского побережья Кавказа (2) в зимний период. 1 – возраст особей 1+, 2 – возраст 2+.

ваются до половозрелой формы. На этом цикл завершается.

Следует отметить, что в Азовском море зараженность хамсы *H. aduncum* в летний период и осенью значительно ниже, чем в Черном (Мосян, 2021). В связи с этим следует остановиться на таком важнейшем аспекте, как соленость и температура – региональные термохалинные поля в Черном море. Известно, что хамса из районов с высокой соленостью заражена больше, чем таковая из районов с меньшей соленостью (Мосян, 2021). У берегов Кавказа соленость достигает 13–15‰ (Дехник, 1954), у западного побережья Крыма 18‰ (Альтман, 1987). При этом температура воды в зимний период у берегов Кавказа выше на один градус, чем у западного побережья Крыма (Альтман, 1987).

За основу анализа особенностей зараженности хамсы в разных районах Черного моря, нами использованы данные о миграции рыбы как теплолюбивого вида, который нерестится летом. Хамса в конце лета начинает миграцию из Азовского моря (через Керченский пролив) к местам зимов-

ки, но особенностью (направлением) этих миграций является абиотический фактор, меняющийся из года в год, а именно ветра вдоль северных берегов Черного моря (Коснырев, 1996; Иванов, 2006). Если в осенний период преобладают западные ветра, то хамса мигрирует к берегам Кавказа, если восточные – к западному побережью Крыма и далее в район северо-западного шельфа. При этом не вся хамса возвращается весной в Азовское море на нерест. Часть популяции остается нереститься и у южного берега Крыма, и у берегов Кавказа (Дехник, 1954; Данилевский, 1969). Происходит пересечение путей миграций азовского и северо-западного стад в местах зимовки у берегов Крыма, а также азовского и восточного стад к местам зимовки у берегов Кавказа (Данилевский, 1969). Это приводит к смешению особей хамсы из разных географических группировок, и, как следствие, к возникновению районных различий в зараженности рыбы *H. aduncum*. Также следует учитывать, что и черноморская хамса заходит через Керченский пролив весной в Азовское море, о чем свидетельствуют результаты лампартных и траловых съемок во время экспедиционных работ сотрудниками Азово-Черноморского филиала “Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии” (АЗНИИРХ) летом и осенью 2019 г. Азовская хамса отличается от черноморской размером, цветом и плотностью мышечной ткани. Однако, велика вероятность, что черноморская хамса, попав в Азовское море с соленостью, отличающейся от черноморской воды (13.1–13.8‰) (Мосян, 2021), переходит на другой рацион питания и через несколько месяцев превращается в азовскую. При этом в течение полугода резко снижается зараженность рыбы. Предположительно, аналогичный процесс происходит и с азовской хамсой, зимующей у берегов Крыма и Кавказа.

В зимний период хамса ведет малоподвижный образ жизни и мало питается, используя запасы жира, приобретенные в нагульный период. Это происходит и у берегов Кавказа, и у берегов Крыма. Тем не менее, даже при низкой интенсивности питания в зимний период хамса приобретает паразитов, в частности личинок *H. aduncum*. Показатели зараженности у берегов Крыма отличаются от таковых у берегов Кавказа. На наш взгляд, причина таких различий кроется в географических особенностях видового разнообразия кормового зоопланктона, выполняющего функцию первого промежуточного хозяина в жизненном цикле нематоды на стартовом этапе. При этом, если данных о питании хамсы и видовом разнообразии кормового зоопланктона у берегов Крыма достаточно (Современное..., 2003), то таковые о питании хамсы у берегов Кавказа очень скудные и не позволяют провести достоверный сравнительный анализ. По этой причине утвер-

ждение, что на различия в зараженности хамсы из разных районов Черного моря (у Крыма и Кавказа) влияет географическая особенность рациона питания, пока остается только предположением, требующим дальнейшего исследования.

Таким образом, были выделены три основных фактора, обуславливающие региональные различия зараженности хамсы: 1) показатели зараженности хамсы из разных группировок в Черном море зависят от сезона календарного года и соответствуют этапам жизненного цикла (преднерестовые миграции, период нереста, постнерестовые миграции, миграции к местам зимовки); 2) в разных районах Черного моря рацион питания хамсы отличается по видовому составу кормового зоопланктона, что определяет интенсивность и качество передачи инвазионного начала от первого промежуточного хозяина паразита ко второму промежуточному—дополнительному (планктофагу); 3) абиотический фактор — сезонные направления движения воздушных масс, в значительной степени влияющих не только на формирование термохалинных полей у северных черноморских берегов, но и определяющих направление миграции хамсы к местам зимовки.

Выводы. Выявлены различия показателей интенсивности инвазии: двухлетки у берегов Крыма более заражены, чем у берегов Кавказа, трехлетки у берегов Кавказа более заражены, чем таковые у берегов Крыма. Не зафиксировано различий значений ЭИ у двухлеток в исследованных районах, однако ЭИ у трехлеток у берегов Крыма в 2.5 раза превышает таковую трехлеток у берегов Кавказа. Существенные различия значений ИО выявлены у старшей возрастной группы. Так, трехлетки из акватории у берегов Крыма в 2.5 раза больше заражены, чем трехлетки у берегов Кавказа. Региональные различия зараженности хамсы из исследованных районов зависят от периода отбора проб и направления движения воздушных масс, обуславливающие пути миграции хамсы к местам зимовки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам и членам экипажей судов Южной рыболовеческой компании под руководством Ю.П. Линник и П.Ю. Линник за предоставленный материал для исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках Научно-исследовательских работ (номера гос. регистрации 121030100028-0, 121041400077-1, 121040600178-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альтман Э.Н., Гертман И.Ф., Голубева З.А. 1987. Климатические поля солености и температуры воды Черного моря // Государственный комитет СССР по гидрометеорологии и контролю природной среды. Севастополь: Гос. океанограф. ин-т.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб: руководство по изучению. Л.: Зоол. ин-т АН СССР.
- Гаевская А.В. 2005. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Данилевский Н.Н., Камбуров Т.Г. 1969. К изучению распределения анчоусов азово-черноморского бассейна при помощи овоцито-паразитологического метода // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 6 (59). С. 1118.
- Дехник Т.В. 1954. Размножение хамсы и кефали в Черном море // Тр. ВНИРО. Т. 28. С. 34.
- Завьялов А.В. 2006. Особенности развития *in vitro* яиц черноморской нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) // Проблемы биологической океанографии XXI века: Тез. междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию Института биологии южных морей (19–21 сентября 2006 г.). Севастополь. С. 145.
- Завьялов А.В. 2007. Особенности размножения и развития черноморской нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) // Заповедники Крыма-2007: Матер. 4-й междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 10-летию проведения междунар. семинара “Оценка потребностей сохранения биоразнообразия Крыма” (Гурзуф, 1997) (Симферополь, Крым, 2 ноября 2007 г.). Ч. 2: Зоология. Симферополь. С. 53.
- Завьялов А.В. 2016. Структурно-функциональная организация паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) на ценоотическом уровне в условиях морских биоценозов крымского побережья // Экологические и эволюционные механизмы структурно-функционального гомеостаза живых систем: Матер. XIV междунар. науч.-практ. экологической конф. 4–8 октября 2016 г., Белгород: ИД “Белгород” НИУ “БелГУ”. С. 58.
- Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К. 2003. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Гл. 2. Севастополь: Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. С. 49.
- Зуев Г.В. 2014. Внутривидовая дифференциация и распространение европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L.) (Engraulidae: Pisces) в Черном и Азовском морях // Морской экол. журн. Т. 13. № 3. С. 19.
- Иванов В.А. 2006. Гидрологический и гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменение под действием климатических и антропогенных факторов. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Коснырев В.К., Михайлова Э.Н., Станичный С.В. 1996. Апвеллинг в Черном море по результатам численных экспериментов и спутниковым данным // Морской гидрофиз. журн. № 5. С. 23.
- Матковский А.К., Красноперова Т.А. Рост муксуна *Coregonus muksun* в различных условиях водности

- Объ // Биология внутр. вод. 2022. № 3. С. 278.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222030147>
- Мосеян Г.В., Дудкин С.И., Стрижакова Т.В. 2021. Оценка зараженности хамсы *Engraulis encrasicolus* нематодой *Hysterothylacium aduncum* // Рыбн. хоз-во. № 6. С. 25.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма: (черноморский сектор): 2003 // НаН Украины. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Темных А.В. 2018. Видовая хорологическая структура мезопланктона Северной части Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР.
- Adroher E.J., Malagon D., Valero A. et al. 2004. In vitro development of the fish parasite *Hysterothylacium aduncum* from the third larval stage recovered from a host to the third larval stage hatched from the egg // Dis. Aquat. Organ. V. 58 (1). P. 41.
- Iglesias R., Valero A., Galvez L. et al. 2002. In vitro cultivation of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) from 3-stage larvae to egg-laying adults // Parasitology. V. 125 (5). P. 467.
- Køie M. 1993. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda: Ascaridoides, Anisakidae) // Can. J. Zool. V. 71 (7). P. 1289.
- Yoshinaga T., Ogawa K., Wakabayashi H. 1987. Experimental life cycle of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in fresh water // Fish Pathol. V. 22 (4). P. 243.

Regional Differences in the Infection of the European Anchovy *Engraulis encrasicolus* with the Nematode *Hysterothylacium aduncum* in the Winter Period of the Crimea and the Caucasus Coasts

A. V. Zavyalov¹, *, Ju. V. Samotoi¹, and E. N. Sibirtsova¹

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

*e-mail: andrej-zavyalov@yandex.ru

The main indicators of infestation of European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) with larvae of the nematode *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) in winter were studied in two areas of the Black Sea: off the coast of Crimea and the Caucasus. Regional differences in the indicators of invasion intensity and abundance index in two-year-old and three-year-olds were revealed. When analyzing the values of the extensiveness of invasion, no significant differences were found. Three main factors that determine regional differences in anchovy infestation in the studied areas are analyzed.

Keywords: anchovy, *Hysterothylacium aduncum*, life cycle, diet, invasion, migration, Black Sea

СОДЕРЖАНИЕ НАТРИЯ, КАЛИЯ, КАЛЬЦИЯ, МАГНИЯ В ОРГАНИЗМЕ ЛИЧИНОК ВИДОВ ДВОЙНИКОВ *Chironomus balatonicus* И *Chironomus plumosus* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОЛЕНОСТИ СРЕДЫ¹

© 2023 г. В. И. Мартемьянов^{a, *}, М. Ф. Маркиянова^b

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

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

*e-mail: martem@ibiw.ru

Поступила в редакцию 05.04.2022 г.

После доработки 23.03.2023 г.

Принята к публикации 29.03.2023 г.

Толерантные диапазоны солености достигают 0.008–6 и 0.09–9.3 г/л для личинок *Chironomus plumosus* L., 1758 и *Ch. balatonicus* Devai, Wülker et Scholl, 1983 соответственно. В толерантном диапазоне солености уровень натрия, калия, кальция, магния в организме *Ch. balatonicus* находился в пределах 33.9–77.1, 7.7–13.7, 11.9–37.6, 54.7–110.6 ммоль/кг сырой массы соответственно. У личинок III стадии развития *Ch. plumosus* концентрация натрия, калия, кальция, магния была в пределах 62.7–80.8, 10.6–18, 6.7–12, 2.9–6 ммоль/кг сырой массы, у личинок IV возраста – 49.6–62.3, 9.7–14.8, 42.5–62.2, 47.9–83.4 соответственно. В нормальном интервале солености 0.8–5.3 г/л концентрация натрия в организме *Ch. balatonicus* поддерживалась на постоянном уровне, в критически низкой зоне 0.8–0.09 г/л – снижалась, в критически высокой 5.3–9.3 г/л – повышалась. В критически низкой и высокой зоне солености способность организма к выживанию снижается. Содержание натрия в организме пресноводных гидробионтов служит надежным критерием для оценки нормальных, критически низких и высоких зон солености.

Ключевые слова: *Chironomus balatonicus*, *Chironomus plumosus*, толерантный диапазон, нормальная, критически низкая и критически высокая зоны солености, натрий, калий, кальций, магний

DOI: 10.31857/S0320965223040150, EDN: SASWTP

Content of Sodium, Potassium, Calcium, Magnesium in Organism of Larva of Sibling Species *Chironomus balatonicus* and *Chironomus plumosus* in Dependence on Salinity¹

V. I. Martemyanov^{a, *} and M. F. Markiyanova^b

^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

^bShirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: martem@ibiw.ru

The tolerant salinity ranges are 0.008–6 and 0.09–9.3 g/L, respectively, for *Ch. plumosus* L., 1758 and *Ch. balatonicus* Devai, Wülker et Scholl, 1983. In the tolerant range of salinity, the level of sodium, potassium, calcium, magnesium in the body of *Ch. balatonicus* was regulated within 33.9–77.1, 7.7–13.7, 11.9–37.6, 54.7–110.6 mmol/kg wet weight, respectively. The concentration of sodium, potassium, calcium, magnesium in the body of *Ch. plumosus* was maintained within of 62.7–80.8, 10.6–18, 6.7–12, 2.9–6 mmol/kg wet

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

weight in stage III larvae and 49.6–62.3, 9.7–14.8, 42.5–62.2, 47.9–83.4 mmol/kg wet weight in individuals of IV age. In the optimal salinity range of 0.8–5.3 g/L, the sodium concentration in the body of *Ch. balatonicus* was maintained at a constant level, decreased in the critically low zone of 0.8–0.09 g/L, and increased in the critically high zone of 5.3–9.3 g/L. In the critically low and high salinity zone, the organism's ability to survive is reduced. The content of sodium in the body of freshwater aquatic organisms serves as a reliable criterion for assessing the optimal, critically low and high salinity zones.

Keywords: *Chironomus plumosus*, *Chironomus balatonicus*, tolerant range, optimal, critically low and critically high salinity zone, sodium, potassium, calcium, magnesium

СЛУЧАИ СПОНТАННОГО РОСТА КОНЦЕНТРАЦИИ МЕТГЕМОГЛОБИНА В КРОВИ КОСТИСТЫХ РЫБ НА ПРОТЯЖЕНИИ ГОДОВОГО ЦИКЛА

© 2023 г. А. А. Солдатов*

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

*e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.01.2023 г.

После доработки 26.02.2023 г.

Принята к публикации 10.03.2023 г.

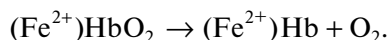
Изучена динамика содержания числа эритроцитов и концентрации метгемоглобина в крови теплолюбивой кефали-сингиля (*Chelon auratus* Risso, 1810) и холодолюбивой камбалы-глоссы (*Platichthys flesus* L., 1758) на протяжении годового цикла. О степени зрелости циркулирующей эритроцитарной массы судили на основе построения кислотных эритрограмм. Между числом эритроцитов и концентрацией метгемоглобина в крови обоих видов обнаружена выраженная отрицательная связь ($r = -0.681$; -0.778). Показано, что наиболее молодая генерация клеток красной крови появляется в периферической русле у обоих видов в постнерестовый период (1.5–2.0 мес), что отражает активную продукцию эритроцитов гемопоэтической тканью. В остальное время происходит постепенное старение циркулирующей эритроцитарной массы. Это приводит к уменьшению числа эритроцитов в крови и сопровождается ростом концентрации метгемоглобина. Последнее, по-видимому, определяет выработку эритропоэтинов в почках и активирует процессы эритропоэза в гемопоэтической ткани (преднерестовый период).

Ключевые слова: метгемоглобин, эритроциты, кислотные эритрограммы, годового цикл, кефаль-сингиль, камбала-глосса

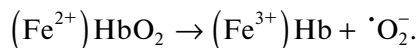
DOI: 10.31857/S032096522304023X, **EDN:** SFWXVX

ВВЕДЕНИЕ

В норме процесс деоксигенации молекулы оксигемоглобина сопровождается диссоциацией комплекса HbO_2 с отрывом кислорода (Schechter, 2008). Железо при этом сохраняется в двухвалентном ферро-состоянии:



Однако в некоторых случаях деоксигенация приводит к образованию супероксиданионрадикала ($\cdot\text{O}_2^-$) и окислению железа — гем переходит в ферри-состояние (Schechter, 2008):



Гемоглобин, имеющий гем с Fe^{3+} , не способен к ассоциации с кислородом и получил название метгемоглобина. Он восстанавливается при участии НАДН₂-диафоразы и цитохрома b_5 (Percy, Lappin, 2008). В этом также принимают участие и ряд восстановителей: глутатион (GSH), аскорбиновая кислота, токоферол (Krishna, Venkataramana, 2007). Если эффективность этого процесса понижается,

наблюдается повышение концентрации метгемоглобина.

Ядерные эритроциты рыб имеют тот же, что и эритроциты высших позвоночных, антиоксидантный комплекс (Zikic et al., 1991; Schoore et al., 1995; Woo et al., 2006). В них выявлена НАДН-диафораза (Schoore et al., 1995; Saleh, McConkey, 2012). Активность некоторых ферментов (пероксидазы, супероксиддисмутазы) и концентрация восстановителей (GSH) превышает таковую у человека (Wdzieczak et al., 1982; Woo et al., 2006).

Процесс перехода гемоглобина в мет-состояние может быть индуцирован рядом агентов: нитритом, нитратами, анилином, нитробензолом и рядом других соединений (Schoore et al., 1995; Tilak et al., 2007). Однако особый интерес представляет спонтанное естественное окисление пигмента в момент его дезоксигенации и причины его определяющие (Affonso et al., 2002; Chen et al., 2017; Soldatov et al., 2020; Солдатов, 2021). Респираторные пигменты рыб отличаются низкой устойчивостью к окислению в сравнении с высшими позвоночными (Sajiki et al., 1991; Powell, Perry, 1997; Maestre et al., 2009; Blair et al., 2020).

Они могут периодически переходить в ферри-форму без видимых признаков токсической метгемоглобинемии. Сравнительно высокая концентрация MtHb была выявлена у *Gadus morhua* – 27% (Graham, Fletcher, 1986). У серебряного карася гемоглобин почти на 100% переходил в ферри-форму (Andreeva, Ryabtseva, 2011).

Некоторые авторы отмечают закономерные изменения концентрации метгемоглобина в крови рыб в течение годового цикла (Graham, Fletcher, 1986; Soldatov, Maslova, 1989). Уровень окисленного пигмента при этом может достигать 15%. Анализ причин роста уровня ферри-формы в крови рыб на протяжении года показал, что он может быть обусловлен особенностью течения эритропоэтических процессов в кроветворной ткани. Отмечено, что наиболее активная пролиферация и дифференцировка эритроидных элементов происходит в постнерестовый период и продолжается в течение 2–3 мес (Солдатов, 2005; Maslova et al., 1988; Andreeva et al., 2017). В остальное время кроветворная ткань выключена из активного функционирования. Это должно приводить к постепенному старению циркулирующей эритроцитарной массы, снижению активности НАДН-диафоразы и росту концентрации MtHb в крови.

О нерегулярности эритропоэтических процессов в гемопоэтической ткани свидетельствует и продолжительность жизни клеток красной крови рыб, определенная при помощи ^3H -тимидина и флуоресцентных зондов (Золотова, 1987; Fischer et al., 1998). Она достигает 270–310 сут. Это означает, что генерация клеток красной крови в кроветворной ткани у рыб происходит непостоянно, а осуществляется разово в течение ограниченного промежутка времени. По-видимому, она приурочена к нерестовому периоду, когда происходит значительное перераспределение пластических ресурсов в организме (Сорвачев, 1982). Проверке данного положения и посвящена настоящая работа. В ней намеренно взяты виды костистых рыб, нерест которых приурочен к различным периодам годового цикла.

Цель настоящего исследования – оценить возраст циркулирующей эритроцитарной массы и соотнести его с числом эритроцитов и концентрацией MtHb в крови у тепло- и холодолюбивых рыб на протяжении годового цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена на двух видах костистых рыб: теплолюбивой кефали-сингиль (*Chelon auratus* Risso, 1810) и холодолюбивой камбале-глоссе (*Platichthys flesus* L., 1758), нерест которых происходит в августе–сентябре и феврале–марте соответственно. Рыбу отлавливали на протяжении года в районе

Керченского пролива (Крым) и бухте Казачья (г. Севастополь, Крым). Использовали взрослых особей сингиль (183–275 г, 21–28 см) и глосса (67–133 г, 17–27 см).

Рыбу перевозили в аквариальную в пластиковых баках с воздушной аэрацией емкостью 100 л. При транспортировке материала на значительные расстояния использовали полиэтиленовые мешки, атмосферу в которых заполняли кислородом. После транспортировки животных рассаживали в аквариумы и бассейны объемом 200–1500 л (с естественным протоком и освещением) и выдерживали в данных условиях в течение 5–7 сут для снятия состояния манипуляционного стресса. В течение этого времени особей кормили фаршем из малоценных видов рыб. Суточный пищевой рацион достигал 6–7% массы тела. В работе использовали активно питающихся подвижных особей.

За 60–70 мин до отбора проб рыб наркотизировали. В качестве анестезирующего препарата применяли уретан. Его растворяли в воде аквариума, где находились особи. Величины эффективных доз препарата были определены ранее (Soldatov, 2005). Кровь получали пункцией хвостовой артерии. В качестве антикоагулянта использовали гепарин (Рихтер, Венгрия).

Концентрацию метгемоглобина в крови определяли по методу Н. Evelyn, Н. Malloy в модификации М.С. Кушаковского (вместо KCN использовали ацетонциангидрин) (Кушаковский, 1970). Число эритроцитов в крови подсчитывали в камере Горяева (Стенко, 1975). Кислотные эритрограммы строили в соответствии с методом Гительсона, Терскова в модификации Воробьева (Стенко, 1975).

При проведении сравнительного анализа применен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) PAST v. 4.09 software (Hammer, Harper, 2006). Графически цифровой материал обработан с использованием стандартного пакета Grapher (версия 11). Результаты представлены как $M \pm m$. В ряде случаев применяли ранжирование выборочных совокупностей с учетом функционального состояния организма рыб. Минимальный уровень значимости был $p < 0.05$. В работе использованы 25 особей камбалы и 31 особь кефали.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Кефаль-сингиль. Получены полигоны распределения значений концентрации MtHb (рис. 1а) и числа эритроцитов (рис. 1б) в течение годового цикла. Зависимости хорошо описываются уравнениями параболической функции. Максимальные концентрации MtHb отмечали в летние месяцы – июне и июле (10–16%), минимальные – в январе, феврале (2–6%). Картина, по числу эрит-

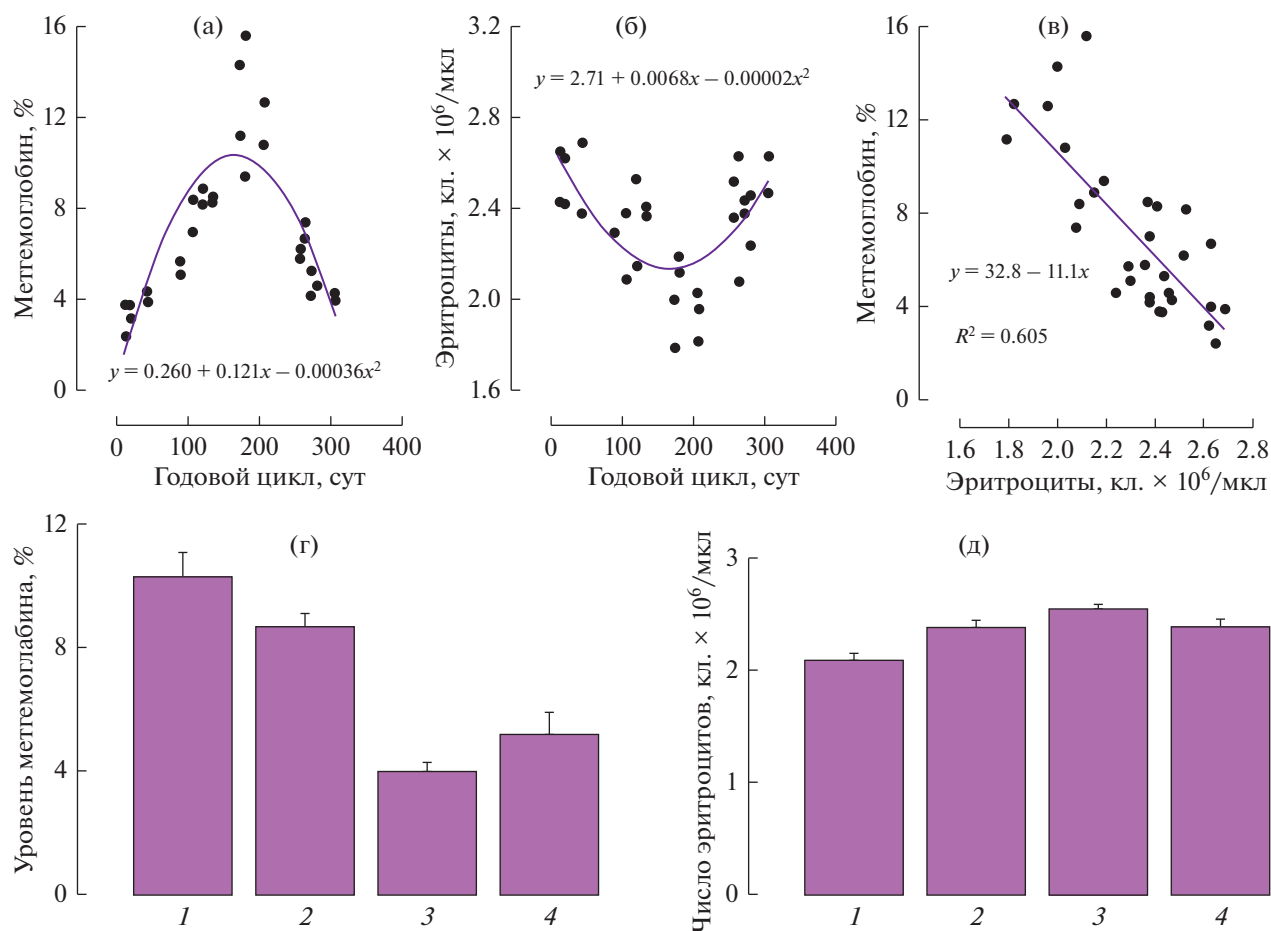


Рис. 1. Изменение уровня метгемоглобина (а) и числа эритроцитов (б) в крови кефали-сингиля на протяжении годового цикла, взаимосвязь этих показателей (в) и их ранжированные выборочные совокупности с учетом функционального состояния рыб (г, д). Здесь и на рис. 2а и 2б по оси абсцисс нулевая точка соответствует началу календарного года. 1 – преднерестовый период; 2 – нерестовый период; 3 – постнерестовый период; 4 – период относительного функционального покоя.

роцитов в крови, была обратной. Между указанными величинами обнаружена отрицательная связь (рис. 1в), которую можно описать уравнением линейной регрессии при коэффициенте детерминации (R^2), равном 0.605, что соответствует коэффициенту корреляции (r) -0.778 .

Для оценки статистической значимости выявленных различий выборочные совокупности ранжировали с шагом в три месяца: май–июль (преднерестовый период), август–октябрь (нерестовый период), ноябрь–январь (постнерестовый период), февраль–апрель (относительный функциональный покой) (рис. 1г, 1д). Видно, что различия между максимальными и минимальными величинами были статистически выражены. В отношении концентрации МтНб они достигали 7.6% ($p < 0.001$), относительно числа эритроцитов в крови -0.46 кл. ($10^6/\text{мкл}$) ($p < 0.01$).

Анализ кислотных эритрограмм показал значительный рост числа низкостойких клеток

в крови кефалей (лизис в течение 2.5 мин) в преднерестовый период (табл. 1). На них приходилось $>20\%$ общего числа эритроцитов. Доля среднестойких клеток (лизис в течение 2.5–5.5 мин) не превышала 78% соответственно. В нерестовый и постнерестовый периоды картина существенно изменялась. Доля низкостойких к кислотному фактору эритроцитов не превышала 7% клеточной массы ($p < 0.001$), среднестойких эритроцитов достигала 90% и более ($p < 0.01$).

Камбала-гlossa. Аналогичные исследования были выполнены и на особях глоссы. Характер распределения значений концентрации МтНб и числа эритроцитов в крови на протяжении годового цикла у нее также хорошо описывался уравнением параболической функции. Однако динамика была иной (рис. 2). Доля окисленного пигмента достигала максимальных значений в зимний период времени (10–14%), минимальных – в летний (2–5%). Как и в случае с сингилом, динамика изменений числа эритроцитов в крови глоссы

Таблица 1. Кислотные эритрограммы циркулирующей эритроцитарной массы кефали-сингиля и камбалы-глоссы (доля клеток, %) на протяжении годового цикла

Период функционального состояния организма	Время лизиса, мин		
	0 < 2.5	2.5 < 5.5	5.5 < 7.0
Кефаль-сингиль			
Преднерестовый (май–июль), $n = 7$	21.1 ± 2.5	77.5 ± 2.4	1.4 ± 0.4
Нерестовый (август–октябрь), $n = 7$	3.6 ± 0.9	91.3 ± 1.2	5.1 ± 1.0
Постнерестовый (ноябрь–январь), $n = 6$	6.0 ± 1.1	90.9 ± 0.7	3.1 ± 0.7
Функциональный покой (февраль–апрель), $n = 6$	15.4 ± 0.8	81.8 ± 1.1	2.8 ± 0.5
Уровень значимости, p	$p < 0.001$	$p < 0.01$	$p < 0.05$
Камбала-глосса			
Преднерестовый (ноябрь–январь), $n = 6$	32.4 ± 1.8	66.8 ± 2.6	0.7 ± 0.2
Нерестовый (февраль–апрель), $n = 6$	5.4 ± 0.7	91.3 ± 2.4	3.2 ± 0.8
Постнерестовый (май–июль), $n = 7$	7.1 ± 1.2	90.1 ± 3.7	2.8 ± 0.6
Функциональный покой (август–октябрь), $n = 6$	20.5 ± 1.7	76.2 ± 3.0	3.2 ± 0.6
Уровень значимости, p	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p > 0.05$

Примечание. Даны средние значения и их ошибки, n – число особей.

была обратной по отношению к MtHb. Между данными величинами существовала обратная связь, которая может быть описана уравнением экспоненты, коэффициент детерминации R^2 не превышал 0.5.

Ранжирование выборочных совокупностей для глоссы также проводили с периодичностью в три месяца, учитывая особенности биологии данного вида: ноябрь–январь (преднерестовый период), февраль–апрель (нерестовый период), май–июль (постнерестовый период), август–октябрь (функциональный покой) (рис. 2). Различия между максимальными и минимальными значениями концентрации MtHb и числом эритроцитов в крови также были статистически выражены: 6.3% ($p < 0.001$) и 0.59 кл. (10^6)/мкл ($p < 0.001$) соответственно.

Характер изменения параметров кислотных эритрограмм у глоссы на протяжении года был близок к таковому для сингиля (табл. 1). Доля низкостойких клеток (лизис в течение 2.5 мин) в преднерестовый период была на 25.3% выше ($p < 0.001$), чем в постнерестовый период. Содержание же среднестойких клеток (лизис в течение 2.5–5.5 мин) имело противоположную динамику.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из полученных данных видно, что циркулирующая эритроцитарная масса на протяжении годового цикла у обоих видов претерпевает ряд последовательных состояний, согласующихся с особенностями течения их репродуктивного цикла: постнерестовый период, период функционального покоя, преднерестовый и нерестовый периоды.

Постнерестовый период (1.5–2.0 мес). Эритроциты отличаются высокой устойчивостью к кислотной нагрузке. Число клеток красной крови в периферическом русле достигает максимума, содержание метгемоглобина, напротив, – минимально. Все это свидетельствует об активной продукции эритроцитарной массы гемопоэтической тканью. В этот период годового цикла у других видов отмечено значительное увеличение эритроидной популяции клеток в головной почке (пронефросе), рост индекса импульсного мечения клеток ^3H -тимидином (S-период клеточного цикла), появление в периферическом русле пролиферирующих базофильных нормобластов (Золотова, 1987; Маслова, Тавровская, 1991). Об этом же свидетельствуют результаты, полученные при помощи метода проточной цитометрии (Andreeva et al., 2017).

Период относительного функционального покоя (до 6 мес). В этот промежуток времени устойчи-

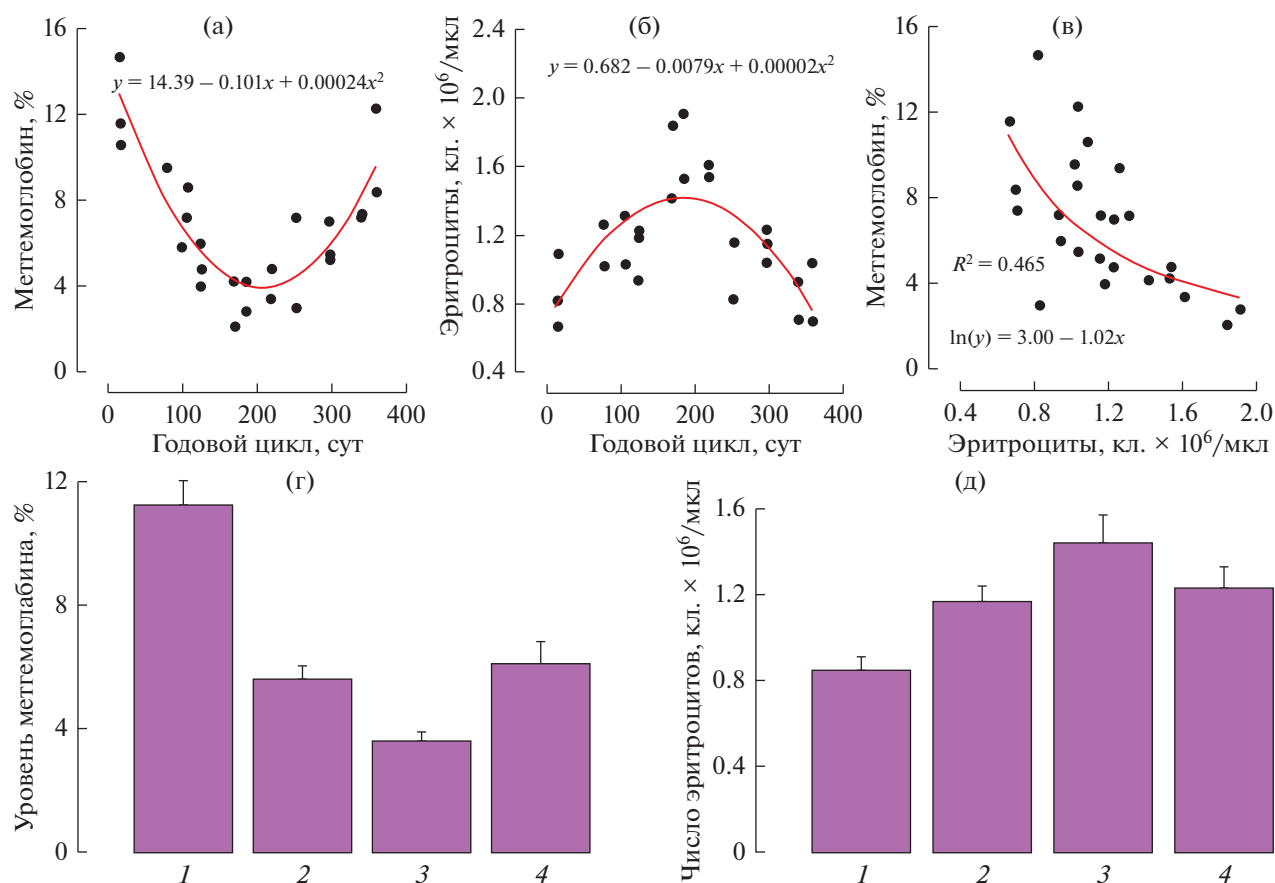


Рис. 2. Изменение уровня метгемоглобина (а) и числа эритроцитов (б) в крови камбалы-гlossы на протяжении годового цикла, взаимосвязь этих показателей (в) и их ранжированные выборочные совокупности с учетом функционального состояния рыб (г, д). Обозначения, как на рис. 1.

вость клеток красной крови к кислотному фактору снижается. Существенно растет доля низкостойких клеток (лизис в течение 2.5 мин). Число эритроцитов в системе циркуляции постепенно уменьшается, а доля метгемоглобина растет. Такое соотношение процессов отражает старение эритроцитарной массы в целом, о котором свидетельствуют данные, полученные при помощи ³H-тимидина и флуоресцентных зондов (270–310 сут), о продолжительности жизни эритроцитов костистых рыб (Золотова, 1987; Fischer et al., 1998). Это должно приводить к снижению окислительновосстановительного статуса клеток красной крови (Phillips et al., 2000) и сопровождаться ростом содержания окисленных компонентов: окисленного глутатиона, NAD, NADP (Hardig, Hoglund, 1983). Переход гемоглобина в ферри-форму (MtHb) в связи с этим — закономерное следствие данных процессов, что в действительности и имело место. Ранее подобные изменения у возрастных эритроцитов показаны для радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*) и балтийского лосося (*Salmo salar*) (Hardig, Hoglund, 1983; Phillips et al., 2000).

Преднерестовый и нерестовый периоды (3–4 мес.)
 Имеют решающее значение для гемопоэтической ткани. В преднерестовый период число эритроцитов в крови достигает минимальных значений. Устойчивость клеток красной крови к кислотному фактору находится на самом низком уровне, что отражает их значительный возраст. Концентрация метгемоглобина в крови достигает максимальных значений. Низкое содержание эритроцитов в крови, по-видимому, определяется не только процессом их старения, но и перераспределением пластических (белковых) ресурсов в организме рыб в пользу генеративной ткани, что должно сопровождаться разрушением части эритроцитарной массы. Известно, что белковая недостаточность всегда сопряжена с более или менее выраженной анемией у рыб (Kokkidis et al., 2000). Анемия и гипоксия, в свою очередь, служат мощным фактором выработки эритропоэтинов и активизации эритропоэза (Houston et al., 1996; Rothmann et al., 2000). Данные соединения были идентифицированы в крови рыб при помощи методов иммунохимического анализа (Wickramasinghe, 1993). Наиболее высокая их концентрация обна-

ружена в почках (Moritz et al., 1997; Lai et al., 2006). Полная структура гена эритропоэтина в настоящее время аннотирована для бурого фугу (*Taki-fugu rubripes*) (Chou et al., 2004). Установлено, что выработка эритропоэтина в почках рыб коррелирует с уровнем тестостерона в крови (Pottinger, Pickering, 1987), а также активностью щитовидной и пинеальной желез (Shedpure, Pati, 1996). Насколько эти процессы функционально взаимосвязаны, сказать сложно.

Выводы. Между числом эритроцитов и концентрацией метгемоглобина в крови кефали-сингиля и камбалы-гlossы обнаружена выраженная отрицательная связь. Наиболее молодая генерация клеток красной крови появляется в периферическом русле у обоих видов в постнерестовый период, что отражает активную продукцию эритроцитов гемопоэтической тканью. В остальной период годового цикла происходит постепенное старение циркулирующей эритроцитарной массы. Это сопровождается уменьшением числа эритроцитов и ростом концентрации метгемоглобина, что понижает кислородную емкость крови в целом. Последнее, по-видимому, определяет выработку эритропоэтинов в почках и активирует процессы эритропоэза в гемопоэтической ткани.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках проекта РНФ 23-24-00061.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Золотова Т.Е. 1987. Экспериментальное изучение гемопоэза у рыб: Автореф. канд. дисс. М.: МГУ. 24 с.
- Кушаковский М.С. 1970. Метгемоглобинемии // Справочник по функциональной диагностике. М.: Медицина. С. 423.
- Маслова М.Н., Тавровская Т.В. 1991. Динамика сезонных изменений в системе красной крови низших позвоночных: сезонная динамика эритропоэза у форели *Salmo gairdneri* // Журн. эвол. биохим. физиол. Т. 27. С. 796.
- Солдатов А.А. 2005. Особенности организации и функционирования системы красной крови рыб (обзор) // Журн. эволюц. биохим. физиол. Т. 41. № 3. С. 217.
- Солдатов А.А. 2021. Содержание метгемоглобина в крови костистых рыб: влияние факторов среды и естественных процессов в организме (обзор) // Биология внутр. вод. № 6. С. 607.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060176>
- Сорвачев К.Ф. 1982. Основы биохимии питания рыб. Москва: Легк. и пищ. пром-сть.
- Стенко М.И. 1975. Кровь // Справочник по клиническим лабораторным методам исследования. Москва: Медицина. С. 5.
- Affonso E.G., Polez V.L., Corrêa C.F. et al. 2002. Blood parameters and metabolites in the teleost fish *Colossoma macropomum* exposed to sulfide or hypoxia // Comp. Biochem. Physiol. Part C. V. 133. Iss. 3. P. 375.
[https://doi.org/10.1016/s1532-0456\(02\)00127-8](https://doi.org/10.1016/s1532-0456(02)00127-8)
- Andreeva A.M., Ryabtseva I. 2011. Adaptation mechanisms of respiratory blood function in Teleostei // J. Ichthyol. V. 51. № 9. P. 799.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211050018>
- Andreeva A.Y., Soldatov A.A., Kukhareva T.A. 2017. Black Scorpionfish (*Scorpaena porcus*) Hemopoiesis: Analysis by Flow Cytometry and Light Microscopy // The Anatom. Rec. V. 300. Iss. 11. P. 1993.
<https://doi.org/10.1002/ar.23631>
- Blair B., Barlow C., Martin E. et al. 2020. Methemoglobin determination by multi-component analysis in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) possessing unstable hemoglobin // Methods. V. 7. № 100836.
<https://doi.org/10.1016/j.mex.2020.100836>
- Chen N., Wu M., Tang G.-P. et al. 2017. Effects of Acute Hypoxia and Reoxygenation on Physiological and Immune Responses and Redox Balance of Wuchang Bream (*Megalobrama amblycephala* Yih, 1955) // Frontiers in Physiol. V. 8. P. 1.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00375>
- Chou C.-F., Tohari S., Brenner S., Venkatesh B. 2004. Erythropoietin gene from a teleost fish, *Fugu rubripes* // Blood. V. 104. P. 1498.
<https://doi.org/10.1182/blood-2003-10-3404>
- Fischer U., Ototake M., Nakanishi T. 1998. Life span of circulating blood cells in gibel carp (*Carassius auratus langsdorffii*) // Fish Shellfish Immunol. V. 8. P. 339.
<https://doi.org/10.1006/fsim.1998.0144>
- Graham M.S., Fletcher G.L. 1986. High concentrations of methemoglobin in five species of temperate marine teleosts // J. Exp. Zool. V. 239. P. 139.
<https://doi.org/10.1002/jez.1402390117>
- Hammer Ø., Harper D.A.T. 2006. Paleontological Data Analysis. Blackwell.
<https://doi.org/10.1002/jqs.1107>
- Hardig J., Hoglund L.B. 1983. Seasonal and ontogenetic effects on methaemoglobin and reduced glutathione contents in the blood of reared baltic salmon // Comp. Biochem. Physiol. V. 76A. Iss. 1. P. 27.
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(83\)90039-7](https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90039-7)
- Houston A.H., Roberts W.C., Kennington J.A. 1996. Hematological response in fish: pronephric and splenic involvements in the goldfish // Fish Physiol. Biochem. V. 15. № 6. P. 481.
<https://doi.org/10.1007/BF01874922>

- Kokkidis M.J., Goubier V., Martin M. et al. 2000. Haematological changes in the blood of cultured black-bass (*Micropterus salmoides*) during an annual sexual reproductive cycle // *Ichthyologie*. V. 24. № 3S. P. 113.
- Krishna M.S., Venkataramana G. 2007. Status of lipid peroxidation, glutathione, ascorbic acid, vitamin E and antioxidant enzymes in patients with pregnancy-induced hypertension // *Indian J. Physiol. Pharmacol.* V. 51. P. 284.
- Lai J.C.C., Kakuta I., Mok H.O.L. et al. 2006. Effects of moderate and substantial hypoxia on erythropoietin levels in rainbow trout kidney and spleen // *J. Exp. Biol.* V. 209. P. 2734.
<https://doi.org/10.1242/jeb.02279>
- Maestre R., Pazos M., Medina I. 2009. Involvement of methemoglobin (MetHb) formation and hemin loss in the pro-oxidant activity of fish hemoglobins // *J. Agric. Food Chem.* V. 57. Iss. 15. P. 7013.
<https://doi.org/10.1021/jf9006664>
- Maslova M.N., Soldatov A.A., Tavrovskaya T.V. 1988. Seasonal dynamics in the state of the red blood system of several Black Sea fish // *J. Evolutionary Biochem. Physiol.* V. 24. № 4. P. 398.
- Moritz K.M., Lim G.B., Wintour E.M. 1997. Developmental regulation of erythropoietin and erythropoiesis // *Am. J. Physiol.* V. 273. P. R1829. 1997.273.6.R1829
<https://doi.org/10.1152/ajpregu>
- Percy M.J., Lappin T.R. 2008. Recessive congenital methaemoglobinaemia: cytochrome b(5) reductase deficiency // *Br. J. Haematol.* V. 141. Iss. 3. P. 298.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.2008.07017.x>
- Phillips M.C.L., Moyes C.D., Tufts B.L. 2000. The effects of cell ageing on metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) red blood cells // *J. Exp. Biol.* V. 203. № 6. P. 1039.
<https://doi.org/10.1242/jeb.203.6.1039>
- Pottinger T.G., Pickering A.D. 1987. Androgen levels and erythrocytosis in maturing brown trout, *Salmo trutta* L. // *Fish Physiol. Biochem.* V. 3. № 3. P. 121.
<https://doi.org/10.1007/BF02180413>
- Powell M.D., Perry S.F. 1997. Respiratory and acid-base pathophysiology of hydrogen peroxide in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquat. Toxicol.* V. 37. P. 99.
[https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(96\)00826-0](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(96)00826-0)
- Rothmann C., Levinshal T., Timan B. et al. 2000. Spectral imaging of red blood cells in experimental anemia of *Cyprinus carpio* // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 125A. P. 75.
[https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(99\)00157-9](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(99)00157-9)
- Sajiki J., Takahashi K. 1991. In Vitro Formation of Methemoglobin by Lipophilic Fractions in Fishes and the Causative Substance // *Eisei-Kagaku*. V. 37. № 6. P. 467.
<https://doi.org/10.1248/JHS1956.37.467>
- Saleh M.C., McConkey S. 2012. NADH-dependent cytochrome b5 reductase and NADPH methemoglobin reductase activity in the erythrocytes of *Oncorhynchus mykiss* // *Fish Physiol. Biochem.* V. 38. P. 1807.
<https://doi.org/10.1007/s10695-012-9677-2>
- Schechter A.N. 2008. Hemoglobin research and the origins of molecular medicine // *Blood*. V. 112. Iss. 10. P. 3927.
<https://doi.org/10.1182/blood-2008-04-078188>
- Schoore E.J., Simco B.A., Davis K.B. 1995. Responses of blue catfish and channel catfish to environmental nitrite // *J. Aquat. Anim. Health*. V. 7. P. 304.
[https://doi.org/10.1577/1548-8667\(1995\)007<0304:RO-BCAC>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8667(1995)007<0304:RO-BCAC>2.3.CO;2)
- Shedpure M., Pati A.K. 1996. Do thyroid and testis modulate the effects of pineal and melatonin on haemopoietic variables in *Clarias batrachus*? // *J. Biosci.* V. 21. № 6. P. 797.
<https://doi.org/10.1007/BF02704721>
- Soldatov A.A. 2005. Physiological Aspects of Effects of Urethane Anesthesia on the Organism of Marine Fishes // *Hydrobiol. J.* V. 41. № 1. P. 113.
<https://doi.org/10.1615/Hydrobiol.v41.i1.130>
- Soldatov A.A., Maslova M.N. 1989. Concentration of methemoglobin in blood of fish in the course of the annual cycle // *J. Evolutionary Biochem. Physiol.* V. 25. № 4. P. 317.
- Soldatov A.A., Andreeva A.Y., Kukhareva T.A., Andreenko T.I. 2020. Methemoglobin and the Activities of Catalase and Superoxide Dismutase in Nucleated Erythrocytes of *Scorpaena porcus* (Linnaeus, 1758) under Experimental Hypoxia (*in vitro*) // *Biophysics (Russian Federation)*. V. 65. Iss. 3. P. 452.
<https://doi.org/10.1134/S0006350920030197>
- Tilak K.S., Veeraiah K., Milton J. 2007. Effects of ammonia, nitrite and nitrate on hemoglobin content and oxygen consumption of freshwater fish, *Cyprinus carpio* (Linnaeus) // *J. Environ. Biol.* V. 28. Iss. 1. P. 45.
- Wdzieczak J., Zalesna G., Bartkowiak A. et al. 1982. Comparative studies on superoxide dismutase, catalase and peroxidase level in erythrocytes and livers of different fresh water and marine fish species // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 73B. Iss. 2. P. 361.
[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(82\)90298-X](https://doi.org/10.1016/0305-0491(82)90298-X)
- Wickramasinghe S.N. 1993. Erythropoietin and the human kidney: evidence for an evolutionary link from studies of *Salmo gairdneri* // *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. V. 104A. P. 63.
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(93\)90009-s](https://doi.org/10.1016/0300-9629(93)90009-s)
- Woo S.P.S., Liu W., Au D.W.T. et al. 2006. Antioxidant responses and lipid peroxidation in gills and erythrocytes of fish (*Rhabdosargus sarba*) upon exposure to *Chattonella marina* and hydrogen peroxide: Implications on the cause of fish kills // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 336. P. 230.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.05.013>
- Zikic R.V., Stajin A., Petrovic V.M. 1991. Effect of dexamethasone on the activity of superoxide dismutase and catalase in the tissue and erythrocytes of goldfish // *Acta Biol. Jugosl. C.* V. 27. Iss. 1. P. 45.

Cases of Spontaneous Increase of Methemoglobin Concentration in Fish Blood during the Annual Cycle

A. A. Soldatov*

Kovalevsky Institute of Biology of the South Seas of the Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russian Federation
*e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

The dynamics of the content of erythrocytes number and concentration of methemoglobin in the blood of the thermophilic mullet (*Chelon auratus* Risso, 1810) and the cold-loving flounder (*Platichthys flesus* L., 1758) during the annual cycle was studied. The degree of maturity of the circulating erythrocyte mass was judged on the basis of acid erythrograms construction. A pronounced negative relationship was found between the number of red blood cells and the concentration of methemoglobin in the blood of both types ($r = -0.681$; -0.778). It has been shown that the youngest generation of red blood cells appears in the peripheral bed of both species in the post-spawning period (1.5–2.0 months), which reflects the active production of erythrocytes by hematopoietic tissue. The rest of the time, there is a gradual aging of the circulating erythrocyte mass. This leads to a decrease in the number of red blood cells in the blood and is accompanied by an increase in the concentration of methemoglobin. The latter, apparently, determines the production of erythropoietins in the kidneys and activates the processes of erythropoiesis in hematopoietic tissue (pre-spawning period).

Keywords: methemoglobin, erythrocytes, acid erythrograms, annual cycle, *Chelon auratus*, *Platichthys flesus*

УДК 597.552.1.083.3

ВЛИЯНИЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНОВ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ НА ЛИЗОЦИМ САМЦОВ ЩУКИ *Esox lucius*

© 2023 г. М. Ф. Субботкин^а, *, Т. А. Субботкина^а

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

*e-mail: smif@ibiw.ru

Поступила в редакцию 11.02.2022 г.

После доработки 07.02.2023 г.

Принята к публикации 10.02.2023 г.

Концентрация лизоцима в печени, почках, селезенке и сыворотке крови, а также размеры иммунных органов у самцов щуки *Esox lucius* L. варьируют в разные сезоны года. Концентрации фермента в органах и сыворотке слабо связаны между собой. По абсолютным значениям массы органы демонстрируют сильную взаимосвязь между собой, однако между их соматическими индексами корреляция очень слабая. Размеры органов влияют на концентрацию лизоцима в самих органах и сыворотке. Печень играет главную роль во внутригодовых флуктуациях концентрации лизоцима во всех органах и сыворотке. Почка оказывает противоположное печени, выравнивающее действие на концентрацию фермента в печени и сыворотке. Наиболее глубокие морфофизиологические изменения органов и лизоцима как показателя неспецифического иммунитета совпадают с периодом размножения рыб.

Ключевые слова: концентрация лизоцима, сыворотка, органы, соматические индексы, сезонность, корреляция

DOI: 10.31857/S0320965223040241, EDN: SGDFCB

Изменения внешних факторов и физиологического состояния рыб вызывают сложные преобразования, которые обнаруживаются в организме на биохимическом и морфологическом уровне. Это в равной степени распространяется на иммунную систему. Флуктуации абсолютных и относительных размеров органов под влиянием внутренних физиологических процессов имеют сезонный характер, связаны с экологией и полом рыб (Medford, Mackay, 1978; Kortet et al., 2003; Hansson et al., 2006; Bennett, Janz, 2007; Rohlenova et al., 2011).

Лизоцим как один из компонентов неспецифического иммунитета — очень лабильный показатель, его активность или содержание в тканях и жидкостях рыб находятся под влиянием многих внутренних и внешних причин (Subbotkin, Subbotkina, 2018). Вероятно, при “стабильном” иммунном состоянии у здоровых рыб на показатели иммунитета должны влиять естественные физиологические изменения органов. Возникает вопрос — как могут естественные изменения иммунных органов влиять на лизоцим у самцов щуки *Esox lucius* разного

физиологического состояния и в разные сезоны годового цикла?

Чтобы ответить на этот вопрос, самцов щуки отлавливали в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища (около пос. Борок и в р. Сутка около с. Верхне-Никульское) в сентябре–октябре, декабре 2016 г. и в марте–мае 2017 г. Сразу после отлова их обездвигивали резким ударом по голове и брали кровь из хвостовой вены. Рыб помещали в термос со льдом и доставляли в лабораторию, где их взвешивали и измеряли длину до конца чешуйного покрова. Анализировали иммунные органы (печень, почки и селезенку) для определения соматических индексов и концентрации лизоцима в их тканях. Из взятой крови получали сыворотку, в которой определяли концентрации лизоцима. Чтобы исключить влияние возрастных и половых особенностей, исследовали только взрослых самцов или особей, входящих в половую зрелость (размером 31–57.5 см). В разные сезоны годового цикла было проанализировано 36 особей.

Концентрацию лизоцима в органах и сыворотке крови определяли методом “диффузии в агар” и выражали в мкг/г ткани органа и мкг/мл сыворотки в соответствии с ранее опубликованной ра-

Сокращения: И_{печ.}, И_{поч.}, И_с — индексы печени, почек и селезенки соответственно; СИО — сумма индексов органов.

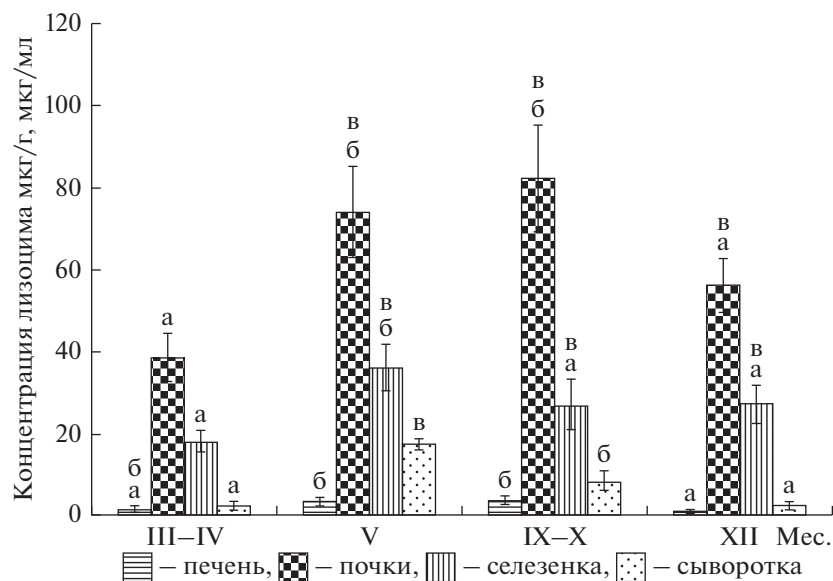


Рис. 1. Концентрация лизоцима в иммунных органах и сыворотке самцов шуки. а, б, в над столбцами — достоверные различия для одних и тех же органов и тканей ($p < 0.05$).

ботой (Subbotkina, Subbotkin, 2003). Размеры органов оценивали посредством соматических индексов, использующихся в эколого-физиологических исследованиях рыб (Смирнов и др., 1972). Соматические индексы органов ($I_{\text{печ}}$, $I_{\text{поч}}$ и $I_{\text{с}}$) рассчитывали по формуле:

$$IO = \frac{m_o, \text{ г}}{m, \text{ г}} \times 100,$$

где m_o — масса органа, m — масса тела без внутренних органов.

Для оценки внутригодовых вариаций относительных значений иммунных органов их соматические индексы суммировали и определяли долю каждого органа от суммы индексов трех органов (СИО):

$$\text{Доля органа} = \frac{IO}{\text{СИО}}.$$

Этот показатель позволяет оценить изменение относительной массы органа на фоне других исследуемых органов.

Результаты представлены как средние $\pm$ стандартная ошибка. Статистические значения различий определяли по критерию Стьюдента при $p < 0.05$. Для определения взаимосвязи показателей рассчитывали коэффициент корреляции Пирсона (r). Достоверность коэффициента корреляции оценивали при $p < 0.05$.

Наибольшая концентрация лизоцима обнаружена в почках, где фермента было в 2–3 раза больше, чем в селезенке, и в 21–50 раз больше, чем в печени. Самый широкий диапазон варьирования количества фермента в исследованные сезоны, достигавший почти семикратных значе-

ний, обнаружен в сыворотке, в печени он вдвое меньше, наименьший — в почках и селезенке (рис. 1).

Сезонные флуктуации проявлялись следующим образом: в марте–апреле перед нерестом концентрация фермента была низкая или самая низкая во всех источниках: в органах и сыворотке. После нереста, в мае, все значения существенно возросли, максимально — в сыворотке. Осенью концентрация лизоцима была значительно снижена только в сыворотке ($p < 0.05$). Зимой, в декабре, концентрация фермента понизилась до уровня, сопоставимого с весенними значениями в марте–апреле и в органах, и в сыворотке. Следовательно, сезонные колебания концентрации лизоцима в органах и сыворотке несинхронные и различаются диапазоном.

Концентрации лизоцима в сыворотке и органах слабо коррелировали между собой ($r = 0.34$ – 0.42). Корреляция такого же уровня обнаружена между концентрацией фермента в селезенке и почках, а также в селезенке и печени. Концентрация лизоцима в печени и сыворотке имела обратную связь средней силы с массой печени ($r = -0.55$ и $r = -0.51$ соответственно, $p < 0.05$) (рис. 2).

Масса почек у самцов шуки показала высокую корреляцию с массой селезенки ($r = 0.87$), с массой печени связь была слабее ($r = 0.69$), еще ниже — между массой печени и селезенки ($r = 0.48$) ($p < 0.05$). Однако соматические индексы органов коррелировали между собой слабо (от $r = 0.22$ до $r = -0.38$, $p > 0.05$).

При сравнении с другими органами, печень обладает самыми высокими соматическим ин-

дексом. Его максимальное значение было зарегистрировано в марте–апреле (табл. 1). $I_{\text{печ}}$ в этот период более чем в 3 раза превышал $I_{\text{поч}}$, в другие сезоны года эти показатели были сопоставимы. Селезенка у щуки во все сезоны имела наиболее низкий индекс — в 4–5 раз меньше $I_{\text{поч}}$ и в 5–15 раз меньше $I_{\text{печ}}$. Внутригодовая изменчивость иммунных органов неодинакова. $I_{\text{поч}}$ показал несущественные изменения ($p > 0.05$), тогда как различия $I_{\text{печ}}$ достигали почти трехкратных величин. I_c также варьировал, но в меньшей степени, чем $I_{\text{печ}}$.

Концентрация лизоцима в органах отрицательно коррелировала с $I_{\text{печ}}$, что в наибольшей степени проявилось у самой печени ($r = -0.54$) ($p < 0.05$). В почках и селезенке связь концентрации фермента с соматическими индексами была слабая или отсутствовала.

Лизоцим сыворотки также показал обратную связь среднего уровня с $I_{\text{печ}}$ ($p < 0.05$) и низкую с $I_{\text{поч}}$ и I_c ($p > 0.05$).

Абсолютные значения органов и их соматические индексы существенно изменяются в разные сезоны годового цикла. Масштаб таких изменений неодинаков, что приводит к варьированию массовой доли органов в организме как в целом, так и относительно друг друга. Для оценки роли отдельных органов проанализированы изменения СИО и долей органов (табл. 1). Внутригодовая вариация СИО оказалась менее двухкратного диапазона, это меньше, чем у печени, доминирующей по массе среди иммунных органов. Тем не менее, направленность изменения СИО совпадала с таковой $I_{\text{печ}}$ ($r = 0.99$), однако связь с $I_{\text{печ}}$ и I_c отсутствовала. Также высокая корреляция обнаружена между СИО и массой печени ($r = 0.84$). СИО показала отрицательную корреляцию среднего уровня с концентрацией лизоцима в сыворотке ($p < 0.05$) и почти одинаковые, но более сла-

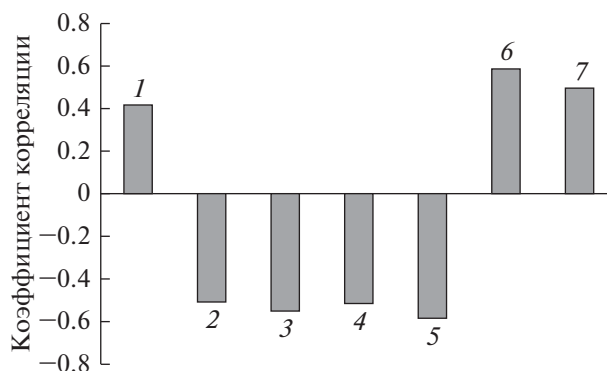


Рис. 2. Корреляция концентрации лизоцима сыворотки самцов щуки ($p < 0.05$) с концентрацией лизоцима в селезенке (1), массой печени (2), с $I_{\text{печ}}$ (3), СИО (4), с долей печени (5), долей почек (6), долей селезенки (7).

бые связи с концентрацией фермента в органах: от $r = -0.42$, $p > 0.05$ в печени до $r = -0.38$, $p > 0.05$ в почках.

Доли органов в разные периоды годового цикла оказались неодинаковыми. Следует отметить, что $I_{\text{поч}}$ в разные сезоны был наиболее стабильным показателем, однако доля почек среди иммунных органов значительно варьировала ($p < 0.05$) (табл. 1). Доля органа была наиболее высокая у печени, самая низкая — у селезенки. Доля печени, доминирующего по массе органа, варьировала меньше, чем доли почек и селезенки. Внутригодовые изменения доли печени имели очень высокую положительную корреляцию с $I_{\text{печ}}$ ($r = 0.94$). Также тесная связь обнаружена между долей селезенки и I_c ($r = 0.79$). Доля печени демонстрировала высокую положительную корреляцию с СИО ($r = 0.89$), у долей почек и селезенки такая связь, наоборот, была отрицательная ($r = -0.89$ и $r = -0.78$ соответственно). Концентрация лизоцима в печени оказалась в обратной зависимости от доли печени

Таблица 1. Морфофизиологические показатели органов самцов щуки

Месяцы	n	Соматический индекс			СИО	Доля индекса		
		$I_{\text{печ}}$	$I_{\text{поч}}$	I_c		$I_{\text{печ}}$	$I_{\text{поч}}$	I_c
IX–X	6	1.07 ± 0.05^a	0.83 ± 0.03	0.21 ± 0.02^b	2.11 ± 0.06^a	0.51 ± 0.02^a	0.40 ± 0.01^a	0.10 ± 0.01^b
XII	8	2.40 ± 0.21^b	0.86 ± 0.04	0.20 ± 0.01^b	3.46 ± 0.24^b	0.69 ± 0.02^b	0.26 ± 0.02^b	$0.06 \pm 0.01^{a, b}$
III–IV	14	3.01 ± 0.19^g	0.88 ± 0.04	0.15 ± 0.01^a	4.05 ± 0.18^b	0.74 ± 0.02^b	0.22 ± 0.02^b	0.04 ± 0.002^a
V	8	1.48 ± 0.14^b	0.94 ± 0.06	$0.20 \pm 0.03^{a, b}$	2.62 ± 0.12^b	0.56 ± 0.03^a	0.36 ± 0.02^a	$0.08 \pm 0.01^{b, b}$

Примечание. СИО — сумма индексов органов; n — число исследованных рыб. В столбцах различными надстрочными индексами обозначены достоверные различия для одного и того же показателя.

($r = -0.65$). У почек и селезенки эти показатели связаны слабо ($p > 0.05$). Концентрации фермента в почках и селезенке также имели слабую отрицательную связь и с долей печени ($p > 0.05$), однако доли почек и селезенки положительно коррелировали с концентрацией лизоцима в печени ($r = 0.63$ и $r = 0.55$ соответственно, $p < 0.05$). Концентрация сывороточного лизоцима имела средний уровень связи с долей почек, и такой же уровень, но отрицательную связь, с долей печени (рис. 2). Это может указывать на разнонаправленное, но одинаковое (возможно, нивелирующее) влияние размеров почек и печени на концентрацию лизоцима в сыворотке крови у самцов щуки.

Изучение влияния сезонности на иммунитет актуально и для рыб в природе, и для объектов аквакультуры. Несмотря на большое количество исследований, относящихся к этой области, отсутствие общей закономерности иммунного ответа показывает, что у каждого вида рыб или группы родственных видов может быть свой уникальный сезонный иммунный ответ (Papezikova et al., 2016; Subbotkin, Subbotkina, 2016). Щука *E. lucius* относится к видам, которые непрерывно питаются в течение года, хотя и с разной интенсивностью. Она почти не питается только во время нереста, летом интенсивность питания снижается из-за смены зубов (Никольский, 1971). Поскольку нерест рыб происходит в году однократно, питание можно считать постоянно действующим фактором. Настоящее исследование охватывают три разных периода годового цикла щуки: март–апрель (завершение развития гонад в преднерестовый период); май (период после нереста, когда происходит восстановление гонад, освободившихся от половых продуктов); сентябрь–октябрь и декабрь (периоды активного питания, накопления резервных веществ и начала роста гонад).

Среди физиологических показателей наиболее глубокие флуктуации, диапазон которых составляет трехкратную величину и достигает максимальных значений весной перед нерестом, были обнаружены в печени. Сезонные различия в $I_{\text{печ}}$ наблюдали и у молоди щуки, с увеличением индексов весной по сравнению с предыдущей осенью (Bennett, Janz, 2007). Такое изменение печени свойственно и другим рыбам (Смирнов и др., 1971; Фунг и др., 2013). Многие виды рыб размножаются при повышении температуры в водоеме, но имеются данные, свидетельствующие, что $I_{\text{печ}}$ не чувствителен к действию температуры воды (Suja et al., 2009). По мнению Ханссон и др. (Hansson et al., 2006), на $I_{\text{печ}}$ влияют такие факторы, как пищевое поведение, температура, продолжительность дня и время года. Однако Медфорд и Маккей (Medford, Mackay, 1978) доказывали, что у щуки масса печени и содержание питательных веществ

более тесно связаны с ростом гонад, чем с интенсивностью питания.

Соматический индекс почек у самцов щуки оказался стабильным в исследованные сезоны года при разном физиологическом состоянии. Экспериментально показано, что у объектов аквакультуры $I_{\text{поч}}$ может меняться в зависимости от корма и кормовых добавок (Feng et al., 2011; Qiao et al., 2013).

Селезенка считается другим важным кроветворным и иммунным органом. В исследованные сезоны года у самцов щуки обнаружена относительно невысокая изменчивость $I_{\text{с}}$. Подобно щуке, у самцов плотвы *Rutilus rutilus* L. минимальные размеры селезенки наблюдали во время нереста, после чего быстро шло ее восстановление (Kortet et al., 2003). У карпа *Cyprinus carpio* L. также была обнаружена сезонная изменчивость $I_{\text{с}}$, самые высокие значения отмечали в начале лета и последующее их снижение — в конце сезона (Rohlenova et al., 2011).

В период максимально высокого $I_{\text{печ}}$ у самцов щуки концентрация лизоцима в почках, селезенке и сыворотке была самая низкая. Такое снижение может быть обусловлено компромиссным перераспределением энергетических затрат между иммунитетом и размножением (Viney et al., 2005). Самая низкая активность фермента весной обнаружена в сыворотке у радужной форели *Oncorhynchus mykiss* L. (Morgan et al., 2008). У самок каспийского кутума *Rutilus frisii kutum* Kamensky, перед нерестом также наблюдали наиболее низкие концентрации сывороточного лизоцима, однако у самцов с осени и до нереста в мае таких различий не обнаружено (Ghafoori et al., 2014). В тканях печени, селезенке и почек кутума значительное снижение уровня фермента с октября по март отмечено у обоих полов. В дальнейшем, в процессе завершения развития половых продуктов в апреле–мае было зарегистрировано резкое увеличение количества лизоцима в органах (Heidari, Farzadfar, 2015). Сезонные изменения концентрации или активности лизоцима у рыб имеют видовые и половые особенности, которые обусловлены физиологическими процессами в организме, как связанными с температурой окружающей среды, так и независимыми от нее (Subbotkin, Subbotkina, 2016).

Выводы. Выявлено, что у самцов щуки внутригодовые вариации концентрации лизоцима в органах и сыворотке имеют слабую положительную корреляционную связь. Соматические индексы органов также демонстрируют слабую взаимосвязь друг с другом, но более сильную с концентрацией лизоцима в самих органах и сыворотке. Характер взаимозависимости между органами и ферментом сложный, однако становится понятной доминирующая при этом роль печени. Наиболее глубокие изменения органов в морфофизиологическом плане и лизоцима как иммунного пока-

зателя в них и в сыворотке крови, обнаружены в преднерестовый и после нерестовый периоды. Это может свидетельствовать о непосредственном влиянии процесса размножения на такие изменения. Показано, что при анализе результатов воздействий каких-либо факторов, вызывающих изменение концентрации или активности лизоцима в организме рыб, необходима адекватная морфофизиологическая оценка иммунной системы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема АААА-А18-118012690222-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. школа.
- Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П., Добринская Л.А. 1972. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб // Тр. СевНИОРХ. Т. 7. Петрозаводск, Карелия.
- Фунг Н.Д., Распопов В.М., Барабанов В.В., Мищенко А.В. 2013. Гепатосоматический индекс осетра, белуги и севрюги в речной период жизни // Вест. Астрахан. гос.-техн. ун-та. Сер.: Рыбн. хоз-во. № 1. С. 154.
- Bennett P.M., Janz D.M. 2007. Seasonal changes in morphometric and biochemical endpoints in northern pike (*Esox lucius*), burbot (*Lota lota*) and slimy sculpin (*Cottus cognatus*) // Freshwater Biol. V. 52. № 10. P. 2056. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01819.xno>
- Feng L., Huang H.-H., Liu Y. et al. 2011. Effect of dietary thiamin supplement on immune responses and intestinal microflora in juvenile Jian carp (*Cyprinus carpio* var. Jian) // Aquacult. Nutr. V. 17. № 5. P. 557. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2011.00851.x>
- Ghafoori Z., Heidari B., Farzadfar F. et al. 2014. Variations of serum and mucus lysozyme activity and total protein content in the male and female Caspian kutum (*Rutilus frisii kutum*, Kamensky 1901) during reproductive period // Fish Shellfish Immunol. V. 37. № 1. P. 139. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2014.01.016>
- Hansson T., Lindesjoo E., Forlin L. et al. 2006. Long-term monitoring of the health status of female perch (*Perca fluviatilis*) in the Baltic Sea shows decreased gonad weight and increased hepatic EROD activity // Aquat. Toxicol. V. 79. № 4. P. 341. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2006.07.001>
- Heidari B., Farzadfar F. 2015. Effects of temperature and gonadal growth on the lysozyme level of immune tissues in the male and female Caspian kutum (*Rutilus frisii kutum*) // Aquacult. Res. V. 48. № 2. P. 1. <https://doi.org/10.1111/are.12886>
- Kortet T.R., Taskinen J., Sinisalo T. et al. 2003. Breeding-related seasonal changes in immunocompetence, health state and condition of the cyprinid fish, *Rutilus rutilus* L. // Biol. J. Linnean Soc. V. 78. № 1. P. 117. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00136.x>
- Medford B.A., Mackay W.C. 1978. Protein and lipid content of gonads, liver, and muscle of northern pike (*Esox lucius*) in relation to gonad growth // J. Fish Res. Board Canada. V. 35. № 2. P. 213. <https://doi.org/10.1139/f78-035>
- Morgan A.L., Thompson K.D., Auchinachie N.A. et al. 2008. The effect of seasonality on normal haematological and innate immune parameters of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* L. // Fish Shellfish Immunol. V. 25. № 6. P. 791. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2008.05.011>
- Papezikova I., Mares J., Vojtek L. et al. 2016. Seasonal changes in immune parameters of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brook trout × Arctic charr hybrids (*Salvelinus fontinalis* × *Salvelinus alpinus*) // Fish Shellfish Immunol. V. 57. P. 400. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.08.048>
- Qiao Q., Liang H., Zhang X. 2013. Effect of cyanobacteria on immune function of crucian carp (*Carassius auratus*) via chronic exposure in diet // Chemosphere. V. 90. № 3. P. 1167. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere>
- Rohlenova K., Morand S., Hyršl P. et al. 2011. Are fish immune systems really affected by parasites? An immunoeological study of common carp (*Cyprinus carpio*) // Parasite Vector. V. 4. P. 120. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-4-120>
- Subbotkin M.F., Subbotkina T.A. 2016. Variability of the lysozyme content in bream from the Rybinsk Reservoir in different seasons of the annual cycle // Biol. Bull. V. 43. № 3. P. 257. <https://doi.org/10.1134/S1062359016020096>
- Subbotkin M.F., Subbotkina T.A. 2018. Effects of environment and physiological state of an organism on the activity and content of lysozyme in fishes of the family Cyprinidae: A Review // Inland Water Biol. V. 11. P. 184. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020037>
- Subbotkina T.A., Subbotkin M.F. 2003. Lysozyme content in organs and blood serum in various species in the Volga River // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 39. № 5. P. 537. <https://doi.org/10.1023/B:JOEY.0000015961.99374.62>
- Suja B., Phillips H., Lochmann R. et al. 2009. Effect of temperature on growth, feed utilization, and immune status of channel catfish in a recirculating system // N. Am. J. Aquac. V. 71. № 1. P. 64. <https://doi.org/10.1577/A07-101.1>
- Viney M.E., Riley E.M., Buchanan K.L. 2005. Optimal immune responses: immunocompetence revisited // TRENDS in Ecology and Evolution. V. 20. № 12. P. 665. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.003>

The Effect of Morphophysiological Changes in Immune Organs on Lysozyme in Male Pike *Esox lucius*

M. F. Subbotkin^{1, *} and T. A. Subbotkina¹

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

**e-mail: smif@ibiw.ru*

The concentration of lysozyme in liver, kidney, spleen and serum, as well as the size of immune organs in male pike *Esox lucius* L. vary in different seasons of year. The enzyme concentrations in organs and serum are weakly interrelated. The organs by the absolute values of mass show a strong relationship with each other, while the correlation between their somatic indices is very weak. The size of the organs affects the concentration of lysozyme in the organs and serum. The liver plays a major role in annual fluctuations of lysozyme concentration in all the organs and serum. Kidney has a leveling effect on the concentration of the enzyme in liver and serum, whereas liver has the opposite effect. The most profound morphophysiological changes in organs and lysozyme as an indicator of nonspecific immunity coincide with the reproduction period of fish.

Keywords: concentration of lysozyme, serum, organs, somatic indices, seasonality, correlation

УДК 597.554.3:574.625

РАСПРОСТРАНЕНИЕ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) В ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ РЕСПУБЛИКИ ДАГЕСТАН, РОССИЯ

© 2023 г. Р. М. Бархалов^{a, b, *}, И. А. Столбунов^{c, **}, О. Н. Артаев^c, И. С. Турбанов^{c, d}, Н. И. Рабазанов^a, М. В. Хлопкова^a, Д. П. Карабанов^c

^aПрикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского Федерального исследовательского центра Российской академии наук, Махачкала, Россия

^bГосударственный природный заповедник «Дагестанский», Махачкала, Россия

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

^dЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: barkhalov.ruslan@yandex.ru

**e-mail: sia_borok@mail.ru

Поступила в редакцию 07.11.2022 г.

После доработки 11.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Приведены сведения о современном распространении чужеродного вида для ихтиофауны Республики Дагестан, Россия, амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Cyprinidae). Установлено, что данный вид встречается фактически во всех исследованных водных объектах: реках Манасозень, Гамриозень, Уллучай, Рубас, Аварское Койсу (притоке р. Сулак в районе расположения Гоцатлинской ГЭС), оз. Мочох. Вероятно, широкое распространение *P. parva* связано с экологической пластичностью, миграционной активностью, высоким темпом роста, ускоренным сроком полового созревания и высоким уровнем выживаемости потомства этого вида рыб.

Ключевые слова: биологические инвазии, чужеродные виды, амурский чебачок, *Pseudorasbora parva*, Дагестан, новые находки, морфология

DOI: 10.31857/S0320965223040046, **EDN:** RVNRHR

Многолетний мировой опыт антропогенного освоения водных экосистем свидетельствует, что целенаправленная реконструкция ихтиофауны приводит к значительному увеличению доли alloхтонных видов рыб. Далеко не всегда их появление способствовало увеличению рыбопродуктивности водоемов и водотоков. Известно множество случаев, когда вселение новых видов нарушало экологическое равновесие, изменяло сложившиеся цепи питания и вело к вытеснению эндемичных видов (Britton, 2022; Zanden et al., 2015). Водные объекты юга России всегда были одним из основных экспериментальных полигонов бывшего СССР по интродукции новых видов рыб (Кудерский, 2001). В результате целенаправленной акклиматизации рыбное сообщество этого региона обогатилось более чем десятью новыми видами, получившими наиболее массовое распространение в водоемах и водотоках Кавказа (Абдусаматов и др., 2004; Пашков и др., 2004).

В фауне Российской Федерации из ста наиболее опасных чужеродных видов, способных ока-

зывать существенное влияние на аборигенную биоту и привести к необратимой трансформации пресноводных экосистем, пять видов представлены костными рыбами (Дгебуадзе и др., 2018). Все они присутствуют в ихтиофауне Южного федерального округа РФ.

В отличие от фауны Европы, где большая часть чужеродных видов рыб тропические (Nentwig et al., 2018), в России рыбы-вселенцы, в основном, относятся к амурской ихтиофауне. Среди них отдельного внимания заслуживает амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846). Это мелкая короткоцикловая рыба из сем. Cyprinidae Rafinesque, 1815, длина тела которой обычно не превышает 11 см, предельный возраст — < 5 лет (Мовчан, 2011). Естественный ареал амурского чебачка — бассейн р. Амур, внутренние водоемы Китая и ряда регионов Юго-Восточной Азии. Половой зрелости *P. parva* достигает на втором году жизни при длине тела 3–5 см. Основными биотопами служат слабопроточные, неглубо-

кие, прогреваемые зарослевые участки рек, озер, прудов, заводей и т.п. (Никольский, 1956).

В последние 50 лет *P. parva* значительно увеличила свой ареал за счет расселения по водоемам Евразии в результате непреднамеренной интродукции во время работ по вселению дальневосточных видов рыб, а также путем дальнейшего самостоятельного расширения ареала (Дгебуадзе и др., 2018). Следует отметить, что *P. parva* может служить переносчиком инфекционной болезни плавательного пузыря рыб, опасной как для местных видов, так и для объектов аквакультуры, что может привести к изменению генофондов популяций этих рыб (Combe et al., 2022).

В водоемах и водотоках Предкавказья амурский чебачок представлен популяциями в бассейнах рек Дон, Кубань, Кума и Терек (Карабанов, Кодухова, 2015), но для Дагестана о наличии этого вида-вселенца имеются лишь косвенные данные. В работе (Хатухов, Шахмурзов, 1996) *P. parva* отмечена для пойменных водоемов верховьев р. Терек. Позднее Н.Г. Богуцкая с соавт. (2004) ссылается на собственные данные: “амурский чебачок широко распространен в системе Нижнего Дона, в Куме и Тереке” (с. 166), но также без указания локаций и биологической характеристики.

Исходя из актуальности сведений о распространении инвазивных видов рыб в Прикаспийском регионе России, цель работы — определить современные границы распространения амурского чебачка в пределах изученных водоемов и водотоков Дагестана.

Ихтиологический материал собирали в ряде водных объектов Дагестана в период с 15 по 29 сентября 2021 г., а также с 12 по 26 мая 2022 г. Первая группа станций (лотических местообитаний) включала реки, впадающие непосредственно в Каспийское море: р. Манасозень возле с. Манас (42°42'48"—42°43'09" с.ш., 47°40'23"—47°41'35" в.д.), р. Гамриозень возле с. Каякент (42°22'42"—42°22'57" с.ш., 47°52'56"—47°54'18" в.д.), р. Уллучай возле с. Татляр (42°10'56"—42°12'32" с.ш., 48°00'49"—48°01'13" в.д.), р. Рубас возле с. Рубас (41°52'49"—41°53'12" с.ш., 48°19'41"—48°19'52" в.д.). Вторая группа станций (лимнических местообитаний) — водоемы, относящиеся к бассейну р. Сулак: оз. Мочох возле с. Мочох (42°37'36"—42°37'54" с.ш., 46°37'11"—46°37'19" в.д.) и водохранилище Гоцатлинской ГЭС возле с. Чалда (42°31'35"—42°32'02" с.ш., 46°54'54"—46°55'20" в.д.).

В реках рыб отлавливали способом гона с использованием рыболовного сачка (диаметр входного отверстия 50 см, ячея дели 3 мм), в озере и водохранилище — с помощью малькового невода (длина 6 м, высота 1.2 м, ячея в крыльях 5.5 мм, куток — газовое сито с размером ячеи 1 мм). При расчете численности рыб учитывали площадь облова, количество притонений и коэффициент

уловистости орудия лова (для невода — 0.3, для сачка — условно 1.0). В каждой точке отбора проб проведено по пять притонений неводом с площадью облова 50 м², а также по 10 проходов сачком с площади 2 м². Всего отловлено 45 экз. *P. parva* и 354 экз. других видов. Обращение с рыбой и ее обработку проводили в соответствии с рекомендациями Российского национального комитета по биоэтике при Комиссии Российской Федерации по делам ЮНЕСКО.

Амурский чебачок особенно часто встречался на участках рек с обильной водной растительностью и скоростью течения 0.4–0.6 м/с. Следует отметить, что в 2022 г. данный вид в количестве 3 экз. обнаружен и в Республике Ингушетия (Россия) (небольшое озеро-пруд на р. Асса (42°53'44" с.ш., 44°56'44" в.д.)). Видовой и количественный составы уловов приведены в табл. 1.

Морфологический анализ основных диагностических признаков амурского чебачка из водоемов Дагестана проводили согласно сокращенной методике Правдина (1966), по 5 меристическим признакам: число лучей в спинном плавнике (*D*), число лучей в анальном плавнике (*A*), число чешуй в боковой линии (*l.l.*), число чешуй над боковой линией (*S_B*), число чешуй под боковой линией (*S_A*) и 14 пластических признаков: длина тела рыбы до конца чешуйного покрова (*l*), длина головы (*c*), диаметр глаза (*Do*), длина рыла (*Ao*), заглазничное расстояние (*Po*), ширина головы (*Wc*), антедорсальное расстояние (*aD*), постдорсальное расстояние (*pD*), длина основания анального плавника (*lAb*), длина основания спинного плавника (*lDb*), длина брюшного плавника (*lV*), длина грудного плавника (*lP*), наибольшая высота тела (*h*). Пластические индексы параметров тела рыб рассчитывали в процентах длины тела, параметров головы — в процентах длины головы. Морфологические признаки *P. parva* приведены в табл. 2.

В составе ихтиофауны изученных рек (табл. 1) прослеживаются тенденции, характерные для большинства малых водотоков Северного Кавказа: ограниченное число нативных видов, но с высокой долей эндемиков и местных форм (Абдусаматов и др., 2004). Другим источником формирования биоразнообразия в этом регионе служит деятельность человека по интродукции ценных видов рыб и объектов аквакультуры. Так, с целью повышения рентабельности и выхода товарной продукции рыбоводства за период 1954–1961 гг. из Китая в СССР завезли 2.4 млн экз. молоди белого амура для прудовых хозяйств и водохранилищ республик Средней Азии, Казахстана, Украины, Молдавии, Краснодарского и Ставропольского краев (бассейн р. Кубань) (Строганова, 1994). Позднее, начиная с 1964 г., и особенно широкомасштабно в 1970–1980 гг. подрощенную

Таблица 1. Состав уловов (экз.) на станциях отбора проб

Вид рыб	р. Манасозень	р. Гамриозень	р. Улучай	р. Рубас	Озерные системы	
					оз. Мочох	вдхр. Гочатлинской ГЭС
Сем. Cyprinidae Rafinesque, 1815						
Амурский чебачок <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	9	10	6	6	8	6
Белый амур <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	—	—	—	—	6	5
Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	—	—	—	—	1	—
Восточная быстрянка <i>Alburnoides eichwaldii</i> (De Filippi, 1863)	11	19	17	15	—	—
Голавль <i>Squalius cephalus</i> (L., 1758)	9	8	6	8	—	—
Кавказская уклейка <i>Alburnus hohenerkeri</i> Kessler, 1877	6	6	4	7	8	—
Карп <i>Cyprinus carpio</i> L., 1758	—	—	—	—	6	6
Корейская востробрюшка <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1855)	—	—	—	—	—	2
Пестрый толстолобик <i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1845)	—	—	—	—	4	—
Рыбец каспийский <i>Vimba persa</i> Pallas, 1814	—	—	—	2	—	—
Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	10	—	—	5	—	—
Терский пескарь <i>Gobio holurus</i> Fowler, 1976	7	6	8	8	9	6
Терский подуст <i>Chondrostoma oxyrhynchum</i> Kessler, 1877	6	5	2	9	—	—
Терский усач <i>Barbus ciscaucasicus</i> Kessler, 1877	13	16	11	5	—	5
Усач булат-маи <i>Luciobarbus capito</i> (Güldenstädt, 1773)	2	3	2	—	—	—
Шемая каспийская <i>Alburnus chalcoides</i> (Güldenstädt, 1772)	—	—	—	3	—	—
Сем. Cobitidae Swainson, 1838						
Предкавказская щиповка <i>Sabanejewia caucasica</i> (Berg, 1906)	2	3	—	4	—	—
Сем. Balitoridae Swainson, 1839						
Голец Крыницкого <i>Oxybrycon machielus</i> (Krynicky, 1840)	7	9	9	2	—	—
Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i> (L., 1758)	3	3	2	1	—	—
Сем. Percidae Rafinesque, 1815						
Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i> L., 1758	—	—	—	—	2	—
Сем. Salmonidae Jarocki or Schinz, 1822						
Радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	—	—	—	—	6	4

Таблица 2. Морфологические признаки амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в водных объектах Дагестана и в исторической части ареала

Признак	р. Манасозень (n = 9)	р. Гамриозень (n = 10)	р. Уллучай (n = 6)	р. Рубас (n = 6)	оз. Мочох (n = 8)	вдхр. Гозат- линской ГЭС (n = 6)	Бассейн р. Амур* (n = 220)	Бассейн р. Раздольная, Приморский край** (n = 32)
<i>l</i> , мм	$\frac{51.8}{42.5-57.5}$	$\frac{51.2}{42.5-57.5}$	$\frac{51.5}{46.5-57.5}$	$\frac{54.5}{49.0-58.0}$	$\frac{50.5}{45.5-56.0}$	$\frac{50.0}{46.0-55.5}$	57.5	$\frac{55.34}{49.0-62.0}$
<i>c</i> , мм	$\frac{12.8}{9.5-15.0}$	$\frac{12.5}{9.5-15.0}$	$\frac{12.8}{10.9-14.8}$	$\frac{13.3}{11.5-14.7}$	$\frac{12.4}{10.1-14.7}$	$\frac{12.4}{10.4-14.5}$	13.8	$\frac{14.1}{11.4-17.0}$
Пластические признаки, в % от длины тела (<i>l</i>)								
<i>c</i>	$\frac{24.78}{22.3-26.1}$	$\frac{24.50}{22.1-26.0}$	$\frac{24.77}{23.5-25.7}$	$\frac{24.34}{23.4-25.3}$	$\frac{24.54}{22.3-26.3}$	$\frac{24.79}{22.5-26.1}$	23.95	$\frac{25.47}{23.3-27.4}$
<i>aD</i>	$\frac{50.80}{48.8-52.8}$	$\frac{51.00}{48.7-53.0}$	$\frac{51.90}{50.7-53.0}$	$\frac{52.11}{51.3-52.8}$	$\frac{52.42}{51.5-53.0}$	$\frac{52.25}{51.3-53.0}$	48.35	$\frac{50.06}{46.5-52.3}$
<i>pD</i>	$\frac{36.19}{33.3-39.5}$	$\frac{36.09}{33.0-39.2}$	$\frac{36.00}{34.0-38.0}$	$\frac{36.01}{33.5-39.1}$	$\frac{36.05}{33.5-39.3}$	$\frac{36.00}{34.0-38.0}$	—	$\frac{36.45}{33.1-40.0}$
<i>PV</i>	$\frac{24.36}{21.3-27.0}$	$\frac{24.10}{20.9-27.0}$	$\frac{24.05}{21.9-26.2}$	$\frac{24.40}{22.2-26.6}$	$\frac{24.00}{21.5-26.6}$	$\frac{23.30}{21.6-26.0}$	23.60	—
<i>lAb</i>	$\frac{9.68}{7.8-11.2}$	$\frac{9.28}{7.4-11.0}$	$\frac{9.41}{8.1-10.7}$	$\frac{9.12}{8.0-10.2}$	$\frac{9.24}{7.9-10.7}$	$\frac{9.18}{7.9-10.5}$	8.00	$\frac{8.59}{6.8-10.3}$
<i>lDb</i>	$\frac{12.90}{11.9-13.9}$	$\frac{12.99}{12.0-14.1}$	$\frac{13.17}{12.2-14.1}$	$\frac{13.01}{12.0-14.0}$	$\frac{13.11}{12.1-14.2}$	$\frac{13.02}{12.0-14.1}$	12.55	$\frac{12.74}{9.9-14.8}$
<i>IV</i>	$\frac{18.11}{16.3-19.8}$	$\frac{18.00}{16.1-19.9}$	$\frac{17.92}{16.6-19.3}$	$\frac{18.00}{16.6-19.4}$	$\frac{18.00}{16.5-19.6}$	$\frac{17.65}{16.2-19.1}$	17.50	$\frac{17.65}{14.6-20}$
<i>IP</i>	$\frac{16.97}{14.9-19.0}$	$\frac{16.77}{14.6-18.9}$	$\frac{16.65}{14.9-18.4}$	$\frac{16.50}{14.8-18.2}$	$\frac{16.32}{14.6-18.2}$	$\frac{16.81}{14.8-18.9}$	16.65	$\frac{16.22}{12.1-19.2}$
<i>H</i>	$\frac{24.12}{22.6-25.6}$	$\frac{24.50}{22.9-26.0}$	$\frac{24.33}{22.8-25.7}$	$\frac{24.30}{22.8-25.8}$	$\frac{24.55}{23.0-26.0}$	$\frac{24.32}{22.7-25.9}$	22.25	$\frac{25.04}{22.4-28.2}$
<i>h</i>	$\frac{11.40}{10.5-12.3}$	$\frac{11.80}{10.9-12.9}$	$\frac{11.65}{10.7-12.4}$	$\frac{11.61}{10.5-12.6}$	$\frac{12.00}{10.9-13.1}$	$\frac{11.65}{10.6-12.8}$	10.65	$\frac{11.22}{9.2-12.5}$
Пластические признаки, в % от длины головы (<i>c</i>)								
<i>Do</i>	$\frac{25.98}{23.6-28.2}$	$\frac{26.03}{23.7-28.3}$	$\frac{25.93}{23.8-28.1}$	$\frac{25.80}{23.7-27.9}$	$\frac{25.80}{23.5-28.1}$	$\frac{25.65}{23.4-27.9}$	25.26	$\frac{26.04}{23.1-29.6}$
<i>Ao</i>	$\frac{34.05}{30.8-37.3}$	$\frac{34.12}{31.1-37.3}$	$\frac{33.19}{30.5-36.6}$	$\frac{33.20}{30.5-36.6}$	$\frac{33.10}{30.3-36.6}$	$\frac{32.98}{30.1-36.6}$	32.15	$\frac{32.13}{27.5-38.4}$
<i>Po</i>	$\frac{44.70}{40.7-48.4}$	$\frac{44.51}{40.6-48.2}$	$\frac{44.28}{40.6-48.0}$	$\frac{44.60}{40.7-48.2}$	$\frac{44.81}{40.7-48.6}$	$\frac{44.81}{40.8-48.8}$	43.63	$\frac{42.47}{37.0-50.0}$
<i>Wc</i>	$\frac{44.02}{40.9-48.1}$	$\frac{43.12}{40.4-48.3}$	$\frac{43.31}{40.5-48.0}$	$\frac{42.95}{40.4-48.2}$	$\frac{43.21}{40.5-48.4}$	$\frac{42.32}{40.2-47.9}$	40.72	—
Меристические признаки								
<i>D</i>	III 7							
<i>A</i>	III 6							
<i>l.l.</i>	$\frac{36.11}{35.0-37.0}$	$\frac{36.00}{35.0-37.0}$	$\frac{36.00}{36.0}$	$\frac{36.17}{35.0-37.0}$	$\frac{35.87}{35.0-37.0}$	$\frac{35.67}{35.0-37.0}$	36.50	$\frac{37.04}{36-38}$
<i>S_D</i>	5	5	5	5	5	5	—	$\frac{5.24}{5-6}$
<i>S_A</i>	4	4	4	4	4	4	—	4

Примечание. *n* — число рыб, экз. Над чертой — средние показатели, под чертой — min–max.

Обозначения морфологических признаков приведены в тексте.

* По: (Никольский, 1956).

** По: (Karabanov et al., 2010).

молодь дальневосточных видов (пестрого и белого толстолобиков, а также белого амура) выпускали в дельты рек Волги, Урала, Куры, Терека, в водохранилища Волго-Донского канала и во внутренние водоемы Дагестана (Богуцкая и др., 2004; Starsev et al., 2019). Совместно с экономически ценными видами рыб с Дальнего Востока в Европейскую часть России непреднамеренно интродуцировали и некоторые сопутствующие виды. В частности, вероятно, с сеголетками белого амура завезли и морфологически очень схожую с ними молодь амурского чебачка.

Исследованные водные объекты четко разделяются на речные (реки Манасозень, Гамриозень, Улучай, Рубас) и озерные системы (оз. Мочох и Гоцатлинское водохранилище). Для водных объектов первой группы основу аборигенной фауны представляли реофильные виды рыб (гольцы, усачи и восточная быстрянка), в озерных сообществах преобладали аквакультурные виды (преимущественно карповые виды, а также радужная форель).

Во всех исследованных водных объектах присутствовал амурский чебачок, в отличие от исторической части ареала, где вид предпочитает слабoproточные местообитания или водоемы со стоячей водой (Никольский, 1956). По расчетным данным, исходя из проведенных контрольных обловов, относительная численность амурского чебачка в оз. Мочох достигала 133.3 экз./га, в Гоцатлинском водохранилище — 66.7 экз./га.

Следует отметить, что если рыбное сообщество рек бассейна Северного Каспия несильно отличается от исторически сформированного, то в ихтиофауне изученных водоемов бассейна р. Сулак основным компонентом выступают аллохтонные виды. Так, в 1960-х годах в оз. Мочох было выпущено 600 экз. эндемичного подвида кумжи *Salmo trutta ezenami* Berg, 1948, которая довольно быстро приспособилась к местным условиям (Rabazanov et al., 2022). Однако в начале 2000-х годов кумжа исчезла в озере из-за ухудшения химического состава воды, и местные жители интродуцировали дальневосточных растительноядных рыб (белого толстолобика и белого амура), а также сазана и окуня. Вероятно, в результате вселения этих видов сюда случайно попал и амурский чебачок. В настоящее время в озере эти виды широко распространены (табл. 1). Аналогичная ситуация возникла в результате формирования ихтиофауны водохранилища Гоцатлинской ГЭС. В течение 2006–2015 гг. Дагестанским филиалом ПАО «РусГидро» проведено масштабное зарыбление водохранилищ ГЭС, находящихся на территории Дагестана: в частности, высажено ~1.8 млн экз. молоди карпа, белого амура, радужной форели, а также интродуцированы кормовые ракообразные семейств Gammaridae и Mysidae. По информации

местных природопользовательских организаций, посадочный материал получен из прудовых хозяйств Калмыкии. По-видимому, в результате проводимых мероприятий по интродукции карпа и белого амура в водохранилища ГЭС на р. Сулак сюда могли случайно вселить амурского чебачка и корейскую востробрюшку (табл. 1).

Согласно результатам морфологического анализа (табл. 2), амурский чебачок из водоемов и водотоков Дагестана соответствует диагностическим признакам *P. parva* из водоемов исторической части ареала (Никольский, 1956; Karabanov et al., 2010). По большинству изученных признаков все выборки довольно схожи между собой, а наблюдаемая вариабельность некоторых пластических признаков, вероятно, в первую очередь вызвана условиями обитания рыб, в частности наличием течения и мутности воды, как это отмечено и для популяций вида в бассейне р. Дон (Karabanov et al., 2010). Невысокую морфологическую изменчивость выборок из Дагестана, по сравнению с исторической частью ареала, можно объяснить небольшим числом особей, изначально попавших в водоемы (“эффект основателя”) или низкой изменчивостью интродуцентов, подвергшихся сильному давлению отбора (эффект “бутылочного горлышка”) за пределами исторического ареала.

Вероятным центром происхождения амурского чебачка для популяций Европейской части России служит бассейн р. Амур. По имеющимся генетическим данным (Karabanov et al., 2021), в водоемах Северного Кавказа и на прилегающих территориях в настоящее время обнаружен только гаплотип “А” (по гену *COI* mtDNA), исторически соответствующий российской части бассейна р. Амур и северо-восточным районам Китая. Альтернативный путь вселения через Южную и Центральную Европу в данном случае менее вероятен, поскольку этот коридор интродукции, по-видимому, связан с происхождением материнской популяции из бассейна р. Янцзы и маркируется гаплотипом “В” (присутствует по другую сторону Кавказского хребта — в Азербайджане) (Karabanov et al., 2021).

Исходя из образа жизни и высокой экологической пластичности амурского чебачка можно прогнозировать дальнейшее расширение ареала *P. parva* в Прикаспийском регионе. Этот вид легко переносит дефицит кислорода и высокие летние температуры воды, что в условиях глобальных климатических изменений и трансформаций речных экосистем может привести к расширению ареала вида-вселенца (Carosi et al., 2021). Имеет значительный репродуктивный потенциал, обладая высокой плодовитостью, нетребовательностью к нерестовому субстрату и порционным нерестом. Причем самцы активно охраняют кладку.

Молодь амурского чебачка ведет стайный образ жизни на заросших участках, что снижает пресс хищников. Также следует добавить широкий спектр питания — от зоопланктона, бентоса, искусственных кормов и детрита до активного поедания плавников и покровов других рыб, а также потребление икры и молоди других рыб и даже каннибализм (Дгебуадзе и др., 2018). Таким образом, для водоемов и водотоков Дагестана можно прогнозировать дальнейшее освоение новых мест обитания и формирование многочисленных популяций, особенно в местах с бедной нативной фауной (как в реках Каспийского бассейна) или со значительным нарушением естественных биотопов (как в антропогенно-трансформированных озерах и водохранилищах).

Из-за особенностей биологии амурского чебачка его роль как потенциального кормового объекта хищных видов рыб невелика, хотя этот вид и может встречаться в питании хищников и рыбоядных птиц (Rosacchi et al., 1993). Есть данные (Lemmens et al., 2015), что рыбы-ихтиофаги способны существенно снизить численность и биомассу амурского чебачка в водоеме. Однако в силу высоких репродуктивных возможностей и четко выраженного оборонительного поведения этот вид слабо поддается регуляции хищниками. Перспективным методом для контроля численности амурского чебачка может стать выпуск в природную среду стерильных полиплоидных особей, полученных методами хромосомной инженерии (Дгебуадзе и др., 2018). Для снижения риска дальнейшего распространения амурского чебачка необходимо просвещение населения о недопустимости выпуска этих рыб в водоемы, а также строгий контроль объектов аквакультуры.

Выводы. В водоемах и водотоках Дагестана обнаружен новый для фауны вид карповых рыб — амурский чебачок *Pseudorasbora parva*. В настоящее время этот вид-вселенец получил широкое распространение и сформировал популяции с достаточной высокой численностью в реках Каспийского бассейна. Вероятный вектор инвазии связан с хозяйственной деятельностью, сопровождавшейся непреднамеренной, возможно, множественной интродукцией амурского чебачка с объектами аквакультуры. Обнаружение большого количества молоди и половозрелых рыб с хорошо развитыми гонадами может свидетельствовать об успешном воспроизводстве амурского чебачка в водных объектах Дагестана и служить предпосылкой к прогнозу дальнейшего увеличения численности и распространению по Северо-Кавказскому региону.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность заместителю директора по научной работе Государственного природного заповедника “Дагестанский” Г.С. Джамирову

за помощь в организации и проведении работ, а также двум анонимным рецензентам за ценные дополнения и замечания при подготовке публикации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственных заданий Прикаспийского института биологических ресурсов ДФИЦ РАН и Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, темы № 122032200284-2, 121051100104-6 и 21051100109-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдусаматов А.С., Абдурахманов Г.М., Карпюк М.И. 2004. Современное состояние и эколого-экономические перспективы развития рыбного хозяйства в Западно-Каспийском регионе России. М.: Наука.
- Богущая Н.Г., Кудерский Л.А., Насека А.М., Сподарева В.В. 2004. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. 2015. Распространение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) в водоемах Кавказа // Экол. вест. Сев. Кавказа. Т. 11. № 2. С. 55.
- Кудерский Л.А. 2001. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 1. С. 6.
- Мовчан Ю.В. 2011. Риби України (визначник-довідник). Київ: Золоті ворота.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949. М.: Изд-во АН СССР.
- Пашков А.Н., Плотников Г.К., Шутков И.В. 2004. Новые данные о составе и распространении видов — акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоемов Северо-Западного Кавказа // Изв. ВУЗов. Северо-Кавказский регион. № S1. С. 46.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть.
- Строганова Н.З. 1994. Результаты и проблемы акклиматизации гидробионтов // Рыбоводство и рыболовство. № 3. С. 10.
- Хатухов А.М., Шахмурзов М.М. 1996. Ихтиофауна бассейна реки Терек // Рыбоводство и рыболовство. № 1. С. 17.
- Britton J.R. 2022. Contemporary perspectives on the ecological impacts of invasive freshwater fishes // J. Fish Biol. V. 101. P. 15240. <https://doi.org/10.1111/jfb.15240>
- Carosi A., Ghetti L., Lorenzoni M. 2021. The role of climate changes in the spread of freshwater fishes: implications for alien cool and warm-water species in a Mediterranean

- nean Basin // Water. V. 13. P. 347.
<https://doi.org/10.3390/w13030347>
- Combe M., Cherif E., Charrier A. et al. 2022. Towards unravelling the Rosette agent enigma: Spread and emergence of the co-invasive host-pathogen complex, *Pseudorasbora parva* – *Sphaerothecum destruens* // The Science of the Total Environment. V. 806. № Pt2. 150427.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150427>
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Slyn'ko Yu.V. 2010. New finds of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temm. et Schl., 1846) in the European Part of Russia // Rus. J. Biol. Invasions. V.1. № 3. P. 156.
<https://doi.org/10.1134/S2075111710030021>
- Karabanov D.P., Kodukhova Y.V., Pashkov A.N. et al. 2021. "Journey to the West": Three phylogenetic lineages contributed to the invasion of Stone moroko, *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) // Rus. J. Biol. Invasions. V. 12. № 1. P. 67.
<https://doi.org/10.1134/S2075111721010070>
- Lemmens P., Mergeay J., Vanhove T. et al. 2015. Suppression of invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* by native pike *Esox lucius* in ponds // Aquat. Conserv. V. 25. № 1. P. 41.
<https://doi.org/10.1002/aqc.2479>
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S. et al. 2018. More than "100 worst" alien species in Europe // Biol. Invasions. V. 20. № 6. P. 1611.
<https://doi.org/10.1007/s10530-017-1651-6>
- Rabazanov N.I., Barkhalov R.M., Rabazanov R.N., Markevich G.N. 2022. State of the population of Kezenoi-Am Trout (*Salmo trutta ezenami* Berg, 1948) and the forecast of the development of the ecological situation in lake Kezenoi-Am // Arid Ecosystems. V. 12. № 1. P. 113.
<https://doi.org/10.1134/S2079096122010085>
- Starsev A.V., Korchunov A.A., Rabazanov N.I., Rabazanov R.N. 2019. Ecology and distribution of the Amur Chebachok *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) as a biologically invasive species in the delta and estuarine coast of the river Don // South of Russia: ecology, development. V. 14. № 3. P. 6.
<https://doi.org/10.18470/1992-1098-2019-3-6-16>
- Rosecchi E., Crivelli A.J., Catsadorakis G. 1993. The establishment and impact of *Pseudorasbora parva*, an exotic fish species introduced into Lake Mikri Prespa (north-western Greece) // Aquat. Conserv. V. 3. P. 223.
<https://doi.org/10.1002/aqc.3270030306>
- Zanden M.J.V., Lapointe N.W.R., Marchetti M.P. 2015. Non-indigenous fishes and their role in freshwater fish imperilment // Conservation of Freshwater Fishes. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 238.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139627085.009>

Distribution of Topmouth Gudgeon *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) in Waterbodies and Watercourses of Republic of Dagestan, Russia

R. M. Barkhalov^{1, 2, *}, I. A. Stolbunov^{3, **}, O. N. Artayev³, I. S. Turbanov^{3, 4},
 N. I. Rabazanov¹, M. V. Khlopkova¹, and D. P. Karabanov³

¹Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

²State Nature Reserve "Dagestansky", Makhachkala, Russia

³Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

⁴Cherepovets State University, Cherepovets, Russia

*e-mail: barkhalov.ruslan@yandex.ru

**e-mail: sia_borok@mail.ru

The study provides information on the modern distribution of a species alien to the ichthyofauna of Republic of Dagestan, topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Cyprinidae). It has been established that this species is found in the rivers Manasozen, Gamriozen, Ulluchay, Rubas, Avar Koisu (a tributary of the Sulak River, in the area of the Gotsatinskaya HPP), as well as in Lake Mochokh. The wide distribution of *P. parva* is associated with ecological plasticity, migratory activity, high growth rate, accelerated puberty and high level of survival of the offspring of this species of fish.

Keywords: biological invasions, alien species, topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, Dagestan, new findings, morphology

УДК 581.351

СРАВНЕНИЕ КРИОРЕЗИСТЕНТНОСТИ ТЕСТИКУЛЯРНЫХ И УРИНАЛЬНЫХ СПЕРМАТОЗОИДОВ ЖАБЫ *Bufo bufo* (Amphibia, Anura, Bufonidae) В ПРОЦЕССЕ МЕДЛЕННОГО ЗАМОРАЖИВАВАНИЯ

© 2023 г. Н. В. Шишова^{a, *}, С. А. Каурова^a, В. К. Утешев^a, Э. Н. Гахова^a

^aИнститут биофизики клетки Российской академии наук Пущинского научного центра биологических исследований Российской академии наук, Пущино, Московская обл., Россия

*e-mail: cryopreservation@list.ru

Поступила в редакцию 03.10.2022 г.

После доработки 30.11.2022 г.

Принята к публикации 05.12.2022 г.

Проведено сравнительное исследование морфофункциональных показателей тестикулярных (не-активированных) и уринальных (активированных) сперматозоидов обыкновенной жабы *Bufo bufo* (L., 1758) до и после криоконсервации. Криоконсервацию осуществляли медленным способом. В качестве криопротекторов использовали 10%-ную сахарозу и 12%-ный диметилформамид. Показано, что пул тестикулярных сперматозоидов содержит значительно больше клеток с аномальной морфологией и до, и после криоконсервации. Осмотичность базовой среды для криозащитного раствора (раствор Рингера для амфибий – 230 мОсм или уринальная плазма – 45 мОсм) оказывала незначительное влияние на выживаемость тестикулярных и уринальных сперматозоидов в процессе криоконсервации. Сравнение морфофункциональных характеристик сперматозоидов до и после замораживания–оттаивания свидетельствует, что криорезистентность тестикулярных и активированных уринальных сперматозоидов различается слабо.

Ключевые слова: сперматозоиды, криоконсервация, бесхвостые амфибии, *Bufo bufo*

DOI: 10.31857/S0320965223040204, **EDN:** SEFTeq

Амфибии – неотъемлемая часть биоценозов пресноводных водоемов России. В течение нескольких последних десятилетий и в России, и во всем мире наблюдается беспрецедентно быстрое и глобальное сокращение численности и биоразнообразия амфибий, превышающей скорость сокращения биоразнообразия прочих таксонов позвоночных¹ (Beebe and Griffiths, 2005). Среди причин вымирания называют сокращение пригодных для амфибий биотопов и фрагментацию ареалов, происходящую вследствие антропогенных воздействий, изменение климата, загрязнение внутренних водоемов тяжелыми металлами, эпидемии и другие факторы (Beebe, Griffiths, 2005; Gardner et al., 2009; Юшкова и др., 2018). Перечисленные негативные процессы делают крайне актуальной разработку методов сохранения биоразнообразия амфибий, в том числе и создание генетических криобанков. Хранящаяся в

криобанках гермоплазма редких и исчезающих видов амфибий может служить гарантом сохранения генофонда и вспомогательным инструментом для поддержания биоразнообразия в искусственно разводимых популяциях (Clulow J., Clulow S., 2016; Uteshev et al., 2019). Разработка методов криоконсервации спермы бесхвостых амфибий началась в 90-х годах прошлого столетия, генетический материал для криоконсервации в этих исследованиях получали из семенников декапитированных самцов (Browne et al., 1998). Такой способ взятия биоматериала крайне нежелателен при работе с малочисленными и редкими видами. Альтернативный вариант – прижизненное получение уринальной спермы амфибий методом гормонально индуцированной спермации (Guy et al., 2020). В связи с этим, вслед за первыми успехами по криоконсервации сперматозоидов, полученных из семенников, появились исследования, посвященные криоконсервации уринальной спермы амфибий (Hopkins, Herr, 2008; Shishova et al., 2011).

Однако, применение разработанных методов замораживания тестикулярных сперматозоидов настоящих жаб (Bufonidae) для криоконсервации

Сокращения: ДМФА – диметилформамид; РА – раствор Рингера для амфибий; УП – уринальная плазма.

¹ IUCN. 2021. The IUCN Red List of threatened species. Version 2020-3. Available at <https://www.iucnredlist.org>.

уринальной спермы показало низкую эффективность (Langhorne et al., 2013; Poo, Hinkson, 2019; Burger et al., 2022). Даже в наиболее удачных вариантах оплодотворяющая способность криоконсервированной уринальной спермы жаб не превышает 15%, что недостаточно для применения метода в практике искусственного разведения этих животных. Исследователи связывают такой результат с различием физиологического состояния сперматозоидов в семенниках и уринальной сперме. В семенниках сперма неподвижна, в то время как в момент спермации происходит резкая смена физико-химических параметров окружающей среды, что инициирует ряд физиологических и биохимических событий, приводящих к активации подвижности. Предполагается, что данные физиологические и биохимические изменения могут снижать толерантность сперматозоидов жаб к замораживанию и быть причиной низкого качества криоконсервированной уринальной спермы (Kouba et al., 2003; Kouba, Vance, 2009). Помимо этого, в процессе криоконсервации уринальной спермы клетки подвергаются двойному циклу активации-реактивации, что также может негативно влиять на физиологическое состояние сперматозоидов (Kouba, Vance, 2009).

Сравнительный анализ жизнеспособности и морфофизиологических характеристик тестикулярных и уринальных сперматозоидов проводили до и после криоконсервации. Самцов обыкновенной (серой) жабы отлавливали во время естественного нереста на юге Московской обл. Уринальную сперму собирали через 3–5 ч после введения гонадотропного гормона (подкожно 25 мкг “Сурфагон”, Россия). Тестикулярную сперму получали мацерированием изолированных семенников, к мацерату добавляли либо раствор “Рингер для амфибий” (РА: 0.113 M NaCl, 1 mM CaCl₂, 2 mM KCl, 3.6 mM NaHCO₃; pH – 7.4; осмоляльность 230 мОсм), либо УП в объеме 0.2–0.4 мл.

УП получали центрифугированием уринальной спермы (5 мин, 4000g), супернатант отбирали и использовали для приготовления криозащитных растворов или суспендирования тестикулярных сперматозоидов. Осмоляльность заготовленного пула УП была 45 мОсм. Осмоляльность измеряли на криоосмометре KNAUER.

Криозащитные среды готовили либо на основе РА, либо УП. В качестве криопротекторов использовали ДМФА и сахарозу, конечная концентрация в криосуспензии достигала 12 и 10% соответственно. В криозащитный раствор на основе РА дополнительно добавляли 0.5% бычьего сывороточного альбумина.

Для приготовления криосуспензии к суспензии тестикулярных сперматозоидов либо к уринальной сперме добавляли равный объем криозащитного раствора с удвоенной концентрацией

криопротекторов при температуре 0°C. Криосуспензию фасовали в соломинки по 0.2 мл и замораживали в парах азота (–45°C) в течение 10 мин. Средняя скорость охлаждения была ~4–5°C/мин. Затем соломинки погружали в жидкий азот. Образцы спермы оттаивали на водяной бане (38°C) в течение 9 с до момента таяния льда. Образец извлекали из соломинки, помещали на охлажденное (0°C) часовое стекло и добавляли 5 объемов активирующего раствора (1 часть РА, 9 частей дистиллированной воды) в несколько этапов.

Жизнеспособность сперматозоидов оценивали по подвижности, целостности клеточных мембран и морфологическому состоянию. Целостность клеточных мембран определяли методом двойного флуоресцентного окрашивания с помощью набора Live/Dead Viability Kit (7007, Molecular Probes), по стандартной методике (Shishova et al., 2011). Подвижность оценивали визуально с помощью световой микроскопии (Axioscop 40FL, Carl-Zeiss; увеличение ×200). Морфологию исследовали под увеличением ×400. При анализе морфологии обращали внимание на наличие атипичных сперматозоидов (рис. 1).

Результаты представляли в виде среднего арифметического и стандартной ошибки среднего ($M \pm m$). Различия между группами оценивали по критерию Стьюдента (непарный анализ) в составе пакета статистических программ Prism 5.0 для Windows (GraphPadSoftware, США). Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

В первом эксперименте сравнивали морфофункциональные показатели нативных (незамороженных) образцов спермы. Уринальные сперматозоиды находились в естественной среде – УП. Тестикулярные образцы исследовали в виде суспензий, используя две среды суспендирования. В первом случае средой суспендирования служил РА, раствор, приближенный по составу солей и осмотичности к плазме крови и межклеточным жидкостям амфибий (~230 мОсм), во втором – УП (~45 мОсм), что позволяло сравнить физиологию тестикулярных и уринальных сперматозоидов в идентичной среде.

Полученные результаты показали, что и подвижность, и целостность клеточных мембран сперматозоидов в уринальной сперме значительно превышали подвижность тестикулярных сперматозоидов, независимо от среды суспендирования последних (табл. 1). Не отмечено различий в целостности клеточных мембран тестикулярных сперматозоидов, суспендированных в различных средах, в то же время подвижность тестикулярных образцов в УП была ожидаемо выше, чем в РА.

Анализ морфологических характеристик тестикулярного пула сперматозоидов выявил значительное количество клеток с дефектами независимо от среды суспендирования, общее количество ано-

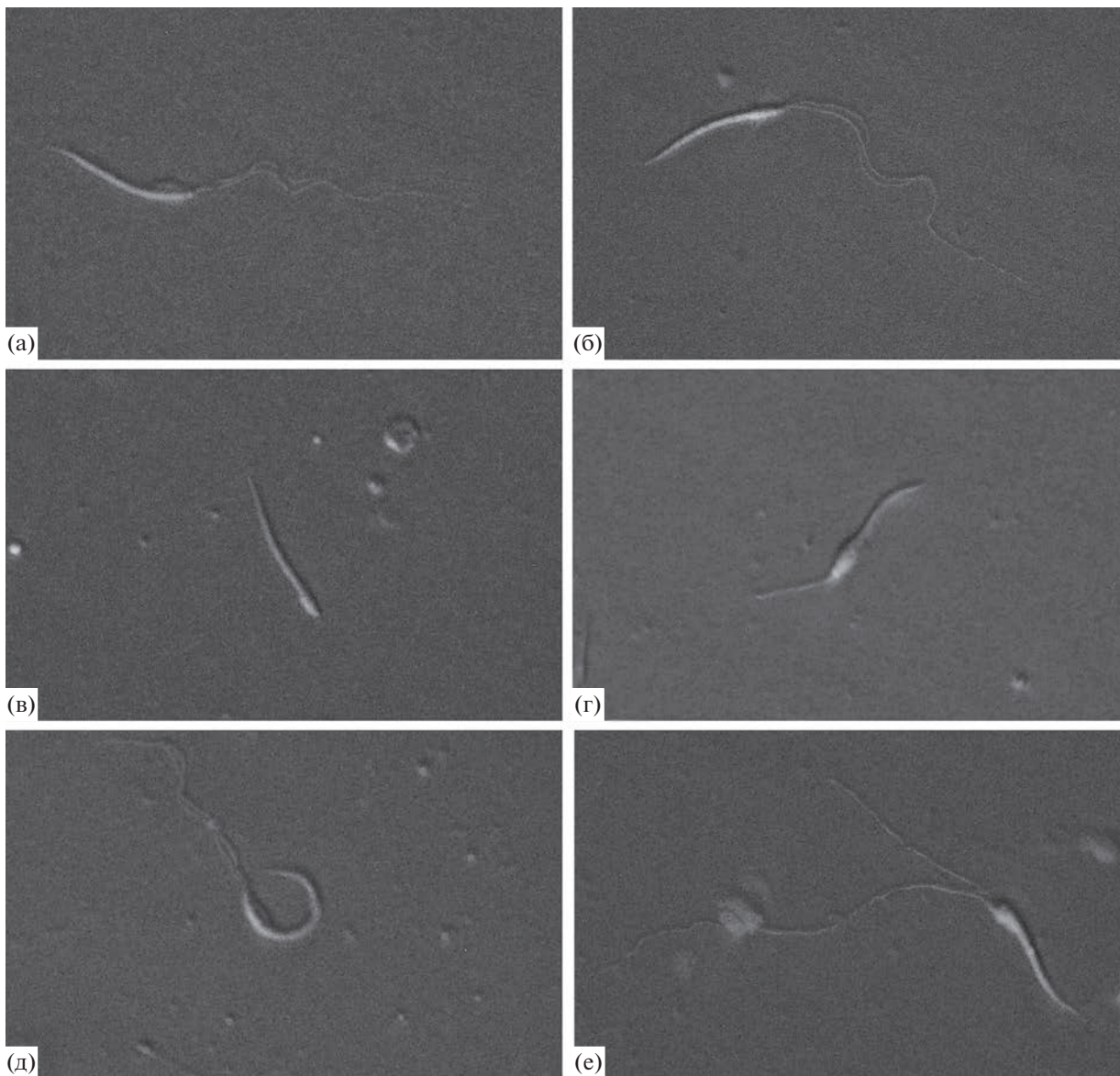


Рис. 1. Сперматозоиды обыкновенной жабы (*Bufo bufo*): а, б — морфологически нормальные, в — лишенные хвоста, г — с обломанным хвостом, д — свернутые в кольцо, е — с продольным разрывом ундулирующей мембраны.

мальных сперматозоидов достигало 27–47%. В уринальной сперме количество аномальных сперматозоидов не превышало 2.0–2.5%.

В следующем эксперименте исследовали криорезистентность сперматозоидов серой жабы, для чего проводили криоконсервацию тестикулярных и уринальных сперматозоидов. Для криоконсервации использовали два криозащитных раствора, идентичных по составу и концентрации криопротекторов (сахароза и ДМФА), но различающихся по составу и осмоляльности базовых сред (РА и УП). РА по осмоляльности соответствует естественному окружению тестикулярных сперматозоидов в организме животного, УП — более физиологична для уринальных образцов.

Такой подход позволяет сравнить криорезистентность образцов, хотя оптимальная базовая среда для криозащиты тестикулярных и уринальных сперматозоидов может различаться.

Подвижность замороженно-оттаянных уринальных сперматозоидов была достоверно выше по сравнению с тестикулярными (табл. 1). Однако, сопоставление подвижности до и после криоконсервации показало, что снижение этого параметра в процессе криоконсервации для тестикулярной спермы меньше, чем для уринальной. Показатели целостности клеточных мембран уринальных и тестикулярных сперматозоидов после криоконсервации не различались, также не выявлено достоверных различий в снижении это-

Таблица 1. Функциональные и морфологические показатели нативных и замороженно-оттаянных тестикулярных и уринальных сперматозоидов *Bufo bufo*, суспендированных и замороженных в растворе на основе РА или в УП

Морфофункциональные показатели, %	Образец, раствор суспендирования			
	Тестикулярные сп.		Уринальные сп.	
	РА	УП	РА	УП
Нативные образцы				
Подвижность	20.1 ± 3.4**	30.8 ± 5.8*, **	—	90.4 ± 2.4*
ЦКМ	91.3 ± 1.5	92.5 ± 1.3*	—	98.3 ± 0.3*
Бесхвостые сп.	20.4 ± 4.7	25.1 ± 5.8	—	0.3 ± 0.2
Сломанные хвосты	4.6 ± 4.1	8.9 ± 3.5*	—	1.2 ± 0.8*
ПРУМ	Нет	Нет	—	Нет
Кольца	2.7 ± 1.9**	12.6 ± 3.6*, **	—	0.6 ± 0.4*
Замороженно-оттаянные образцы				
Подвижность	17.3 ± 3.1*	15.2 ± 3.3*	26.5 ± 3.8*	30.3 ± 4.3*
ЦКМ	45.5 ± 2.2	46.7 ± 4.4	40.8 ± 4.1	38.3 ± 3.3
Бесхвостые сп.	48.3 ± 4.9*	48.3 ± 2.8*	10.8 ± 1.2*	11.6 ± 3.1*
Сломанные хвосты	23.3 ± 2.1	25.0 ± 3.7	5.2 ± 2.6	7.3 ± 3.2
ПРУМ	Нет	Нет*	0.7 ± 0.5*	3.5 ± 1.5*, **
Кольца	4.3 ± 1.3*	5.3 ± 1.3*	Нет*	0.3 ± 0.3*

Примечание. РА — раствор Рингера для амфибий; УП — уринальная плазма; сп — сперматозоиды, ЦКМ — целостность клеточной мембраны (определение методом окрашивания витальными красителями), ПРУМ — продольный разрыв ундулирующей мембраны (рис. 1ж). Даны средние и их ошибка при $n = 10$.

* Достоверные различия в показателях разных образцов спермы (тестикулярной или уринальной), суспендированных в идентичной среде.

** Достоверные различия в показателях идентичных образцов, суспендированных в разных средах.

го показателя в процессе криоконсервации, хотя наблюдалась тенденция более высокой сохранности мембран в тестикулярных образцах. Морфология уринальных сперматозоидов в процессе криоконсервации сохранялась лучше, чем тестикулярных (табл. 1). Все это свидетельствует, что криорезистентность уринальных сперматозоидов в целом сопоставима с тестикулярными.

Базовая среда криозащитного раствора оказала слабое влияние на выживаемость сперматозоидов в процессе криоконсервации. Анализ различных морфологических aberrаций показал, что в тестикулярной сперме достоверно выше количество бесхвостых сперматозоидов (рис. 1в), сперматозоидов с обломанным хвостом (рис. 1г) и сперматозоидов, свернутых в кольцо (рис. 1д). В то же время, повреждение сперматозоидов, которое назвали “продольным разрывом ундулирующей мембраны” (рис. 1ж), зафиксировано исключительно в замороженно-оттаянных образцах уринальной спермы. Причем, при криоконсервации в криопротектирующем растворе на основе УП количество таких сперматозоидов было достоверно выше, чем в образцах, криоконсервированных в криозащитном растворе на основе РА (табл. 1).

Можно предположить, что криорезистентность данной клеточной структуры снижается при пониженной осмоляльности раствора.

Выводы. Криорезистентность тестикулярных и уринальных сперматозоидов обыкновенной жабы приблизительно одинакова, следовательно, предположение, что активированная (уринальная) сперма хуже выдерживает криоконсервацию, не подтвердилось. При этом пул тестикулярных сперматозоидов имеет в своем составе значительное количество незрелых и дефектных клеток, т.е. качество замороженно-оттаянной тестикулярной спермы ниже, чем уринальной. Кроме того, показано, что осмоляльность базовой среды криозащитного раствора оказывает незначительное влияние на выживаемость сперматозоидов обыкновенной жабы в процессе криоконсервации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного проекта № 122041100276-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Юшкова Е.А., Боднар И.С., Шадрин Д.М. и др. 2018. Цитогенетические и молекулярно-генетические показатели в популяциях бесхвостых амфибий (*Rana arvalis* Nilsson) в условиях радиоактивного и химического загрязнения водной среды // Биология внутр. вод. № 3. С. 83.
https://doi.org/10.1134/S0320965218030233
- Beebee T.J.C., Griffiths R.A. 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? // Biol. Conserv. V. 125. P. 271.
https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.04.009
- Browne R.K., Clulow J., Mahony M., Clark A. 1998. Successful recovery of motility and fertility of cryopreserved cane toad (*Bufo marinus*) sperm // Cryobiology. V. 37. P. 339.
https://doi.org/10.1006/cryo.1998.2129
- Burger I.J., Lampert S.S., Kouba C.K. et al. 2022. Development of an amphibian sperm biobanking protocol for genetic management and population sustainability // Cons. Physiol. V. 10. Iss. 1. coac032.
https://doi.org/10.1093/conphys/coac032
- Clulow J., Clulow S. 2016. Cryopreservation and other assisted reproductive technologies for the conservation of threatened amphibians and reptiles: bringing the ARTs up to speed // Reprod. Fertil. Devel. V. 28. № 8. P. 1116.
https://doi.org/10.1071/RD15466
- Gardner T.A., Barlow J., Chazdon R. et al. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world // Ecol. Lett. V. 12. P. 561.
https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x
- Guy E.L., Gillis A.B., Kouba A.J. et al. 2020. Sperm collection and cryopreservation for threatened newt species // Cryobiology. V. 94. P. 80.
https://doi.org/10.1016/j
- Hopkins B.K., Herr C. 2008. Cryopreservation of frog (*Ranapiens*) sperm cells collected by non-lethal methods // Reprod. Fertil. Devel. V. 20. № 1. P. 120.
https://doi.org/10.1071/RDv20n1Ab78
- Kouba A.J., Vance C.K. 2009. Applied reproductive technologies and genetic resource banking for amphibian conservation // Reprod. Fertil. Devel. V. 21. № 6. P. 719.
https://doi.org/10.1071/RD09038
- Kouba A.J., Vance C.K., Frommeyer M.A., Roth T.L. 2003. Structural and functional aspects of *Bufo americanus* spermatozoa: Effects of inactivation and reactivation // J. Exp. Zool. V. 295. № 2. P. 172.
https://doi.org/10.1002/jez.a.10192
- Langhorne C.J., Calatayud N.E., Kouba A.J. et al. 2013. Cryoconservation: successful sperm cryopreservation and developmental outcomes using endangered North American amphibians // Cryobiology. V. 67. № 3. P. 405.
https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2013.09.032
- Poo S., Hinkson K.M. 2019. Applying cryopreservation to anuran conservation biology // Conserv. Sci. Pract. V. 1. e91.
https://doi.org/10.1111/csp2.91
- Shishova N.V., Uteshev V.K., Kaurova S.A. et al. 2011. Cryopreservation of hormonally induced sperm for the conservation of threatened amphibians with *Rana temporaria* as a model research species // Theriogenol. V. 75. № 2. P. 220.
https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2010.08.008
- Uteshev V.K., Gakhova E.N., Kramarova L.I. et al. 2019. Cryobanking of amphibian genetic resources in Russia: past and future // Russ. J. Herpetol. V. 26. № 6. P. 319.
https://doi.org/10.30906/1026-2296-2019-26-6-319-324

Comparison of Cryoresistance of Testicular and Urinal Spermatozoa of the Toad *Bufo bufo* (Amphibia, Anura, Bufonidae) during Slow Freezing

N. V. Shishova¹*, S. A. Kaurova¹, V. K. Uteshev¹, and E. N. Gakhova¹

¹Institute of Cell Biophysics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow Region, Russia

*e-mail: cryopreservation@list.ru

A comparative study of the morphofunctional parameters of testicular (non-activated) and urinal (activated) spermatozoa of the common toad *Bufo bufo* (L., 1758) before and after cryopreservation was carried out. Cryopreservation was performed by a slow method. Sucrose (10%) and dimethylformamide (12%) were used as cryoprotectants. It was shown that the pool of testicular spermatozoa contains significantly more cells with abnormal morphology both before and after cryopreservation. The osmoticity of the base medium for the cryoprotective solution (Ringer's solution for amphibians – 230 mOsm or urinal plasma – 45 mOsm) had little effect on the survival of testicular and urinal spermatozoa during cryopreservation. Comparison of the morphological and functional characteristics of spermatozoa before and after freezing-thawing indicates that the cryoresistances of testicular and urinal spermatozoa differ slightly.

Keywords: cryopreservation, sperm, anurans, *Bufo bufo*