



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 17, номер 3, 2024

Структура и функционирование водных экосистем

- Трансформация планктонных биоценозов антропогенно нагруженного водоема
Е. Ю. Афонина, Н. А. Ташлыкова 369
-

Водная флора и фауна

- Распространение видов сем. Najadaceae в Забайкалье в связи с климатическими факторами
Б. Б. Базарова, Е. В. Чемерис, А. А. Бобров 381
-

Биология, морфология и систематика гидробионтов

- Вариабельность морфологических признаков быстринок рода *Alburnoides* (Pisces, Leuciscidae) из водотоков юга России
Р. Е. Белогурова, Е. П. Карпова 392
- Алтайские османы рода *Oreoleuciscus* и африканские усачи комплекса *Barbus intermedius*: общие особенности морфологических различий рыбадных и нерыбадных форм в условиях симпатрии
А. Н. Мироновский, Е. Е. Слынько 401
- Эколого-анатомическая характеристика растений прибрежных отмелей водотоков и водоемов Нижнего Приамурья
Д. Ю. Цыренова 410
-

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

- Особенности видового состава, обилия и биотического распределения моллюсков сем. Sphaeriidae в реках с высокой озерностью водосборов (на примере водотоков бассейна Онежского озера)
И. А. Барышев, А. А. Фролов 418
- Структура зоопланктоценозов водоемов зоогенного происхождения разного типа на особо охраняемой природной территории
А. Л. Сиротин, М. В. Сиротина 431
-

Ихтиология

- Влияние изменений температуры поверхности моря на развитие шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) (Pisces: Clupeidae), обитающего на юго-западном шельфе Крыма
Е. Б. Мельникова, А. В. Мельников 442

Водная токсикология

Способность брюхоногих моллюсков оз. Байкал к поглощению и выведению частиц микропластика с разной морфологической структурой <i>С. А. Бирицкая, Е. М. Долинская, М. А. Масленникова, Л. Б. Бухаева, В. А. Пушница, Я. К. Ермолаева, А. В. Лавникова, Д. И. Голубец, С. А. Назарова, Д. Ю. Карнаухов, Е. А. Зилев</i>	452
Выделение, идентификация и характеристика микромицета <i>Penicillium chrysogenum</i> SR–1.3 с альгицидной активностью <i>Н. Г. Медведева, Т. Б. Зайцева, И. Л. Кузикова, О. Г. Тимофеева, И. С. Чернов</i>	458
Радиоэкологические исследования озерной лягушки (<i>Pelophylax ridibundus</i>) в водоемах Среднего Урала <i>М. Я. Чеботина, В. П. Гусева, Д. Л. Берзин</i>	469

Методы исследования

Определение последствий изменения климата для водных экосистем методами биотестирования: обзор <i>А. С. Олькова</i>	481
--	-----

Краткие сообщения

Новый для науки вид диатомовых водорослей <i>Buryatia strelnikovae</i> (Bacillariophyta) <i>С. И. Генкал, В. А. Габышев</i>	489
Находки водных сосудистых растений на о. Сахалин <i>М. О. Иванова, П. А. Волкова, А. А. Бобров</i>	495
Находка <i>Typha angustata</i> (<i>Typha</i> L., Typhaceae) в дельте р. Дон (Ростовская обл.) <i>А. Н. Краснова, Т. Н. Польшина</i>	498

ТРАНСФОРМАЦИЯ ПЛАНКТОННЫХ БИОЦЕНОЗОВ АНТРОПОГЕННО НАГРУЖЕННОГО ВОДОЕМА

© 2024 г. Е. Ю. Афолина^{а, *}, Н. А. Ташлыкова^а

*Институт природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского отделения
Российской академии наук, Чита, Россия*

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

Поступила в редакцию 14.01.2023 г.

После доработки 28.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Представлены результаты многолетних исследований водохранилища-охладителя Харанорской ГРЭС (Забайкальский край), условно разделенных на четыре периода в зависимости от нарастания мощности электростанции. Определены этапы развития фито- и зоопланктона, обусловленные влиянием техногенных и биотических факторов. Показана реакция планктонных сообществ на изменение тепловой нагрузки. Периоды интенсивной вегетации водорослей и массового развития беспозвоночных чередуются со значительным спадом численности и биомассы гидробионтов, что свидетельствует о нестабильном состоянии формирующейся техноэкосистемы водоема-охладителя.

Ключевые слова: техноэкосистема, водоем-охладитель, факторы среды, трансформация, фитопланктон, зоопланктон

DOI: 10.31857/S0320965224030012, EDN: ZQBECSJ

ВВЕДЕНИЕ

Водоем-охладитель — особый самостоятельный тип водного объекта, существенно отличающийся от всех типов естественных водоемов (Суздалева, Безносков, 2000), входит в состав сложной техноэкосистемы, представляющей собой комплекс взаимосвязанных биотических, абиотических и техногенных элементов (Протасов, 2014). В водоеме-охладителе существуют хорошо выраженные градиенты различных факторов, что позволяет исследовать многие общегидробиологические закономерности (Протасов и др., 2011; Lazareva et al., 2014). Повышенная относительно природных водоемов температура воды позволяет использовать их в качестве модельных объектов при прогнозировании изменений климата (Безносков, Суздалева, 2004; Лазарева, Соколова, 2013; De Senerpont Domis et al., 2013; Jeppesen et al., 2015).

Сукцессионное развитие экосистем техногенных и природных водоемов принципиально отличается, что обусловлено рядом специфических особенностей техногенных водоемов (Протасов и др., 2011), и не зависит от географического положения, морфометрии и происхождения водоема, а определяется изменениями в техногенной нагрузке, связанной с характером эксплуатации и водоснабжения энергетических станций (Без-

носков, Суздалева, 2005). Если для природных систем характерны поступательные изменения, приводящие к устойчивому климаксному состоянию, свойственному данной ландшафтно-климатической зоне, то в техногенных водоемах периоды интенсивных сукцессионных процессов чередуются с периодами относительной стабилизации (Суздалева, 2002). Состояние техногенного псевдоклимакса может сохраняться продолжительное время, пока относительно стабильными будут технические условия. Изменение этих условий приводит к прекращению существования “техногенных” сообществ, которые в результате сукцессионных процессов преобразуются в другие сообщества, обладающие уже иным составом и структурой (Мордухай-Болтовской, 1975; Протасов, 2014). При этом следует учитывать, что техногенные факторы накладываются на изменяющиеся климатические условия (Novoselova et al., 2020).

Водоохранилища-охладители — это принципиально иное экологическое явление, нуждающееся в определении специфики сукцессионного формирования с точки зрения фундаментальных знаний в области экологии и гидробиологии (Суздалева, 2002). Объект исследований — расположенное в условиях резко континентального климата наливное водохранилище-охладитель Харанорской ГРЭС (Забайкальский край). Ма-

лые водохранилища, не играющие большой роли в общем балансе пресных вод биосферы, не менее важны, чем крупные (как объекты теплоэлектростанций, объекты рекреации и пр.). Рассмотрение процесса превращения водных масс одного типа в другой в конкретных условиях среды, которые отличаются набором признаков, свойственных определенной ландшафтной зоне, а также изучение особенности формирования и развития биоты степного водохранилища-охладителя, интересно и актуально.

Цель работы — на основе многолетних наблюдений определить трансформацию планктонных биоценозов антропогенно нагруженного водоема. Многолетние исследования сообществ гидробионтов являются необходимым и важным для целей экологического мониторинга и прогноза состояния экосистем водохранилищ при различных вариантах его антропогенной нагрузки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследований. Харанорская ГРЭС — тепловая электростанция в Забайкальской энер-

госистеме мощностью 665 МВт. Станция вырабатывает >2.7 млрд кВт \times ч/год электроэнергии. Фактическая тепловая мощность достигает ~ 134 тыс. Гкал. Водоохранилище-охладитель ХГРЭС ($50^{\circ}51'12''$ с.ш.; $115^{\circ}40'41''$ в.д.) представляет собой наливной водоем прудового типа, образованный путем обвалования дамбами участка поймы р. Онон в месте впадения в нее р. Турга. Площадь водного зеркала при нормальном подпорном уровне (НПУ, 574 м Балтийской Системы (БС)) 4.1 км², объем водной массы 15.6 млн м³, периметр 8.6 км, средняя глубина 3.8 м. Заполнение и подпитка водоема в период открытой воды происходит за счет подачи воды из р. Онон по водоподводящему каналу, в период ледостава — из дренажного канала. Вода из пруда на станцию поступает через водозаборный канал и сбрасывается в водосбросный канал. Система технического водоснабжения станции смешанная (прямоточно-оборотная летом и полностью оборотная зимой) (рис. 1).

Периоды исследований. Исследования водохранилища проводили в течение различных периодов функционирования ГРЭС: период I — введение в эксплуатацию и работа энергоблока № 1

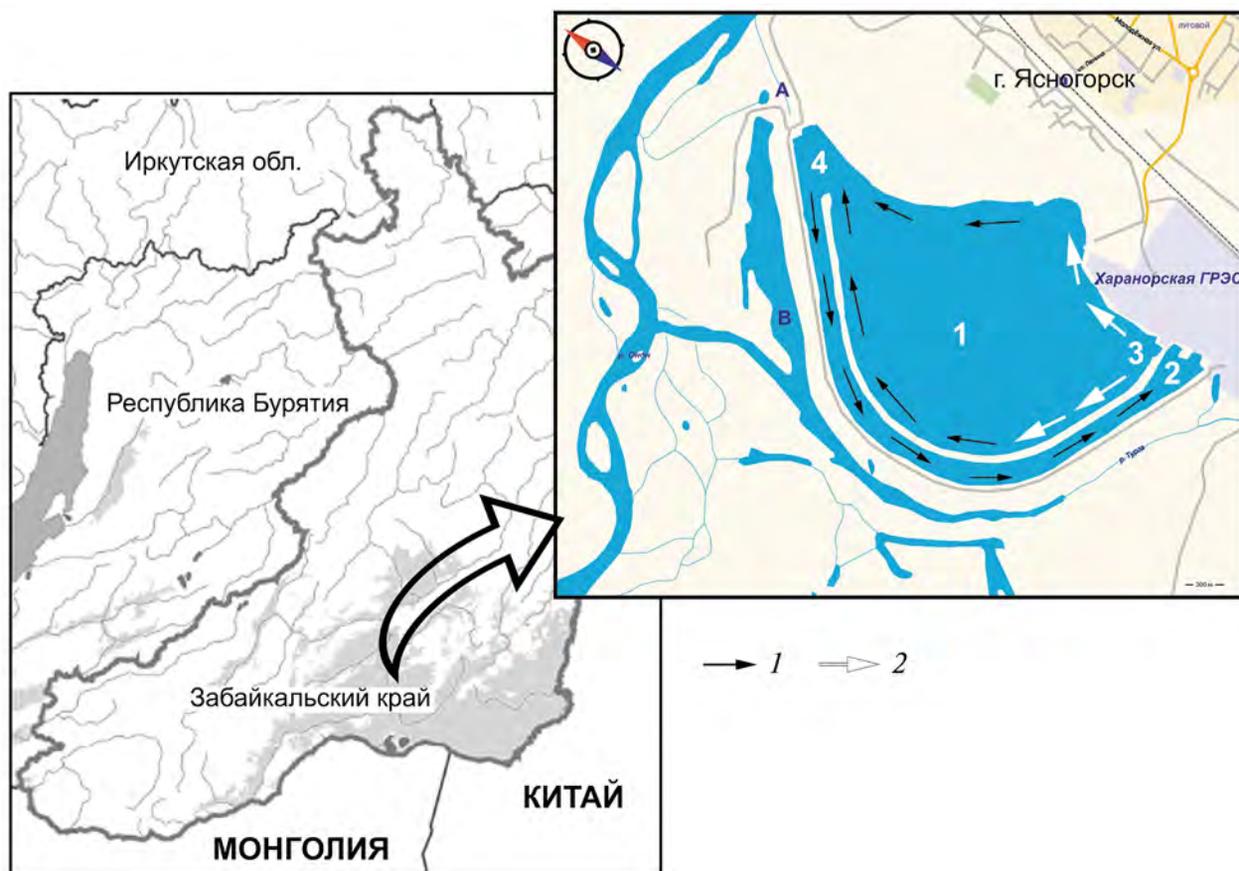


Рис. 1. Схема водохранилища-охладителя Харанорской ГРЭС. А — водоподводящий канал, В — дренажный канал. Станции отбора проб: 1 — центр, 2 — водозаборный канал, 3 — водосбросный канал, 4 — береговая насосная станция. 1 — охлаждение воды, 2 — подогрев воды.

(мощность 215 МВт) — 1995–1997 гг.; II — ЭБ № 2 (215 МВт) — 2001–2003 гг.; III — ЭБ № 3 (225 МВт) — 2012–2013 гг.; IV — переаттестация мощности ЭБ № 3 до 235 МВт — 2019–2021 гг.

Уровень воды в первые годы формирования водохранилища был крайне неустойчивым. Регистрировали отметки как ниже уровня мертвого объема (572.5 м БС), так и выше форсированного подпорного уровня (574.3 м БС). С 2010 г. среднегодовые отметки сохраняются на уровне НПУ (рис. 2а).

Разница **температуры воды** по акватории водоема варьировала от 0.2–2.7°C в периоде I до 3.8–8.5°C в периоде IV (рис. 2б). Самая прогретая часть — место выпуска теплового потока, который в основной своей массе движется в поверхностном метровом слое. За счет широкого выпуска, невысокой скорости течения и ветро-волновых процессов достигается хорошее перемешивание, что приводит к довольно высокой температуре придонных слоев. В связи с мелководностью разница в температурах по глубине

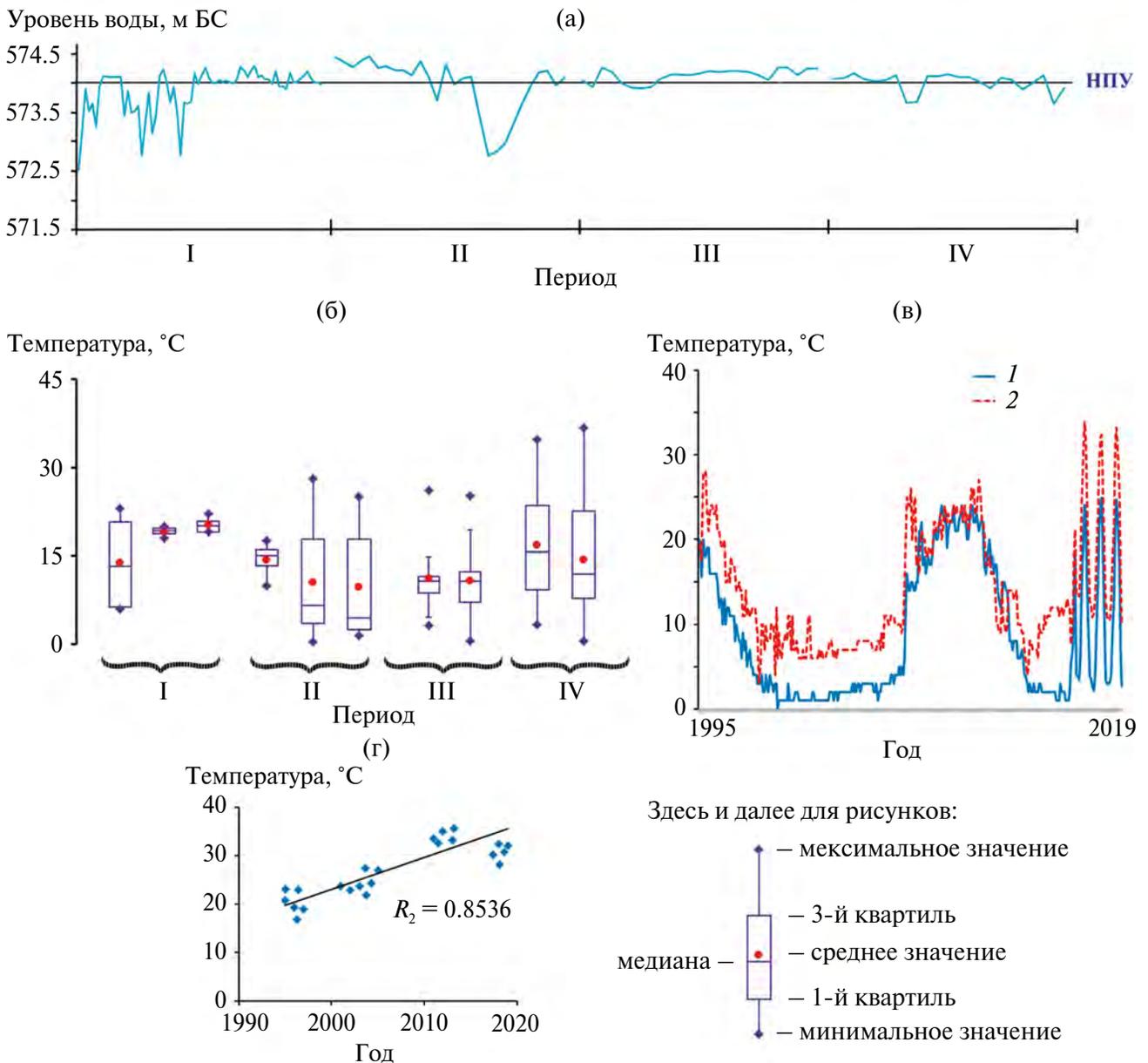


Рис. 2. Динамика среднемесячного уровня воды (а, м БС) и среднегодовой температуры воды (б) в разные периоды исследований, изменения температуры воды на входе (1) и выходе (2) из конденсатора (в), многолетняя динамика температуры воды в июле–августе на ст. 3 (г).

невелика (0.1–0.5°C весной и осенью и 1.6–5.8°C летом). Увеличение мощности станции способствовало увеличению разницы температур между закачиваемой (вход) к циркуляционным насосам водой и сбрасываемой после технологического процесса (выход) (от 5.3–7.6°C до 8.4–11.5°C) (рис. 2в). В многолетнем плане прослеживалось увеличение температуры в период наибольшего прогревания вод (июль–август) в районе сброса вод на $\geq 10^\circ\text{C}$ (рис. 2г). Выявлены отрицательные корреляционные зависимости с прозрачностью ($r = -0.97$, $p = 0.008$), уровнем воды ($r = -0.93$, $p = 0.05$) и положительная — с водообменом ($r = 0.89$, $p = 0.05$).

Сброс подогретых вод в водохранилище способствовал увеличению вегетационного сезона за счет более раннего прогрева весной (вторая декада апреля) и более позднего замерзания осенью (третья декада октября).

Водообмен. С начала работы станции увеличился объем перекачиваемой воды (от 161 520 тыс. до 509 305 тыс. м³/год) и интенсивность внутреннего водообмена (от 10 до 32–35 раз/год). Отмечена положительная корреляция с прозрачностью воды ($r = 0.87$, $p = 0.01$).

Наибольшие **глубины** сосредоточены в районе береговой насосной станции и центре водоема, в разные годы наибольшие глубины отбора проб были 1.8–5.8 м. Достоверных корреляционных зависимостей не выявлено.

Прозрачность воды изменялась от 0.5–1.0 (период I) до 0.7–4.5 м (период IV). Низкие показатели регистрировали в июле–августе, высокие — в октябре.

По **химическому составу** воды гидрокарбонатно-натриевые слабощелочные. В многолетнем аспекте наблюдали увеличение концентрации растворенного кислорода (от 6–10 до 9.6–14.2 мг/л) и общей минерализации (от 161.8–163.2 до 223–229 мг/л), за счет увеличения гидрокарбонатов, кальция, калия. Отмечено увеличение показателя N/P от 5 до 20 вследствие повышения концентраций нитритного и нитратного азота и снижения фосфора и аммонийного азота (Андрюк и др., 2005; Афонин и др., 2014; Афолина и др., 2020; Цыбекмитова, Матвеева, 2020).

Сбор и обработка проб. Многолетние исследования охватили период с 1995 по 2021 г. Планктонные пробы собирали на четырех станциях водохранилища ежемесячно в течение вегетационного сезона (с мая по октябрь) (рис. 1).

Пробы фитопланктона отбирали батометром Паталаса в приповерхностном и придонном слоях, зоопланктона — тотально сетью Джеди (средняя модель, ячея сита 64 мкм). Лабораторную обработку фиксированных 4%-ным раствором формалина образцов проводили по общеприня-

тым методам (Киселев, 1969; Садчиков, 2003). Биомассу водорослей определяли по объему отдельных клеток или колоний (Садчиков, 2003). Данные по биомассе зоопланктона получали путем определения индивидуальной массы организмов с учетом их размера (Ruttner-Kolisko, 1977; Балущкина, Винберг, 1979).

Анализ данных. Ретроспективный анализ изменения фитопланктона за 1995–1997 и 2001–2003 гг. представлен согласно данным З.П. Оглы (1997) и Г.И. Поповской и др. (Андрюк и др., 2005).

Для анализа структуры фито- и зоопланктона использовали индексы видового разнообразия — видовое богатство или число видов (n), Шеннона–Уивера по численности (H'_n), Симпсона (D'_s) и Пиелу (e) (Мэггаран, 1992). Значение отдельных видов в формировании сообщества рассматривали по его встречаемости в пространстве (pF), частоте доминирования (DF) и порядку доминирования (Df) (Кожова, 1970). К доминирующим относили виды, численность которых была $\geq 10\%$ общего количества фитопланктона (Корнева, 2015) и $\geq 5\%$ общей численности зоопланктона (Федоров, Гильманов, 1980). Таксономическую и размерно-массовую структуры зоопланктона оценивали соответственно по соотношению Rotifera/Copepoda/Cladocera по численности ($N\%_{\text{Rot/Cop/Clad}}$), биомассе ($B\%_{\text{Rot/Cop/Clad}}$) и средней индивидуальной массе зоопланктона (w_{cp}) (Андрюкова, 1996). При изучении временных сукцессий фито- и зоопланктона рассчитывали величины общей численности (N_{tot}) и общей биомассы (B_{tot}), вариации численности $N_{\text{max}}/N_{\text{min}}$ и биомассы $B_{\text{max}}/B_{\text{min}}$ (Крючкова, 1985).

При установлении корреляционных зависимостей между параметрами использовали коэффициент корреляции Пирсона (r). Для проверки достоверности разницы средних значений при анализе количественных данных применяли параметрический метод Стьюдента при уровне значимости $p = 0.05$. Вклад независимых переменных в вариации зависимых оценивали по коэффициенту детерминации (R^2), силу влияния фактора — по критерию Фишера (F). При необходимости ряды данных сглаживали методом осреднения, который отбрасывает случайные вариации. При анализе использовали среднеарифметическое значение \bar{x} и ошибку средней величины $S_{\bar{x}}$. Материал обрабатывали при помощи пакета прикладных программ для анализа данных MS Excel, XLStat.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИСЛЕДОВАНИЯ

Видовое богатство фито- и зоопланктона

Общий список фитопланктона насчитывал 206 таксонов рангом ниже рода (Cyanophyta/

Суанобактерия (28 таксонов – 13% общего числа таксонов), Chrysophyta (17 – 8%), Bacillariophyta (46 – 22%), Cryptophyta (4 – 2%), Dinophyta (6 – 3%), Charophyta (14 – 7%), Chlorophyta (87 – 43%), Euglenophyta (4 – 2%). В многолетнем аспекте видовое богатство фитопланктона снижалось ($R^2 = 59\%$, $F = 28$).

Структурообразующий комплекс фитопланктона за период исследований насчитывал 11 таксонов (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault 1886, *Snowella lacustris* (Chodat) Komárek & Hindák 1988, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing 1846, *Dolichospermum scheremetieviae* (Elenkin) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek, nom. inval. 2013, *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen 1979, *Fragilaria radians* (Kützing) D.M. Williams & Round 1987, *Asterionella formosa* Hassall 1850, *Gyrosigma spenceri* var. *nodiferum* (Grunow) Cleve 1894, *G. acuminatum* (Kützing) Rabenhorst 1853, *Dictyococcus pseudovarians* Korshikov 1953, *Scenedesmus ellipticus* Corda 1835) и изменялся от хлорококково-диатомового (период I) до цианобактериально-диатомового (периоды II и III) и до диатомово-цианобактериального с участием зеленых водорослей (период IV).

В отделе Chlorophyta чаще других встречались *Oocystis borgei* J.W. Snow 1903, *Pseudopediastrum boryanum* и *Tetrastrum komarekii* Hindák 1977 ($pF = 25\text{--}50\%$), *Oocystis lacustris* Chodat, 1897 и *Scenedesmus ellipticus* ($pF > 50\%$). У Суанобактерия превалировал *Aphanizomenon flos-aquae* ($pF = 75$ и $Dt = 85$). Для Bacillariophyta отмечено высокое значение pF (25–75) и Dt (45–85).

Всего в зоопланктоне зарегистрировано 109 таксонов рангом ниже рода, из них 62 вида и подвида Rotifera (57%), 29 видов Cladocera (27%) и 18 – Сорепода (16%). Видовое богатство зоопланктона в многолетнем аспекте снижалось ($R^2 = 72\%$, $F = 39$).

Виды *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Brachionus quadridentatus quadridentatus* Hermann, 1783, *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *K. quadrata* (Müller, 1786), *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Daphnia galeata* G.O. Sars, 1864, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785), *Heterocope appendiculata* G.O. Sars, 1863, *Cyclops vicinus* Uljanin, 1875, *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853) регистрировали во все периоды и в течение вегетационных сезонов. Наиболее часто встречающимися видами ($pF \geq 50$) были *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris*, *Cyclops vicinus*, *Thermocyclops crassus*. Виды *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris*, *Cyclops vicinus*, *Thermocyclops crassus* чаще других входили в состав доминирующего комплекса ($DF \geq 50$) и были наиболее значимыми ($Dt \geq 50$). Отдельные виды превалировали однажды и короткий отрезок времени. Так, всплеск

численности *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Ceriodaphnia quadrangula* O.F. Müller, 1785, *Acanthodiptomus denticornis* (Wierzejski, 1887) отмечали летом 1995–1996 гг., *Euchlalis dilatata* Ehrenberg, 1832 – летом 1997 г., *Brachionus angularis* Gosse, 1851 – весной 2001 г., *Bosminopsis deitersi* Richard, 1895 – осенью 2001 г., *Bipalpus hudsoni* (Imhof, 1891) и *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 – осенью 2019 г., *Ascomorpha ecaudis* Perty, 1850 – летом 2021 г. За весь период исследований структурообразующий комплекс зоопланктона формировали 24 вида.

Изменение состава и структуры фито- и зоопланктона

Период I. В составе альгофлоры выявлен 45–51 таксон водорослей рангом ниже рода. Численность изменялась от 0.032 до 20.4 млн кл./л (в среднем – 11.5 ± 7 млн кл./л), биомасса – от 0.047 до 7.5 г/м³ (4.8 ± 2.7 г/м³). Доминировали *Gyrosigma spenceri* var. *nodiferum*, *G. acuminatum*, *Dictyococcus pseudovarians* и *Asterionella formosa* (рис. 3, 4).

В составе зоопланктона отмечали 16–37 таксонов, всего 67. Значения количественных показателей изменялись в пределах 17.42–155.32 тыс. экз./м³ и 0.63–7.30 г/м³ (в среднем – 89.03 ± 26.36 тыс. экз./м³ и 2.83 ± 1.07 г/м³). Структурообразующий комплекс формировали 3–6 видов, всего 11. Основу численности и биомассы формировали клadoцеры ($N\%_{\text{clad}} = 43 \pm 7$ и $B\%_{\text{clad}} = 56 \pm 6$). Доминировали *Daphnia galeata* ($DF = 98$), *Asplanchna priodonta* ($DF = 67$), *Thermocyclops crassus* ($DF = 65$). Превалирование крупных форм организмов определило наибольшее значение $w_{\text{cp}} = 0.076 \pm 0.038$ г (рис. 3). Согласно значениям индексов разнообразия ($H_n = 2.32 \pm 0.11$, $D_s = 0.75 \pm 0.03$, $e = 0.64 \pm 0.03$), трофность водоема соответствовала мезотрофному типу с развитием разнообразного и с высоким уровнем выравненности зоопланктоценоза (рис. 4).

Период II характеризовался массовой вегетацией *Aphanizomenon flos-aquae*, в августе 2001 г. его численность доходила до 21.7 млн кл./л (69% N_{tot}), биомасса – до 119.5 г/м³ (98% B_{tot}). Количественные показатели достигали 0.05–31.4 млн кл./л (в среднем 3.1 ± 6.2 млн кл./л) и 0.07–122 г/м³ (10.52 ± 22.63 г/м³). Доминировали также *Snowella lacustris*, *Dolichospermum scheremetieviae* и *Microcystis aeruginosa*. Общее количество таксонов изменялось от 84 до 119 (рис. 3, 4).

Зоопланктон характеризовался наибольшим видовым богатством (78 таксонов, при варьировании от 14 до 34) и обилием (533.83 ± 190.38 тыс. экз./м³ при диапазоне 40.96–2011.56 тыс. экз./м³ и 1.59 ± 0.29 г/м³ ($0.43\text{--}3.52$ г/м³)). Доминирующий комплекс представляли 1–5 видов, общим

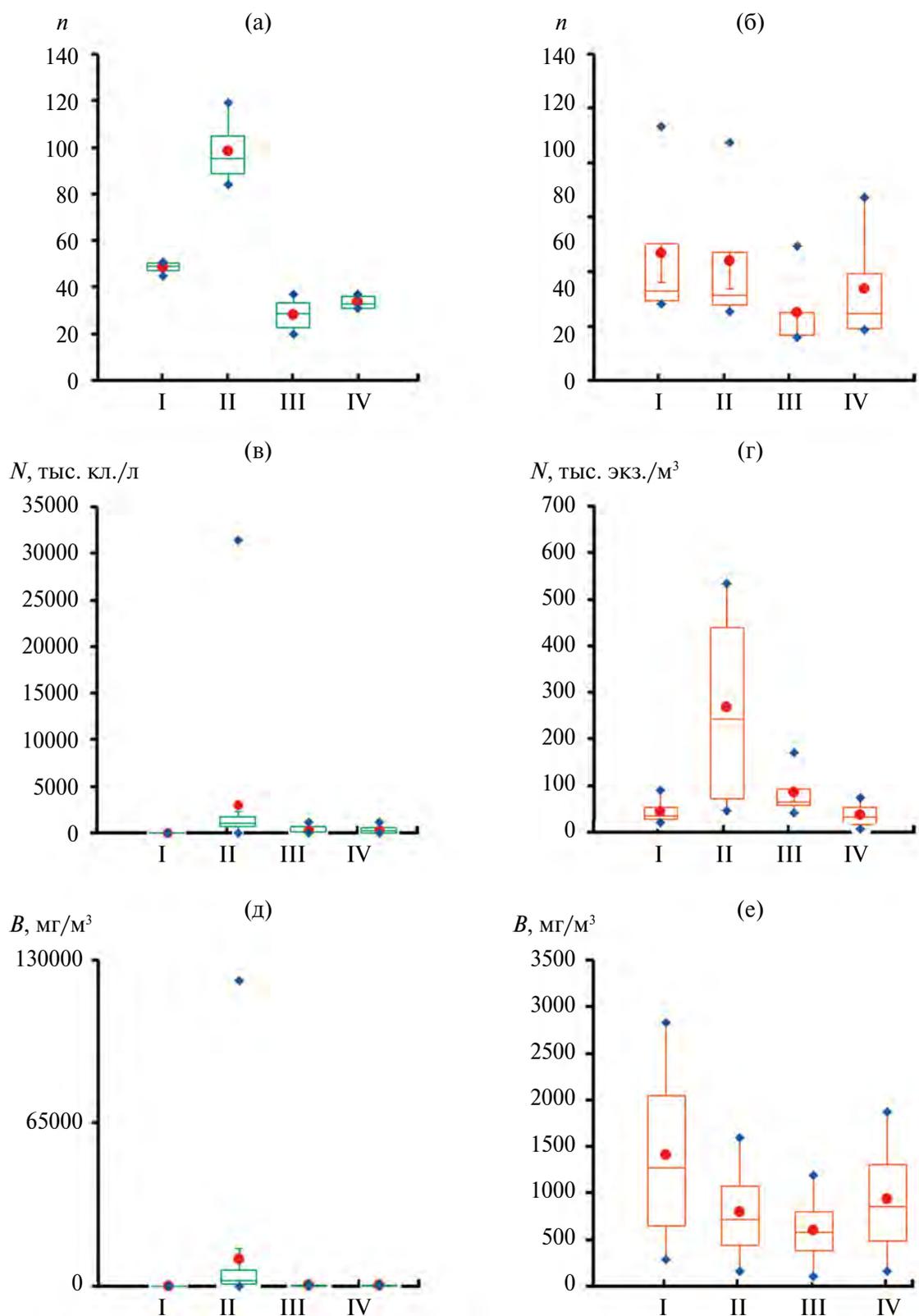


Рис. 3. Изменение структурных показателей фитопланктона (а, в, д) и зоопланктона (б, г, е) водохранилища в разные периоды исследований (I–IV): а, б — число видов, в, г — численность, д, е — биомасса.

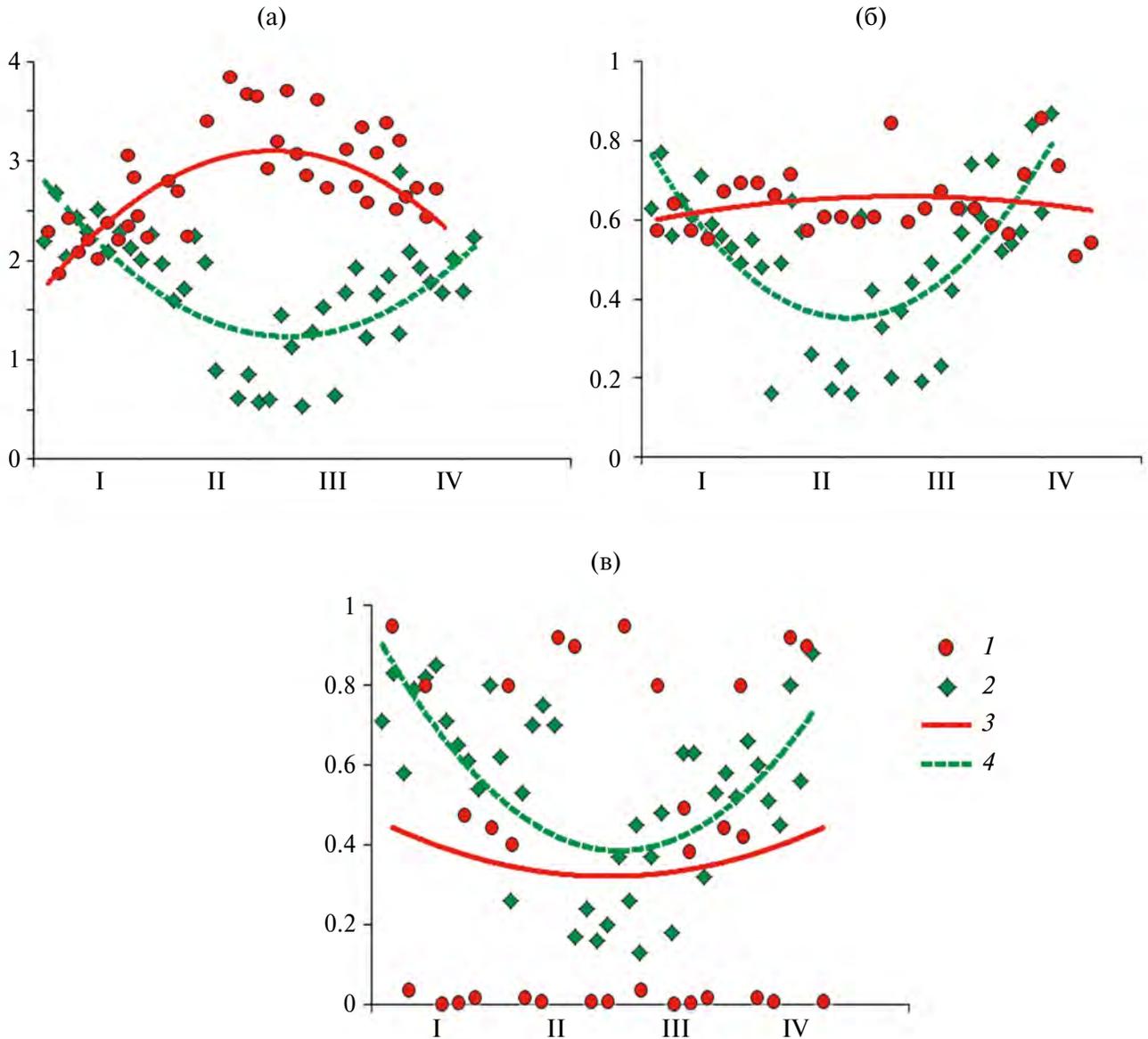


Рис. 4. Изменение индексов разнообразия Шеннона–Уивера (а), Пиелу (б), Симпсона (в) фитопланктона (1, 3) и зоопланктона (2, 4) водохранилища в разные периоды исследований (I–IV).

числом 13. Основными элементами ротаторного зооценоза ($N\%_{Rot} = 48 \pm 11$) были *Kellicottia longispina* ($DF = 64$) и *Bosmina longirostris* ($DF = 57$). Основу биомассы создавали по-прежнему ветвистоусые ракообразные ($B\%_{Clad} = 52 \pm 9$). Массовое развитие мелкоразмерных форм обусловило наименьшее $w_{cp} = 0.010 \pm 0.003$ г (рис. 3). По показателям ($H_n = 1.74 \pm 0.19$, $D_s = 0.51 \pm 0.07$, $e = 0.47 \pm 0.05$) водохранилище классифицировали как эвтрофное с признаками экстремальных экологических условий в 2003 г. ($H_n < 1$) (рис. 4).

Период III. В фитопланктоне отмечали низкую видовую насыщенность (15 ± 10 видов в пробе). Всего обнаружено 64–74 таксона. Общая чис-

ленность сократилась до 0.06–0.9 млн кл./л (при варьировании 0.6 ± 0.41 млн кл./л), биомасса — до $0.01–0.81$ г/м³ (0.24 ± 0.27 г/м³). Превалировали *Aphanizomenon flos-aquae*, виды рода *Oscillatoria*, *Fragilaria radians*. Значения индексов разнообразия ($H_n = 2.29 \pm 1.32$, $D_s = 0.40 \pm 0.23$, $e = 0.54 \pm 0.23$) указывают на упрощение структуры и среднее биоразнообразие альгофлоры (рис. 3, 4).

В зоопланктоне также отмечали значительное сокращение видового богатства (27 видов, от 8 до 19), вследствие почти полного выпадения коловраток и калянид. При этом показатели $N_{tot} = 170.0 \pm 48.72$ тыс. экз./м³ (65.13 – 375.90 тыс. экз./м³) и $B_{tot} = 1.19 \pm 0.08$ г/м³ (0.98 – 1.48 г/м³)

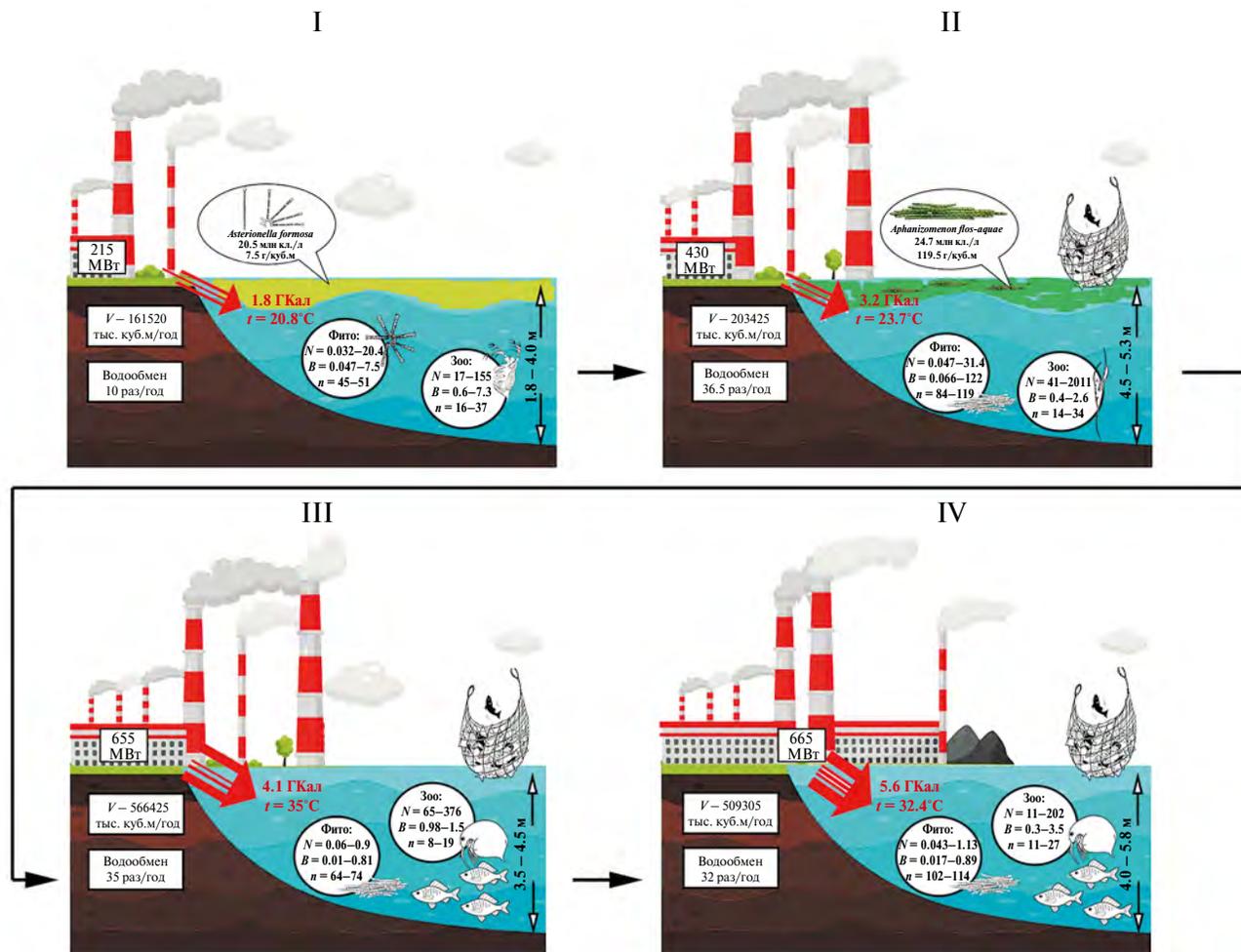


Рис. 5. Концептуальная модель экологической модуляции планктонных биоценозов водохранилища-охладителя. I–IV — периоды исследований, V — объем перекачиваемой воды, t — температура воды, N — численность, B — биомасса, n — число видов.

оставались достаточно высокими. Число доминантов сократилось до 1–3, всего 9. Основу зоопланктона формировали Cladocera ($N\%_{\text{Clad}} = 51 \pm 12$ и $B\%_{\text{Clad}} = 56 \pm 11$) с преобладанием *Bosmina longirostris* ($DF = 91$). Показатель w_{cp} не изменился (0.011 ± 0.003 г) (рис. 3). Согласно индексам разнообразия ($H_n = 1.59 \pm 0.13$, $D_s = 0.52 \pm 0.05$, $e = 0.53 \pm 0.08$), водохранилище отнесено к эвтрофному типу с преобладающим доминированием одного вида (рис. 4).

Период IV характеризовался повышением видового разнообразия планктонных организмов. Число таксонов водорослей достигало 102–114. Общая численность изменялась в пределах 0.04–1.13 млн кл./л (в диапазоне 0.30 ± 0.29 млн кл./л), биомасса — 0.02–0.89 г/м³ (0.30 ± 0.25 г/м³). Состав доминантов определяли 7 видов. В массе вегетировали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Snowella lacustris*, *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère 2001, *Stephanodiscus hantzschii* Grunowin Cleve & Grunow

1880, *Stephanodiscus minutulus* (Kützing) Cleve & Möller 1882, *Asterionella formosa*, *Fragilaria radians*. Значения индексов разнообразия ($H_n = 2.91 \pm 0.49$, $D_s = 0.29 \pm 0.1$, $e = 0.58 \pm 0.06$) указывают на полидоминантность сообщества.

В зоопланктоне отмечали появление новых видов Rotifera и Calanoida. Однако показатель N_{tot} был наименьшим (74.33 ± 25.47 тыс. экз./м³, варьирование 10.52–201.65 тыс. экз./м³) при почти неизменной B_{tot} (1.36 ± 0.48 г/м³, варьирование 0.28–3.46 г/м³). Общее число доминантных видов стало наибольшим (14 при варьировании от 2 до 6 видов). Доля участия кладоцер возросла ($N\%_{\text{Clad}} = 57 \pm 7$ и $B\%_{\text{Clad}} = 59 \pm 8$). *Bosmina longirostris* ($DF = 74$) сохранила свой доминирующий статус. Показатель w_{cp} увеличился до 0.021 ± 0.005 г (рис. 3). Значения индексов ($H_n = 1.92 \pm 0.07$, $D_s = 0.64 \pm 0.05$, $e = 0.67 \pm 0.05$) указывают на эвтрофный тип водоема с развитием монодоминантного сообщества (рис. 4).

На основе результатов многолетних исследований представлена концептуальная модель (рис. 5), иллюстрирующая трансформацию планктонных биоценозов в антропогенно нагруженном водоеме вследствие увеличения мощности станции (от 215 до 665 МВт), тепловой нагрузки (от 1.8 до 5.6 Гкал), объема перекачиваемой воды (от 161 520 тыс. до 509 305 тыс. м³/год), водообмена (от 10 до 32–35 раз/год), температуры воды (от 21 до 32–35°C), изменения глубины и проведения биомелиоративных мероприятий. Периоды I–II исследований характеризовались развитием разнообразных и обильных планктонных сообществ водорослей и беспозвоночных; период III — сокращением видового богатства и количественных характеристик фито- и зоопланктона; период IV — ограниченным набором видов планктонных организмов с массовым развитием одно-двух видов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таксономическое разнообразие фито- и зоопланктона водохранилища Харанорской ГРЭС относительно невысокое (5–33 и 8–37 видов в разные годы соответственно), что является особенностью водоемов-охладителей (Novoselova, Protasov, 2015). Как и в других водоемах-охладителях (Кириллов и др., 2004; Протасов и др., 2011; Чеботина и др., 2013; Шакирова и др., 2014; Кулаков, 2020; Novoselova et al., 2020), состав альгофлоры и планктофауны водохранилища представлен преимущественно космополитными эвритермными видами пресноводного комплекса.

Развитие планктонных сообществ происходит во взаимосвязанной многофакторной системе гидрохимических и гидрофизических параметров (Протасов и др., 2011, Минеева и др., 2022). Температурный фактор — определяющий как в функционировании гидробиоценозов, так и вносящий существенный вклад в действие других факторов (Мордухай-Болтовской, 1975). Нарастание мощности электростанции, способствующее увеличению количества тепла, ежегодно поступающего в водоем, приводит к большему прогреванию воды, что вызывает изменения в составе, структуре и других характеристиках гидробиоценоза (Novoselova, Protasov, 2015; Protasov et al., 2017; Kulakov et al., 2018; Власов, Самойленко, 2021; Begun, Maslennikov, 2021 и др.). Начальный подогрев воды ($\leq 25^\circ\text{C}$) способствовал увеличению видового богатства гидробионтов (Cyanophyta, Chrysophyta, Chlorophyta, Rotifera, Copepoda). При наибольшей зафиксированной средней температуре ($>30^\circ\text{C}$), пессимальной для многих видов (Protasov et al., 2017), в водоеме наблюдали значительное сокращение числа таксонов планктонных организмов. Однако на фоне общей депрессии фитопланктона разнообразие и обилие

диатомовых водорослей, наиболее устойчивых к температурному стрессу (Rajadurai et al., 2005), увеличивалось (от 2 до 19 таксонов). На обширном материале показано, что существуют пороговые значения температуры (“заколдованные 30”) (Protasov, 2021), пагубно влияющие на рост, выживаемость и развитие гидробионтов.

Постоянно действующие факторы — колебание уровня и скорость водообмена — воздействуют на всю техноэкосистему (Степанова и др., 2016; Varinova et al., 2017; Джаяни, 2020). В водохранилище фактор маловодности (снижение уровня воды) оказывал опосредованное влияние на развитие фитопланктона. Уменьшение концентрации фосфора вследствие проводимой с 2017 г. осенней сработки уровня водохранилища (Афонина и др., 2020) способствовало значительному сокращению обилия цианобактерий и, соответственно, предотвращению “цветения” водоема.

Для развития планктоценозов также важны биотические факторы (биомелиорация, расселение инвайдеров и др.) (Novoselova, Protasov, 2015; Быков, 2016; Marenkov, 2018; Силаева и др., 2020). Интродукция растительных рыб дальневосточного комплекса, проводимая с 2000 гг. (Андрюк и др., 2005; Афонин и др., 2014; Афонина и др., 2020), привела к депрессии фитопланктона и почти полному отсутствию макрофитов, а также к элиминированию видов фитофильного комплекса зоопланктона (*Euchlanis*, *Mytilina*, *Alonella*, *Pleuroxus*, *Macrocyclus*, *Megacyclus* и др.) соответственно.

Высокая амплитуда вариаций численности и биомассы гидробионтов в межгодовых и внутригодовых аспектах характерна для водоемов с высоким экологическим риском (Протасов и др., 2011) и свойственна для формирующихся водных экосистем (Лазарева, 2010), в которых $N_{\min}/N_{\max} > 10$ и $B_{\min}/B_{\max} > 10$ (Крючкова, 1985). Наибольшие количественные показатели фитопланктона регистрировали в августе 2001 г. ($10\,992.29 \pm 12\,337.07$ тыс. кл./л и 35.73 ± 46.71 г/м³), наименьшие — в октябре 2019 г. (43.5 ± 12.2 тыс. кл./л и 0.03 ± 0.01 г/м³). Вариации численности N_{\max}/N_{\min} и биомассы B_{\max}/B_{\min} достигали 219–649 и 123–893 соответственно. Максимум численности зоопланктона отмечен в мае 2003 г. (2011.26 ± 466.72 тыс. экз./м³), минимум — в октябре 2021 г. (10.52 ± 0.63 тыс. экз./м³); максимальная биомасса — в августе 1995 г. (7.30 ± 3.23 мг/м³), минимальная — в октябре 2021 г. (0.28 ± 0.04 мг/м³). Показатели B_{\max}/B_{\min} и N_{\max}/N_{\min} соответствовали 6–41 и 9–11. Межгодовые вариации численности и биомассы были более выражены у коловраток ($N_{\max}/N_{\min} = 50–120$, $B_{\max}/B_{\min} = 86–452$), намного меньше — у ракообразных (для Copepoda $N_{\max}/N_{\min} = 10–109$, $B_{\max}/B_{\min} = 5–13$; для Cladocera — 6–40 и 14–17 соответственно). Полученные значения

соотношений свидетельствуют о крайне неустойчивом характере экосистемы пруда-охладителя. Наибольшие флуктуации биомассы фито- и зоопланктона характерны для систем с доминированием эврибионтных видов, имеющих широкие экологические спектры и наиболее толерантных к периодическим и разным по мощности воздействиям факторов среды (тепловая нагрузка, температура воды, интенсивность водообмена, уровень воды). Для водохранилища Харанорской ГРЭС это виды *Aphanizomenon flos-aque*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria radians*, *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris*, *Cyclops vicinus* и *Thermocyclops crassus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты многолетних исследований водоема-охладителя Харанорской ГРЭС показали, что сукцессии состава и структуры планктонных сообществ определяются комплексом техногенных и биотических факторов, степенью и продолжительностью их влияния. Повышенная температура как один из мощных экзогенных факторов, приводит к перестройке видового разнообразия гидробионтов. Периоды интенсивной вегетации водорослей и массового развития беспозвоночных чередуются со значительным спадом численности и биомассы гидробионтов, что свидетельствует о нестабильном состоянии формирующейся экосистемы пруда-охладителя. Процесс трансформации планктонных сообществ претерпел три этапа: периоды I–II — развитие разнообразных и обильных планктонных сообществ водорослей и беспозвоночных на фоне подогрева воды (<25°C); период III — сокращение видового богатства и количественных характеристик фито- и зоопланктона вследствие критически высокой температуры воды (>30°C); период IV — развитие ограниченного набора наиболее толерантных и устойчивых к температурному стрессу видов. Смена видов-доминантов фитопланктона шла в направлении: *Dictyococcus pseudovarians* + *Gyrosigma spenceri* var. *nodiferum* + *G. acuminatum* → *Aphanizomenon flos-aquae* → *A. flos-aquae* + виды рода *Oscillatoria* → *A. flos-aquae* + *Asterionella formosa*; зоопланктона: *Daphnia galeata* + *Asplanchna priodonta* + *Thermocyclops crassus* → *Kellicottia longispina* + *Bosmina longirostris* → *B. longirostris* → *B. longirostris* + *Thermocyclops crassus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят сотрудников лаборатории водных экосистем Института природных ресурсов экологии и криологии СО РАН и Байкальского филиала “Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства

и океанографии” (“ВНИРО” (“БайкалНИРО”)) за помощь в сборе проб, а также администрацию филиала “Харанорская ГРЭС” АО “Интер РАО — Электрогенерация” за помощь в организации экспедиционных выездов и предоставление материалов по гидрологическому и температурному режимам.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета института (Институт природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского отделения Российской академии наук). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было. Исследования выполнены в рамках Программы фундаментальных научных исследований (№ государственной регистрации 121032200070-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.
- Андрюк А.А., Афонин А.В., Афонина Е.Ю. и др. 2005. Водоем-охладитель Харанорской ГРЭС и его жизнь. Новосибирск: Изд-во СО РАН.
- Афонин А.В., Афонина Е.Ю., Ташлыкова Н.А. и др. 2014. Современное состояние экосистемы водоема-охладителя Харанорской ГРЭС и оценка эффективности вселения растительноядных рыб // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: Сб. матер. V Всерос. конф. Ярославль: Филигрань. Т. 1. С. 115.
- Афонина Е.Ю., Куклин А.П., Ташлыкова Н.А. и др. 2020. Гидрохимическая и гидробиологическая характеристика водных объектов в районе Харанорской ГРЭС (по данным 2019 г.) // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: Сб. матер. VII Всерос. конф. Ярославль: Филигрань. С. 8.
- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 16.
- Безносков В.Н., Суздалева А.Л. 2004. Возможные изменения водной биоты в период глобального потепления климата // Водн. ресурсы. Т. 31(4). С. 498.
- Безносков В.Н., Суздалева А.Л. 2005. Сукцессионное развитие экосистем техногенных водоемов // Антропогенные влияния на водные экосистемы. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 120.
- Быков А.Д. 2016. Рыбохозяйственное значение и оценка влияния белого амура на экосистему водоемов-охладителей Центральной России // Рыбоводство и рыбное хозяйство. Т. 2. С. 25.
- Власов Б.П., Самойленко В.М. 2021. Влияние тепловой электростанции на экосистему водоема-охладителя

- ля Лукомское // География: развитие науки и образования: Сб. ст. междунар. науч.-практ. конф. LXXV Герценовские чтения. СПб.: РГПУ. С. 31.
- Джаяни Е.А.* 2020. Межгодовые изменения фитопланктона Ириклинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 5. С. 450.
<https://dx.doi.org/10.31857/S0320965220050022>
- Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю., Митрофанова Е.Ю. и др.* 2004. Биологическая оценка последствий термического загрязнения водоема-охладителя Беловской ГРЭС // Ползуновский вестник. № 2. С. 133.
- Киселев И.А.* 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука. Т. 1.
- Кожова О.М.* 1970. Формирование фитопланктона Братского водохранилища // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М.: Наука. С. 7.
- Корнева Л.Г.* 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромск. печатн. дом.
- Крючкова Н.М.* 1985. Размерный состав, биомасса и продукция // Экологическая система Нарочанских озер. Минск: Изд-во "Университетское". С. 134.
- Кулаков Д.В.* 2020. Применение показателей зоопланктона для оценки воздействия атомных электростанций на водоемы-охладители // Водн. хозяй. России. № 5. С. 107.
<https://dx.doi.org/10.35567/1999-4508-2020-5-7>
- Лазарева В.И.* 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М: Тов-во науч. изданий КМК.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А.* 2013. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современ. биол. Т. 133. № 6. С. 564.
- Минеева Н.М., Поддубный С.А., Степанова И.Э., Цветков А.И.* 2022. Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Средней Волги // Биология внутр. вод. № 6. С. 640.
<https://dx.doi.org/10.31857/S0320965222060158>
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* 1975. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов // Экология организмов водохранилищ-охладителей: Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 27(30). С. 7.
- Мэгарран Э.* 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир.
- Оглы З.П.* 1997. Фитопланктон Харанорского водохранилища // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья: Матер. междунар. конф. Чита: ЗабГГПУ. Т. 1. С. 106.
- Протасов А.А.* 2014. Концепция техноэкосистемы в технической гидробиологии // Гидробиол. журн. Т. 50. № 3. С. 3.
- Протасов А.А., Семенченко В.П., Силаева А.А. и др.* 2011. Техноэкосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины.
- Садчиков А.П.* 2003. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Изд-во Университет и школа.
- Силаева А.А., Протасов А.А., Новоселова Т.Н. и др.* 2020. О роли техноэкосистем ТЭС и АЭС в инвазивном процессе и сохранении разнообразия и богатства водной фауны и флоры // Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні. Вип. 16. Т. 2. С. 177.
- Степанова Т.И., Протасов А.А., Силаева А.А. и др.* 2016. Особенности гидробиологического режима техноэкосистемы Хмельницкой АЭС в условиях снижения уровня воды // Ядерна енергетика та доквілля. № 1. № 7. С. 37.
- Суздалева А.Л.* 2002. Структура и экологическое состояние природно-техногенных систем водоемов-охладителей АЭС: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ.
- Суздалева А.Л., Безносков В.Н.* 2000. Изменение гидрологической структуры водоемов и сукцессия водных биоценозов при их превращении в водоемы-охладители атомной (тепловой) электростанции // Инженер. экол. № 2. С. 47.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* 1980. Экология. М.: МГУ.
- Цыбекмитова Г.Ц., Матвеева М.О.* 2020. Биогенные элементы (азот и фосфор) в Харанорском водохранилище // Экосистемы. № 24. С. 142.
<https://dx.doi.org/10.37279/2414-4738-2020-24-142-151>
- Чеботина М.Я., Гусева В.П., Поляков Е.В.* 2013. Исследование видовых характеристик и накопительной способности зоопланктона водоема-охладителя Белоярской АЭС // Уральск. геофиз. вестн. № 2(22). С. 59.
- Шакирова Ф.М., Валиева Г.Д., Гвоздарева М.А. и др.* 2014. Динамика качественных и количественных изменений гидробионтов и состояние экосистемы водохранилища под воздействием антропогенного фактора (на примере Кармановского водохранилища) // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 16(1). С. 198.
- Barinova S.S., Protasov A.A., Novoselova T.N.* 2017. Spatial analysis of environmental and biological variables in the techno-ecosystem of the Khmelnitsky Nuclear Power Plant with new statistical approach // MOJ. Ecol. Environ. Sci. V. 2(3). Article 00024.
<https://dx.doi.org/10.15406/moj.2017.02.00024>
- Begun A.A., Maslennikov S.I.* 2021. Influence of the technical ecosystem of the Electric Power Plant (Vladivostok) on the phytoplankton of the Japanese Sea // Water Res. V. 48. P. 404.
<https://dx.doi.org/10.1134/S0097807821030052>
- De Senerpont Domis L.N., Elser J.J., Gsell A.S. et al.* 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time // Freshwater Biol. V. 58. P. 463.
<https://dx.doi.org/10.1111/fwb.12053>
- Jeppesen E., Brucet S., Naselli-Flores L. et al.* 2015. Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and salinity // Hydrobiologia. V. 750. P. 201.
<https://dx.doi.org/10.1007/s10750-014-2169-x>

- Kulakov D.V., Vereshchagina Ye.A., Makushenko M.Ye.* 2018. Influence of heated waters discharge on zooplankton of various cooling ponds of Nuclear Power Stations // *Hydrobiol. J. V. 54(3)*. P. 60. <https://dx.doi.org/10.1615/HydrobJ.v54.i3.60>
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M.* 2014. Spatial distribution of plankton from the Upper and Middle Volga reservoirs in years with different thermal conditions // *Biol. Bull. V. 41*. P. 869. <https://dx.doi.org/10.1134/S1062359014100070>
- Marenkov O.M.* 2018. Ichthyofauna of the Zaporizhka Nuclear Power Plant cooling pond (Enerhodar, Ukraine) and its biomeliorative significance // *Ukrain. J. Ecol. V. 8(2)*. P. 140. https://dx.doi.org/10.15421/2018_321
- Novoselova T.N., Protasov A.A.* 2015. Phytoplankton of cooling ponds of techno-ecosystems of nuclear and thermal power stations (a review) // *Hydrobiol. J. V. 51(3)*. P. 37. <https://dx.doi.org/10.1615/HydrobJ.v51.i2.40>
- Novoselova T.N., Sylvaeva A.A., Gromova Yu.F. et al.* 2020. Technoecosystem of the cooling pond of the South Ukrainian Nuclear Power Plant: group dynamics and transformation // *Ecosyst. Transform. V. 3(1)*. P. 40. <https://dx.doi.org/10.23859/estr-191112>
- Protasov A.A.* 2021. Paradigm shift in technical hydrobiology: from local impact, to a new techno-ecosystem concept for thermal and nuclear plant water // *Ecosyst. Transform. V. 4(1)*. P. 3. <https://doi.org/10.23859/estr-201022>
- Protasov A.A., Sylvaeva A.A., Novoselova T.N. et al.* 2017. Nuclear Power Plant technoecosystem: 18 years of hydrobiological observations // *J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 10(4)*. P. 459. <https://dx.doi.org/10.17516/1997-1389-0045>
- Rajadurai M., Poornima E.H., Narasimhan S.V. et al.* 2005. Phytoplankton growth under temperature stress: Laboratory studies using two diatoms from a tropical coastal power station site // *J. Thermal Biol. V. 30*. P. 299. <https://dx.doi.org/10.1016/j.jtherbio.2005.01.003>
- Ruttner-Kolisko A.* 1977. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. Stuttgart. Bd 8. S. 71*.

Transformation of Planktonic Assemblages in a Severely Stressed Cooling Reservoir

E. Yu. Afonina^{1,*}, N. A. Tashlykova¹

¹*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Chita, Russia*
*e-mail: kataf@mail.ru

The results of long-term studies in the cooling reservoir of the Kharanorskaya SDPP (Transbaikalia) are presented, conventionally divided into four periods depending on the increase in power plant capacity. The stages of phyto- and zooplankton development determined by the influence of technogenic and biotic factors are determined. The response of plankton communities to changes in heat load is shown. Periods of intensive vegetation of algae and mass development of invertebrates alternate with a significant decline in the number and biomass of hydrobionts, which indicates an unstable state of the forming cooling pond technoecosystem.

Keywords: technoecosystem, cooling pond, environmental factors, transformation, phytoplankton, zooplankton

УДК 581.95+581.526.3(571.53.55)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ сем. *Najadaceae* В ЗАБАЙКАЛЬЕ В СВЯЗИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ

© 2024 г. Б. Б. Базарова^{а, *}, Е. В. Чемерис^б, А. А. Бобров^{б, с, **}

^аИнститут природных ресурсов, экологии и криологии Российской академии наук,
Сибирское отделение, Чита, Россия

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

^сТюменский государственный университет, AquaBioSafe, Тюмень, Россия

*e-mail: balgit@mail.ru

**e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 10.11.2023 г.

Принята к публикации 15.11.2023 г.

По данным конца XX в. в Забайкалье и Прибайкалье сем. *Najadaceae* представлено четырьмя видами, известными в немногочисленных местонахождениях: *Caulinia flexilis* (4 точки), *C. minor* (3), *Najas major* (3), *N. marina* (4). Все они однолетники, для которых характерна флуктуация численности. С начала XXI в. виды обнаружены еще в 20 местах, преимущественно расположенных в пределах Байкальской котловины. В 2015 г. при выполнении мониторинговых исследований водной флоры найдены по одному новому местонахождению *Caulinia flexilis*, *C. minor* и *Najas major* уже в бассейне р. Амур. Составлены карты распространения видов сем. *Najadaceae* в регионе, дана экологическая характеристика их местообитаний. В Забайкалье с середины XX в. произошло потепление за счет роста среднегодовой температуры. В последние 70 лет в южных районах усилилась аридизация, соответственно изменились условия обитания гидробионтов в водоемах. Находки видов сем. *Najadaceae* в Забайкалье совпадают с периодами повышения среднегодовых температур воздуха и с локальными минимумами количества осадков. Увеличение числа находок видов сем. *Najadaceae* с начала XXI в. в Забайкалье и в других регионах России происходит на фоне роста среднегодовой температуры воздуха. В Забайкалье тенденция роста температур в теплое время года с начала XXI в. благоприятна для этих видов и может способствовать их дальнейшему распространению в регионе.

Ключевые слова: водные растения, изменение климата, Красные книги, охраняемые виды, Сибирь, факторы среды, флористические находки

DOI: 10.31857/S0320965224030026, EDN: ZQAEKN

ВВЕДЕНИЕ

Сем. *Najadaceae* Juss. включает ~50 видов погруженных водных растений, распространенных в различных регионах мира (Triest, 1988). В России произрастает лишь семь видов наядовых (Цвелёв, 1982; Лисицына и др., 2009). Все они редкие, охраняемые на региональном, федеральном и международном уровнях (Красная ..., 2008а, 2008б, 2012–2014, 2017; Lansdown, 2011а, 2011б, 2014; Maiz-Tome, 2016 и др.). В последние десятилетия возросло число публикаций о находках видов наядовых в разных регионах России (Глазунов, Николаенко, 2015; Ефремов, Свириденко, 2016; Vargot et al., 2016; Бирюкова и др., 2017; Иванова и др., 2017; и др.). Известны факты циклического появления видов наядовых во флоре некоторых крупных озер, что связывают со снижением уровня воды (Вейсберг, 2014;

Беляков и др., 2015; Бирюкова и др., 2017; Efimov et al., 2023). Наблюдается незначительное расширение ареала и увеличение числа находок некоторых видов наядовых в Средней России (Казакова, 2004; Щербаков, Майоров, 2013; Маевский, 2014; Shcherbakov, Lyubeznova, 2017). Имеются данные о заметном расширении распространения *Najas major* All., которому возможно способствует некоторое потепление климата (Щербаков, Майоров, 2013; Панасенко, Анищенко, 2018). По оценке Росгидромета (Доклад..., 2017), на территории России потепление климата происходит примерно в 2.5 раза интенсивнее, чем в среднем по земному шару: в период 1976–2016 гг. оно составило 0.45 °C за 10 лет.

Согласно “Флоре Сибири” (Ханминчун, 1988), в Забайкалье и Прибайкалье семейство было представлено четырьмя видами: *Caulinia flexilis* Willd.,

C. minor (All.) Coss. et Germ., *Najas major*, *N. marina* L. С 2000-х годов возросло число находок *Caulinia flexilis* в бассейне оз. Байкал (Азовский, Чепинога, 2007; Аненхонов, Пыхалова, 2010; Чепинога, 2015) и в бассейне р. Аргунь (Ткачук и др., 2009). Недавно список пополнился еще двумя видами — *C. tenuissima* (A. Braun ex Magnus) Tzvel. (Чепинога и др., 2013) и *Najas marina* (Степанцова и др., 2022). В результате наших исследований найдено по одному новому местонахождению *Caulinia flexilis*, *C. minor* и *Najas major* в юго-восточном Забайкалье, в бассейне р. Амур, где ранее эти виды не указывали. На территории Забайкалья с середины XX в. произошло потепление за счет роста среднегодовой температуры воздуха до 1990 г. со скоростью ~ 0.26 °C в 10 лет, в течение последних трех десятилетий оно замедлилось до 0.09 °C в 10 лет, но одновременно наблюдался рост температуры в теплое время года¹ (Обязов, 2014). В многолетних колебаниях среднегодовой температуры воздуха наиболее четко выражены циклы продолжительностью примерно 4 и 11 лет, а также 20–25 лет (Обязов и др., 2021). За последние 70 лет в южных районах юго-восточного Забайкалья зарегистрировано статистически достоверное изменение режима атмосферных осадков (Обязов и др., 2021). Для этой территории был установлен (по кернам сосны обыкновенной Цасучейского бора) циклический ритм изменения увлажненности, близкий к 30 годам, при этом он прослеживается с второй половины XIX в., также отмечено, что первая декада XXI столетия стала самой засушливой (Вахнина и др., 2018).

Изменение среднегодовых температур и циклические колебания количества осадков в условиях резко континентального климата региона сильно влияют на уровень режим водоемов, физические и гидрохимические параметры водной среды (Обязов, 2014; Обязов и др., 2021). Предполагаем, что эти климатические факторы могут оказывать влияние на распространение видов семейства Najadaceae в Забайкалье, поскольку все рассматриваемые здесь виды — однолетники, для которых известна способность периодически появляться и исчезать (Колесникова, 1965; Вейсберг, 2014; Бирюкова и др., 2017).

Цель работы — проанализировать имеющиеся данные о распространении видов семейства наядовых в регионе, дать экологическую характеристику их местообитаний, сопоставить местонахождения и даты сборов этих видов в Забайкалье с основными климатическими параметрами (среднегодовой температурой воздуха, среднегодовым количеством осадков).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оригинальные материалы собраны в ходе экспедиционных исследований, проведенных

в 2015 г. на территории Забайкалья. Все гербарные образцы хранятся в коллекции Института природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, дублиеты переданы в гербарий Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW). Карта распространения видов наядовых на территории Забайкальского края составлена по обобщенным сведениям о географических координатах местонахождений и датах сбора из гербарных коллекций ИПРЭК СО РАН, изданий региональных Красных книг (Красная ..., 2013, 2017), научных публикаций (Ханминчун и др., 1988; Азовский, Чепинога, 2007; Ткачук и др., 2009; Аненхонов, Пыхалова, 2010; Чепинога и др., 2013; Чепинога, 2015). Всего в обработку включено 35 записей.

В местообитаниях наядовых в Забайкальском крае с помощью портативного прибора GPS AQUAMETER (Германия) определены основные физико-химические параметры воды (рН, минерализация, температура, содержание кислорода), лотом измерена глубина произрастания. Макрокомпонентный состав вод дан по работе Г.Ц. Цыбекмитовой (2015).

Данные о величинах и тенденциях изменений среднегодовой температуры воздуха и количества осадков для Забайкалья приведены по работе (Обязов и др., 2021), для других регионов России — по данным сайта Гидрометцентра России¹ и справочно-информационного портала “Погода и климат”.²

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе экспедиционных мониторинговых исследований в июле 2015 г. на территории Забайкальского края нами обнаружено три новых местонахождения *Caulinia flexilis*, *C. minor* и *Najas major* (рис. 1). Все находки сделаны недалеко друг от друга в пределах Калганского р-на. Все сборы проведены Б.Б. Базаровой.

Caulinia flexilis Willd. (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et W.L.E. Schmidt) — Каулиния гибкая (рис. 2), протока р. Аргунь в окр. с. Зоргол, $50^{\circ}33.412'$ с.ш., $119^{\circ}15.065'$ в.д., 499.5 м н.у.м., 07.07.2015.

Голарктический бореальный вид. Описан из США (штат Пенсильвания). Распространен на севере Европы и Северной Америки. В России встречается в Европейской части, Западной Сибири (юго-восток), Восточной Сибири (юго-восток), на Дальнем Востоке (бассейн р. Зея) (Колесникова, 1965; Цвелев, 1982, 2006; Hultén, Fries, 1986; Ханминчун, 1988).

Экологические параметры в новом местонахождении показаны в табл. 1. Вид встречается в Забайкалье на песчаных, илисто-песчаных мелководьях озер или на неглубоких участках

¹ Гидрометцентр России. <https://meteoinfo.ru>

² <http://www.pogodaiklimat.ru>

рек с замедленным течением, в низкоминерализованных, гидрокарбонатных водах, со слабощелочной до нейтральной реакцией среды. Это хорошо соотносится с литературными данными, где указаны сходные характеристики местообитаний вида и макрокомпонентного состава вод. Сильно различается только нижний диапазон глубины произрастания: при высокой прозрачности

воды *C. flexilis* способен обитать на глубинах до 5 м (Wingfield et al., 2004; Sinkevičienė et al., 2023), для оз. Большое Миассово указаны глубины 1.5–2 м (Вейсберг, 2014). Вид обычно растет в олиготрофных и мезотрофных водоемах. Как и все однолетники, *C. flexilis* — слабый конкурент и может хорошо развиваться только при наличии свободного субстрата, не занятого другими макрофитами

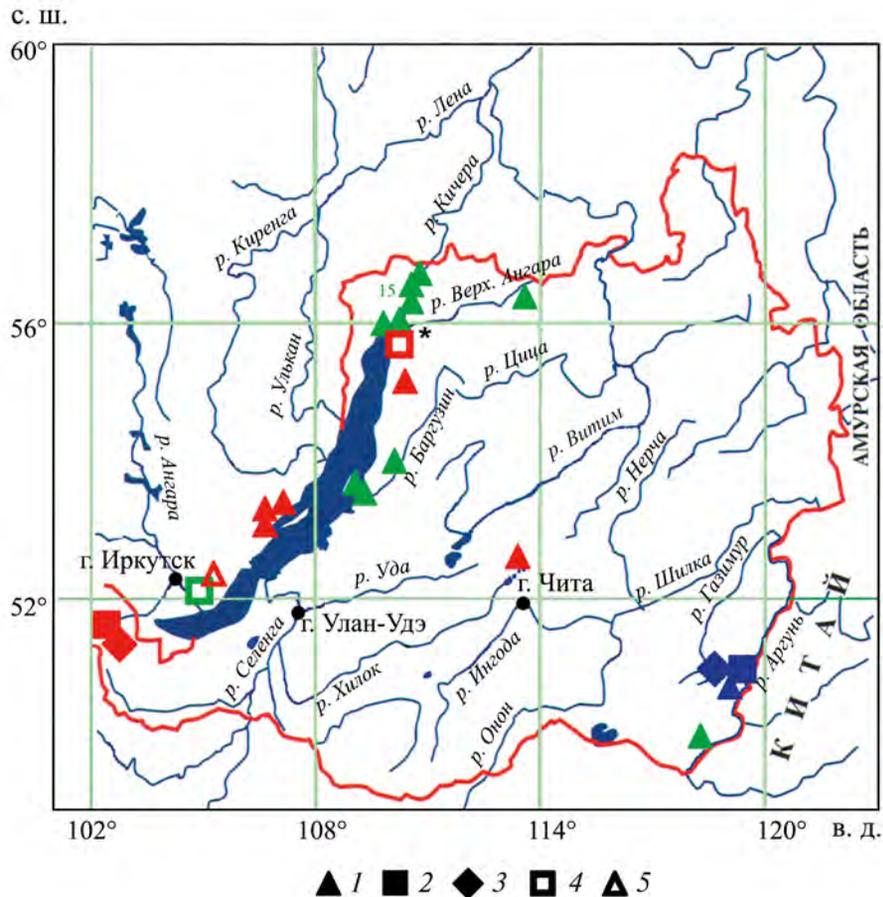


Рис. 1. Распространение видов Najadaceae в Забайкалье: 1 – *Caulinia flexilis*, 2 – *Najas major*, 3 – *Caulinia minor*, 4 – *Najas marina*, 5 – *Caulinia tenuissima*. Красным цветом обозначены данные “Флоры Сибири” (Ханминчун, 1988), зеленым — находки после 2000-х годов (Горюнова, Скворцова, 2004; Азовский, Чепинога, 2007; Аненхонов, Пыхолова, 2010; Чепинога и др., 2013; Красная ..., 2013, 2017; Чепинога, 2015; Степанцова и др., 2022), синим — наши находки; * — ошибочное указание *Najas marina* во “Флоре Сибири” (Ханминчун, 1988).

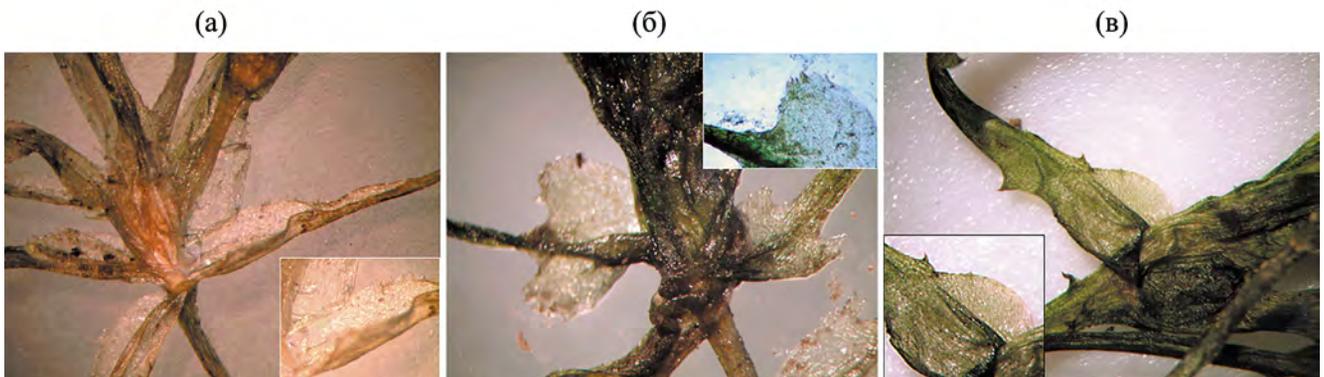


Рис. 2. Различие *Caulinia flexilis* (а), *C. minor* (б) и *Najas major* (в) по форме влагалищ листьев и наличию зубцов на них.

(Wingfield et al., 2004, 2006). По этой причине деградация популяций этого вида, наблюдаемая в последнее время в Западной Европе, по-видимому, представляет собой результат эвтрофирования водных объектов (Wingfield et al., 2004; Thiry, Van de Weyer, 2005; Sinkevičienė et al., 2023). Во “Флоре Сибири” (Ханминчун, 1988) для Забайкальского края вид указан в озерах Ивано-Арахлейской системы, в Республике Бурятия известен из одного местонахождения (р. Томпуда), в Иркутской обл. отмечен по западному побережью оз. Байкал в зал. Мухор и около м. Ядыртуй в Малом Море. Позже вид был найден в оз. Арангатуй, в Чивыркуйском заливе, в Верхнеангарском соре, в дельте р. Верхняя Ангара (Азовский, Чепинога, 2007). Отметим, что в оз. Арангатуй (ранее оз. Сор) вид собирали и ранее — в 1916 г. (образец IRKU18732). В 2005–2007 гг. он был обнаружен в долине р. Аргунь от пос. Приаргунск до с. Абагайтуй (Ткачук и др., 2009).

Вид *C. flexilis* включен в Красную книгу Забайкальского края (2017), где отмечен для озер Иван и Шакшинское. Также занесен в Красную книгу Республики Бурятия (2013), где почти все его

местонахождения находятся в Байкальской котловине. Чаще всего вид встречается в водоемах Северо-Байкальского р-на Республики Бурятия, особенно в бассейне рек Верхняя Ангара и Кичера (озера Кичерское, Тоней, Янгарай, Блудное, Филимоновские, Карачаевское, Страховское, Ирбикли, Светлое, Туркуит, Гаенда, Кондакон, Иркана, источник Дзелинда), и лишь в одном пункте на северо-восточном побережье оз. Байкал — близ устья р. Томпуда. Вид также найден в Баргузинском р-не (оз. Поляночное у с. Баргузин). Единственное местонахождение на территории Бурятии вне Байкальской котловины известно в Муйском р-не — у оз. Белое Море в окрестностях пос. Северомуйск. Всего известно 27 точек этого вида.

Редкий вид, принимающий незначительное участие в составе сообществ водных растений (Wingfield et al., 2006; Sinkevičienė et al., 2023). Известны факты совместного произрастания *C. flexilis*, *C. minor*, *Najas major* (Triest, 1988; Thiry, Van de Weyer, 2005; Sinkevičienė et al., 2023).

Caulinia flexilis включена в основной список Красной книги РФ (2008) с категорией статуса

Таблица 1. Гидрохимические и физические параметры в местонахождениях видов сем. Najadaceae в 2015 г.

Параметр	<i>Caulinia flexilis</i>	<i>Caulinia minor</i>	<i>Najas major</i>
Глубина произрастания, м	0.1	0.2	0.1–0.3
pH	7.56–8.2	8.32–9.61	7.92–8.45
Температура воды, °С	25.5	20.3–21.8	20.7–24.5
Окислительно-восстановительный потенциал, мВ	273.2	217.7–246.3	194.8–235.8
Электропроводность, мкС/см	696	264–368	187–235.8
Удельное сопротивление, Ом*см	1355	2742–3676	2383
Соленость, ‰	0.34	0.13–0.18	0.2
Растворенный кислород, мг/л	2.2	0.29–0.67	0.19
Общая минерализация, мг/л	–	0.21	0.32
Na ⁺ , мг/л	–	6.41	10.58
K ⁺ , мг/л	–	1.51	2.62
Ca ²⁺ , мг/л	–	20.04	45.09
Cl ⁻ , мг/л	–	1.16	1.55
Mg ²⁺ , мг/л	–	18.85	15.20
SO ₄ ²⁻ , мг/л	–	39.67	56.79
CO ₃ ²⁻ , мг/л	–	9.0	<0.50
HCO ₃ ⁻ , мг/л	–	115.59	181.17
NH ₄ ⁺ , мг/л	–	0.17	0.16
NO ₃ ⁻ , мг/л	–	0.74	0.79
NO ₂ ⁻ , мг/л	–	<0.02	<0.02
PO ₄ ³⁻ , мг/л	–	0.015	0.410
P _{общ} , мг/л	–	0.045	0.058
Характер грунта	песчаный с наилком	песчано-гравийный с наилком	илисто-гравийный

Примечание. “–” — данные отсутствуют.

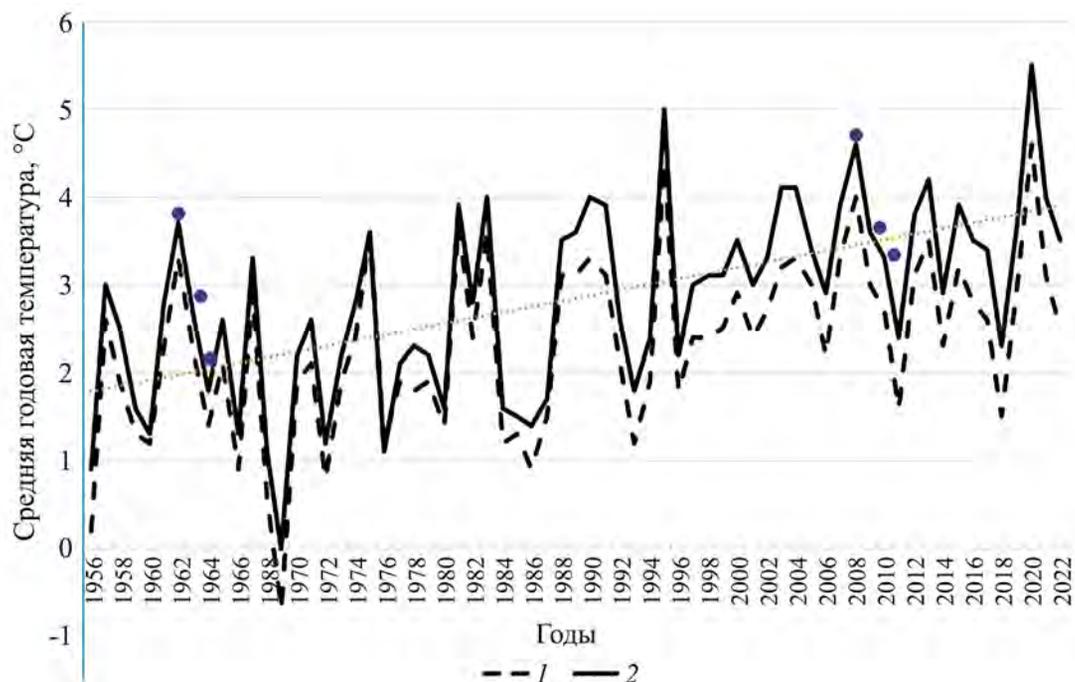


Рис. 3. Многолетние изменения среднегодовой температуры воздуха по данным метеостанций городов Миасс (1) и Челябинск (2) и годы находок *Caulinia flexilis* (синие точки).

редкости 2. Охраняется во многих странах Западной Европы (Kurpjanowicz et al., 2018; Sinkevičienė et al., 2023). Включен в список охраняемых видов Международного союза охраны природы³, для территории Европы считается уязвимым видом (Vulnerable) (Lansdown, 2011a), в мировом масштабе — вызывает наименьшие опасения (Least Concern) (Maiz-Tome, 2016).

На Южном Урале отмечена периодичность появления и исчезновения вида в оз. Б. Миассово (Вейсберг, 2011, 2014). Так, впервые в оз. Б. Миассово *C. flexilis* был обнаружен в 1960-х годах XX в., в период с 1990 по 2007 гг. его не регистрировали, несмотря на регулярные обследования. С 2007 по 2010 гг. вид вновь встречался, что связывают со снижением уровня воды (Вейсберг, 2011). Примечательно, что находки этого вида совпадали с локальными максимумами среднегодовых температур и сразу после них (по данным для городов Миасс и Челябинск в периоды 1961–1963 гг. и 2003–2010 гг.) (рис. 3), при этом 2009–2010 гг. характеризовались крайне низким среднегодовым количеством осадков.⁴ Важность температурного фактора для существования вида подтверждается палеоданными из озерных отложений в северо-восточной Польше. Здесь зафиксировано появление вида в конце Эемского климатического оптимума (127–106 тыс. лет назад) когда происходило постепенное снижение

среднегодовых температур и зимние температуры опускались немного ниже 0 °С. Экспансия вида совпала с началом и серединой последнего оледенения в период раннего и среднего Вейкселя (110–12 тыс. лет назад) с умеренным климатом, а внезапное исчезновение произошло в результате резкого снижения температуры в конце этого периода. Примечательно, что *C. flexilis* по мере снижения температур полностью заместил в озере *Najas marina* s.l. (*N. major*), обитавшего там ранее (Kurpjanowicz et al., 2018).

Caulinia minor (All.) Coss. et Germ (*Najas minor* All.) — Каулиния малая (рис. 2), временный карьер на р. Средняя Борзя, 51°00'13.0" с.ш., 119°08'30.5" в.д., 531.2 м н.у.м., 11.07.2015.

Евразийский вид, распространенный в тропическом, субтропическом и умеренном поясах. Его ареал охватывает Восточную и Западную Европу, Средиземноморье, Кавказ, ряд стран Азии и Северной Африки (Цвелев, 1982; Casper, Krausch, 1980; Triest, 1988; Губанов и др., 2002). Вид интродуцирован в Северной Америке (Hultén, Fries, 1986).⁵ На территории Европейской России изредка встречается в бассейнах рек Волга и Дон (Губанов и др., 2002; Лисицына и др., 2009; Маевский, 2014), северная граница ареала *C. minor* проходит по территории Курской, Калужской, Московской, Владимирской, Ивановской, Нижегородской областей и Республик Марий Эл и Татарстан (Бирюкова и др., 2017). Распространён по югу Западной

³ The IUCN Red List of threatened species <https://www.iucnredlist.org/species/162310/78457107>

⁴ <http://www.pogodaiklimat.ru/history/28647.htm>

⁵ Global Invasive Species Database. <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=1560>

Сибири (Киприянова, 2009). По долине р. Амур встречается до 50° с.ш., но очень редко и небольшими группами (Крюкова, 2005).

Ранее в Забайкалье вид был отмечен в оз. Нижняя Толма Тункинского р-на Республики Бурятия (Ханминчун, 1988). Всего для территории известны две находки вида.

Экологические условия в новом местонахождении приведены в табл. 1. В Забайкальском крае *C. minor* встречается на мелководьях искусственных водоемов на песчано-гравийных, песчано-илистых и илистых грунтах в низкоминерализованных, гидрокарбонатных водах со слабощелочной реакцией среды. Согласно литературным данным, вид обитает и в искусственных, и в естественных водных объектах (Triest, 1988; Киприянова, Зарубина, 2012; Бирюкова и др., 2017 и др.). Диапазон водородного показателя для местообитаний вида чуть шире (рН 6.2–9.3), чем в Забайкалье и охватывает нейтральные воды гидрокарбонатного и сульфатно-гидрокарбонатного класса, богатые ионами кальция (Бирюкова и др., 2017; Zolotareva et al., 2021). Способен произрастать на глубинах до 5 м.⁵

Caulinia minor охраняется в ряде регионов России (Новосибирской, Омской областях и др.)¹, в Кемеровской и Рязанской областях, наоборот, исключен из последних переизданий Красных книг. Вид также указан в списке охраняемых видов Международного союза охраны природы, однако и в Европе, и в мире его популяции стабильны и вызывают наименьшие опасения (Least Concern) (Lansdown, 2011b, 2014).

Известно, что семена *C. minor* способны длительное время сохраняться в грунте и прорасти лишь при формировании благоприятных условий, один из определяющих факторов — достаточно высокие температуры прорастания семян ≥ 20 °С (Красная ..., 2014, 2018a; Варгот, 2015). Для Нижегородской обл. сообщается о периодическом появлении и исчезновении вида в озерах (Бирюкова, 2017). Так, вид был зарегистрирован в 1963 г., с 1999 г. данных о его находках не обнаружено, с 2014 г. вновь сообщается о находках вида (Бирюкова и др., 2017). Известны факты совместного произрастания *C. minor* и *C. flexilis* (Sinkevičienė et al., 2023), а также *C. minor* и *Najas major* (Белякова и др., 2015; Бирюкова и др., 2017). В Омской обл. в 2011 г. найдено шесть новых местонахождений вида (Ефремов, Свириденко, 2016). Следует отметить, что предшествующий находкам 2010 г. был в Северном полушарии самым теплым за 120 лет регулярных метеорологических наблюдений, т. е. с 1891 г.⁶

В силу биологических особенностей *C. minor* (однолетник с нестабильной численностью в раз-

ные годы) высказываются сомнения в целесообразности его включения в региональные Красные книги. Вид характерен для начальных стадий сукцессии, занимающих относительно непродолжительное время существования водоемов, и его выпадение на последующих стадиях — естественный процесс (Shcherbakov, Lyubeznova, 2017). Отмечается теплолюбивость вида и важность температуры воды во время вегетации, поскольку в каждом цветке даже при благоприятных условиях может образоваться лишь одно семя, в годы с жарким началом и холодным концом лета всегда существует опасность, что значительная часть семян не успеет созреть. Если несколько подобных лет будут следовать одно за другим, это может привести к подрыву репродукционного потенциала популяции (Красная ..., 2018a). Однако, в настоящее время имеющиеся факты свидетельствуют о расширении ареала вида с большой вероятностью, что новые находки в Северной Евразии — это следствие потепления климата.

Najas major All. (*N. marina* auct. non L.) — Наяда большая (рис. 2), пруд-осветлитель, на слиянии рек Средняя Борзя и Ильдикан, 51°57'59" с.ш., 119°22'05" в.д., 506 м н.у.м., 09.07.2015.

Евразийский вид, распространен в умеренном поясе Западной и Восточной Европы, на юге Сибири, в Казахстане и Средней Азии (Цвелев, 1976; Triest, 1988; Свириденко, 2000). Встречается в европейской части России (Лисицына и др., 2009). На юге Западной Сибири известно несколько местонахождений — в Курганской (Красная ..., 2012) и Тюменской областях (Глазунов и др., 2015), Алтайском крае (Киприянова, 2022). На Дальнем Востоке растет в стоячих и слабопроточных водоемах поймы р. Амур, где встречается очень редко и в незначительном количестве (Крюкова, 2005).

Во “Флоре Сибири” (Ханминчун, 1988) образцы, приводившиеся как *N. marina* из устья р. Верхняя Ангара (западное Забайкалье), на самом деле принадлежат *N. major* и происходят из оз. Большая Ангара (Южная Бурятия, система Койморских озер, долина р. Тунка) (Чепинога, 2015). Примечательно, что при обследовании этого местонахождения в 2006 и 2013 гг. *N. major* не обнаружена (Чепинога, 2015). Всего из Забайкалья известны две точки.

Экологические параметры в новом местонахождении показаны в табл. 1. В регионе вид встречается на хорошо прогреваемых мелководьях искусственных и естественных водных объектов со стоячей или слабопроточной водой. Растет на песчано-илистых, илистых и песчано-гравийных грунтах в низкоминерализованных, гидрокарбонато-сульфатных водах средней жесткости, со слабощелочной реакцией среды.

До последнего времени *N. major* часто не выделяли из *N. marina* s.l., поэтому оценить его ох-

⁶ https://meteoinfo.ru/?option=com_content&view=article&id=3449#1

ранний статус сложно. Но *N. marina* s.l. охраняется во многих регионах России (Красная ..., 2011, 2013, 2018б, 2021). Входит в список охраняемых видов Международного союза охраны природы, в мировом масштабе вызывает наименьшие опасения (Least Concern) (Lansdown, 2019).

В последние годы в Центральной России наблюдаются признаки расширения ареала и повышения численности *N. major* (Казакова, 2004; Щербаков, Майоров, 2013; Маевский, 2014; Shcherbakov, Lyubeznova, 2017). Так, современная северная граница в европейской части ареала сместилась на 150–200 км к северу (Панасенко, Анищенко, 2018). Вероятно, экспансии вида способствует потепление климата и изменение распределения осадков, регистрируемое с середины XX в. (Панасенко, Анищенко, 2018). По литературным данным (Agami, Waisel, 1984) оптимальная температура прорастания семян *N. major* достигает 20–25 °С. В Нижегородской обл. вид редок, известно лишь пять местонахождений, современное произрастание подтверждено только для оз. Долгое, отмечается периодическое исчезновение вида. Так, сборы из этого озера датированы 1970 и 2015 гг. (Беляков и др., 2015). Важность температуры для развития *N. major* отмечал А.В. Щербаков, наблюдавший нестабильность численности вида вплоть до его отсутствия в местообитаниях Московской обл. в годы с аномально холодными весной и летом (Щербаков, Майоров, 2013).

В целом, для всех трех обсуждаемых здесь видов, принадлежащих к г-стратегам, благоприятны начальные сукцессионные стадии зарастания водоемов (Triest, 1988; Thiry, Van de Weyer, 2005; Щербаков, Майоров, 2013; Бирюкова и др., 2017; Sinkevičienė et al., 2023). Они связаны с местообитаниями, в которых периодически происходят нарушения донного субстрата в силу естественных (паводки, половодье, ледоход, ветро-волновое воздействие, пересыхание литоральной зоны) или искусственных (строительство гидротехнических сооружений, углубление дна, обустройство пляжей и др.) причин. В Забайкалье наши находки наядовых сделаны как в естественном водоеме — в пойме р. Аргунь (*Caulinia flexilis*), так и в искусственных — во временном карьере на р. Средняя Борза (*C. minor*) и в пруду-осветлителе на той же реке (*Najas major*).

Территория Забайкалья с середины XIX в. находится в сухой фазе увлажнения с постепенным повышением температуры воздуха (рис. 4). Повышение температуры воздуха в Забайкалье с середины XX в. в среднем достигало ~2 °С. До начала 1990-х годов оно обеспечивалось потеплением в холодный период года, позже — ростом температуры в теплый период (Обязов, 2014; Обязов и др., 2021). Это сказалось на существенном увеличении испаряемости в последние 20 лет и усилении ари-

дизации территории (Вахнина и др., 2018; Обязов и др., 2021). В 2014 и 2015 гг. была зафиксирована аномально теплая весна, особенно в восточных районах Забайкальского края, где летом и были сделаны наши находки наядовых. Максимальные значения сумм температур воздуха >10 °С в 2015 г. отмечены в степях на юго-востоке края (Борзя, Кайластуй, Соловьевск) и в районе расположенной метеостанции г. Нерчинск, где они достигали 2000–2300 °С (Носкова и др., 2019). Повышение температуры воздуха и снижение увлажненности приводят к быстрому прогреванию воды, снижению ее уровня и повышению минерализации в водных объектах региона (Обязов, 2014; Обязов и др., 2021), что, по-видимому, благоприятно для развития наядовых. Все находки в регионе сделаны в годы с локальными максимумами среднегодовых температур или с близкими к ним значениям и/или в последующие за ними годы. В Забайкалье это происходит в сочетании с низкими показателями среднегодовых осадков (рис. 4).

Одновременные находки трех видов в 2015 г. позволяют предположить, что сочетание раннего тепла весной и повышенного фона среднегодовой температуры выступают стимулирующим фактором для прорастания семян обсуждаемых видов. Потепление за счет роста весенних и летних температур, происходящее в последние десятилетия в азиатской части России¹ и в Забайкалье (Обязов, 2014; Обязов и др., 2021) приводит к увеличению в водоемах продолжительности вегетационного периода, а вместе с ним и вероятности прорастания семян наядовых весной и их успешного вызревания летом.

Наблюдаемые климатические изменения в Забайкалье согласуются с общероссийскими тенденциями¹ (Доклад..., 2017, 2021), и, вероятно, в целом благоприятствуют распространению наядовых повсеместно. Следует отметить, что находки наядовых во многих регионах России были сделаны в совпадающие периоды. Так, находки отмечены в начале 1960-х годов, которые характеризуются малым количеством осадков и локальным повышением среднегодовых температур. В 1990-х годах в период роста количества осадков и снижения температур виды пропадали и вновь появлялись с ~2007, 2010–2011 гг., когда опять повышались среднегодовые температуры и уменьшалось количество осадков. Показательным в этом плане стал 2010 г. с его рекордно жарким и засушливым летом и максимальными среднегодовыми температурами.¹ Можно предположить, что при сохранении тенденции роста среднегодовых температур число находок наядовых будет увеличиваться во многих регионах России, особенно в годы с теплыми весной и летом в сочетании с небольшим количеством осадков. При этом, большее преимущество получат более

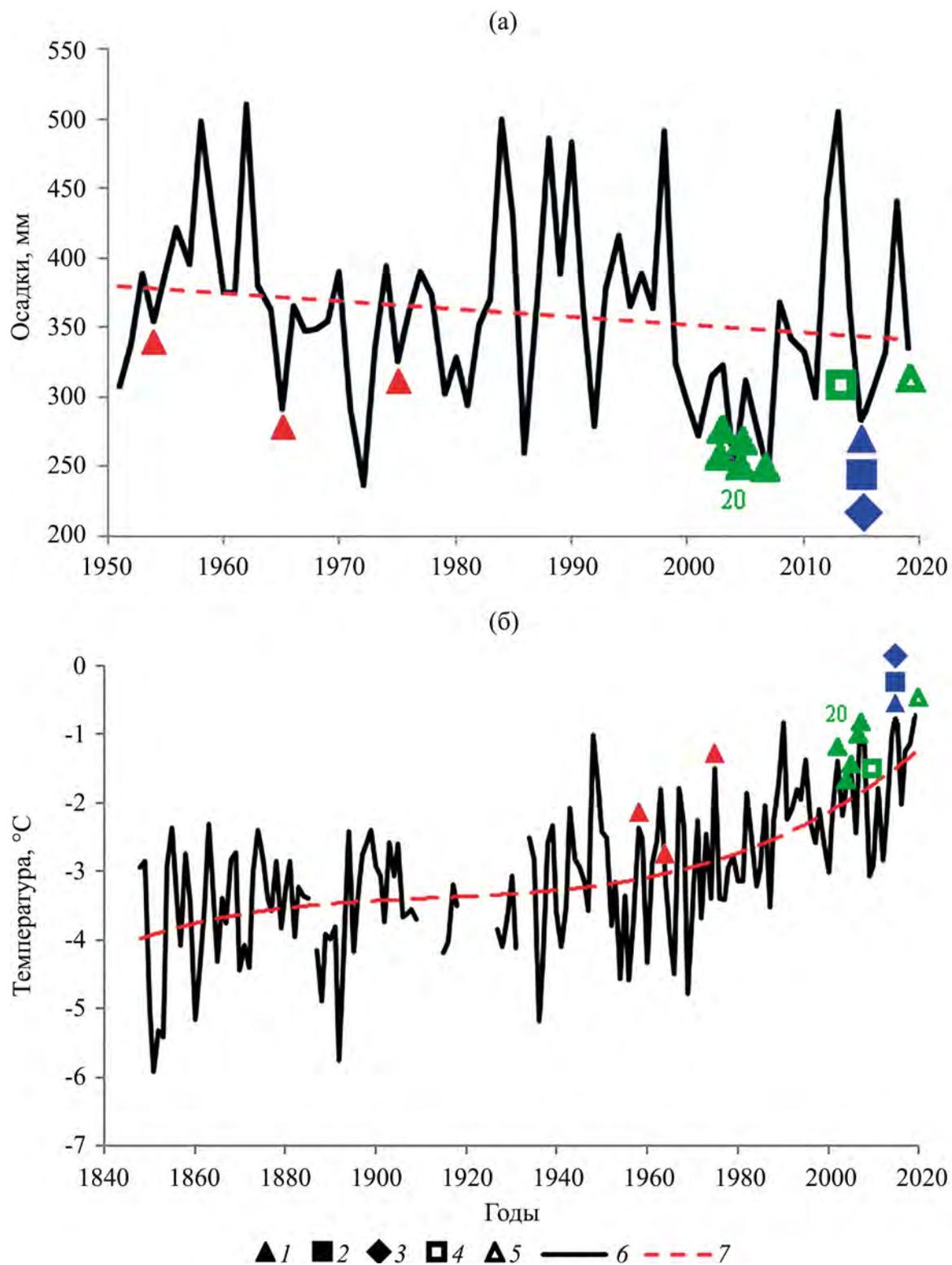


Рис. 4. Многолетние изменения годовых сумм атмосферных осадков в Забайкалье по данным из юго-восточной части (а) и многолетние изменения средней годовой температуры воздуха по данным метеостанции Нерчинский Завод (б). 1 – *Caulinia flexilis*, 2 – *Najas major*, 3 – *C. minor*, 4 – *Najas marina*, 5 – *Caulinia tenuissima*, 6 – исходный ряд данных (по: Обязов и др., 2022), 7 – линейный тренд.

теплолюбивые и менее требовательные к трофности воды виды — *Caulinia minor* и *Najas major*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях резко континентального климата Забайкалья виды сем. Najadaceae обитают на мелководных, хорошо прогреваемых затишных участках литорали естественных и искусственных водоемов на песчаных, песчано-гравийных с наилком грунтах, в мало- и среднеминерализованных водах с нейтральной до слабощелочной реакцией среды, что характерно для этих видов и в других частях ареала. Все находки видов в Забайкалье совпадали с периодами повышения среднегодовых температур воздуха и с локальными минимумами количества осадков, для степных районов юго-востока находкам предшествовали аномально высокие весенние температуры в 2014–2015 гг. В условиях резко континентального климата Забайкалья появление видов наядовых *Caulinia flexilis*, *C. minor* и *Najas major* и др. в водных объектах можно ожидать в годы с теплой ранней весной, жарким летом и небольшим количеством осадков. Наметившаяся с начала XXI в. тенденция роста температур в теплое время года может способствовать тому, что эти теплолюбивые виды будут встречаться в водоемах региона чаще. В настоящее время самый распространенный на территории Забайкалья вид — *Caulinia flexilis*, представитель умеренного климата, тяготеющий к мезотрофным водам. Однако при сохранении тенденции повышения среднегодовых температур *C. minor* и *Najas major* как более теплолюбивые виды могут получить дополнительные преимущества.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках госзадания ИПРЭК СО РАН (тема FUFRR-2021-0006 № 121032200070-2, Базарова) и ИБВВ РАН (тема № 121051100099-5, Бобров, Чемерис), при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-14-00115, Бобров, Чемерис, использование лабораторного оборудования, анализ экологических и климатических закономерностей) и правительства Тюменской обл. по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2) (Бобров, анализ распространения видов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовский М.Г., Чепинога В.В. 2007. Флора высших растений озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та.

Аненхонов О.А., Пыхалова Т.Д. 2010. Конспект флоры сосудистых растений Забайкальского национального парка. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ.

Беляков Е.А., Гарин Э.В., Оханкин А.Г., Лебедева О.А. 2015. *Najas major* All. на территории Нижегородской области // Междунар. журн. прикладных и фундаментальных исследований: биологические науки. № 12. С. 1826.

Бирюкова О.В., Шестакова А.А., Беляков Е.А., Гарин Э.В. 2017. О распространении *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. (Hydrocharitaceae, Liliopsida) на территории Нижегородской области // Поволжский экол. журн. № 3. С. 251.
<https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-3-251-259>

Варгом Е.В. 2015. О многолетней динамике некоторых водных растений в условиях Республики Мордовия // Гидробиотика—2015: Матер. VIII Всерос. конф. с междунар. участием по водным макрофитам. Ярославль: Филигрань. С. 78.

Вахнина И.Л., Обязов В.А., Замана Л.В. 2018. Динамика увлажнения в степной зоне юго-восточного Забайкалья с начала XIX столетия по кернам сосны обыкновенной // Вестн. Московск. ун-та. Серия 5: География. № 2. С. 28.

Вейсберг Е.И. 2011. Виды семейства Najadaceae на Южном Урале // Бот. журн. Т. 96. № 11. С. 1470.

Вейсберг Е.И. 2014. Разнообразие водной растительности системы озер Большое Миассово и Малое Миассово (Южный Урал) // Turczaninowia. Т. 17. № 4. С. 84. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.17.4.15>

Глазунов В.А., Николаенко С.А. 2015. Новые сведения о распространении наядовых (Najadaceae) в Тюменской области // Бот. журн. Т. 100. № 1. С. 68.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2002. Иллюстрированный определитель растений средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М.: КМК.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год. 2021. М.: НИУ Росгидромет.

Доклад о климатических рисках на территории Российской Федерации. 2017. Санкт-Петербург: Главная геофизическая обсерватория им. А.И. Воейкова (ФГБУ “ГГО”).

Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. 2016. О распространении редких гидрофитов в Омской области // Бот. журн. Т. 101. № 8. С. 923.

Иванова М.О., Волкова П.А., Копылов-Гуськов Ю.О., Бобров А.А. 2017. Флористические находки в южных природных районах Республики Тувы и в охранной зоне заповедника “Убсунурская котловина” // Turczaninowia. Т. 20. № 4. С. 15.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.2>

Казакова М.В. 2004. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово.

Киприянова Л.М., Зарубина Л.М. 2012. О распространении некоторых видов растений по акватории

- Новосибирского водохранилища // Мир науки, культуры, образования. № 6(37). С. 480.
- Киприянова Л.М. 2009. Флористические находки в Новосибирской области, Алтайском крае и Хакасии // Бот. журн. Т. 94. № 9. С. 1389.
- Киприянова Л.М. 2022. Разнообразие сообществ водной растительности озер Обь-Иртышского Междуречья (Западная Сибирь) // Растительность России. № 43. С. 60.
- Колесникова Т.Д. 1965. Современное и прошлое распространение видов рода *Najas* в СССР и их значение в палеогеографии четвертичного периода // Бот. журн. Т. 50. № 2. С. 182.
- Красная книга Забайкальского края. Растения. 2017. Новосибирск: ООО "Дом мира".
- Красная книга Кузбасса. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2021. Кемерово: Вектор-Принт.
- Красная книга Курганской области. 2012. Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та.
- Красная книга Липецкой области. 2014. Растения, грибы, лишайники. Липецк: Веда социум.
- Красная книга Московской области. 2018а. М.: КМК.
- Красная книга Новосибирской области. Животные, растения и грибы. 2018б. Новосибирск: Мин. прир. рес. и экол. Новосиб. обл.
- Красная книга Омской области. 2015. Омск: ОмГПУ.
- Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2013. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М.: КМК.
- Красная книга Рязанской области. 2011. Рязань: Голос губернии.
- Крюкова М.В. 2005. Флора водоемов Нижнего Амура. Владивосток: Дальний Восток.
- Лисицына Л.И., Папченко В.Г., Артеменко В.И. 2009. Флора водоемов волжского бассейна. Определятель сосудистых растений. М.: КМК.
- Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК.
- Носкова Е.В., Вахнина И.Л., Рахманова Н.В. 2019. Сумма активных температур воздуха (выше 10°C) на территории Забайкальского края // Успехи современного естествознания. № 11. С. 148.
- Обязов В.А. 2014. Изменения современного климата и оценка их последствий для природных и природно-антропогенных систем Забайкалья: Автореф. на соиск. уч. степени докт. дисс. Казань. 38 с.
- Обязов В.А., Кирилук В.Е., Кирилук А.В. 2021. Торейские озера как индикатор многолетних изменений увлажненности юго-восточного Забайкалья и северо-восточной Монголии // Гидросфера. Опасные процессы и явления. Т. 3. № 3. С. 204.
- Панасенко Н.Н., Анищенко Л.Н. 2018. О распространении *Najas major* All. в Брянской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 123. № 5. С. 67.
- Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во Омск. гос. пед ун-та.
- Степанцова Н.В., Чепинога В.В., Казановский С.Г. и др. 2022. Флористические находки на территории Байкальской Сибири // Turczaninowia. Т. 25. № 3. С. 194.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.3.18>
- Ткачук Т.Е., Горюнова С.В., Цыбикова Е.Б., Глушков И.В. 2009. Растительность поймы р. Аргунь и ее динамика // Аргунские просторы. Чита: Экспресс-издательство. С. 133.
- Ханминчун В.М. 1988. Сем. 27. Najadaceae – Наядовые // Флора Сибири. Т. 1. Lycopodiaceae-Hydrocharitaceae. Новосибирск: Наука. С. 108.
- Цвелев Н.Н. 1982. Семейство наядовые (Najadaceae) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 6. С. 42.
- Цвелев Н.Н. 2006. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК.
- Цыбекмитова Г.Ц. 2015. Гидрохимия реки Средняя Борзя // Региональная экономика: технологии, экономика, экология и инфраструктура: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 20-летию ТуВИКОПРСОРАН. Кызыл: ТуВИКОПРСОРАН. С. 303.
- Чепинога В.В. 2015. Флора и растительность водоемов Байкальской Сибири. Иркутск: Изд-во ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН.
- Чепинога В.В., Дементьева М.К., Лиштва А.В. 2013. Флористические находки в бассейне верхнего течения реки Лены (Иркутская область) // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия "Биология. Экология". Т. 6. № 1. С. 102.
- Щербаков А.В., Майоров С.П. 2013. Водные адвентивные растения Московского региона // Вестн. Удмуртск. ун-та. Вып. 2. С. 57.
- Agami M., Waisel Y. 1984. Germination of *Najas marina* L. // Aquat. Bot. V. 19. № 1. 2. P. 37.
- Casper S.J., Krausch H.D. 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa, Pteridophyta und Anthophyta 1. Teil. Lycopodiaceae bis Orchidaceae. 23. S. 1.
- Efimov D.Yu., Pimenov A.V., Bobrov A.A. 2023. *Najas marina* (Hydrocharitaceae) in southern Middle Siberia, refinds after a century-old recess // Inland Water Biol. V. 16. N 6. P. 1178.
<https://doi.org/10.1134/S1995082923060081>
- Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants I–III. Königstein: Koeltz Sci. Books.
- Kupryjanowicz M., Fiłoc M., Czerniawska D. 2018. Occurrence of slender naiad (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk. & Schmidt) during the Eemian Interglacial eAn example of a palaeolake from the Hieronimowo site, NE Poland // Quaternary Int. V. 467. P. 117.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.12.015>
- Lansdown R.V. 2011a. *Najas flexilis* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T162310A5572090. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed on 29 March 2023.

- Lansdown R.V. 2011b. *Najas minor* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T164446A5871757. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed on 29 March 2023.
- Lansdown R.V. 2014. *Najas minor*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T164446A43123412. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed on 29 March 2023.
- Maiz-Tome L. 2016. *Najas flexilis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T162310A78457107. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed on 29 March 2023.
- Sinkevičienė Z., Kamaitytė-Bukelskienė L., Petruaitis L., Gudžinskas Z. 2023. Current distribution and conservation issues of aquatic plant species protected under habitats directive in Lithuania // Diversity. V. 15(2). P. 185. <https://doi.org/10.3390/d15020185>
- Shcherbakov A.V., Lyubeznova H.V. 2017. Problems in creating lists of protected species for regional Red Data Books: aquatic vascular plants of European Russia and North Caucasus as case studies // Wulfenia. V. 24. P. 171.
- Thiry E., Van de Weyer K. 2005. Re-establishment Plan for the Natura 2000. Species *Najas flexilis* in Poland. Manuscript. Ministry of Environment e DOP. Warsaw.
- Triest L. 1988. A revision of the genus *Najas* L. (Najadaceae) in the Old World // Academie Royale des Sciences D'outre-Mer. Classe des Sciences naturelles et médicales Mémoires in-8. Nouvelle Sér. T. 22. № 1.
- Vargot E.V., Shcherbakov A.V., Bolotova Ya.V., Uotila P. 2016. Current distribution and conservation of *Najas tenuissima* (Hydrocharitaceae) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. V. 1. № 3. P. 2.
- Wingfield R.A., Murphy K.J., Gaywood M.J. 2006. Assessing and predicting the success of *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. & Schmidt, a rare European aquatic macrophyte, in relation to lake environmental conditions // Hydrobiologia. V. 570. P. 79.
- Wingfield R.A., Murphy K.J., Hollingsworth P., Gaywood M.J. 2004. The ecology of *Najas flexilis* (slender naiad). SNH commissioned report, no. 017 (ROAME no. F98 PA02). Scottish Natural Heritage, Edinburgh. 88 p.
- Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Glazunov V.A. et al. 2021. New species and noteworthy findings for flora of the Urals and adjacent territories // Turczaninowia. V. 24. № 2. P. 193. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.2.18>

Distribution of Najadaceae Species in Trans-Baikal Area Due to Climatic Factors

B. B. Bazarova^{1,*}, E. V. Chemeris², A. A. Bobrov^{2,3,**}

¹Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Chita, Russia

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

Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

³Tyumen State University, AquaBioSafe, Tyumen, Russia

*e-mail: balgit@mail.ru

**e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

According to data of the late 20th century in the Trans-Baikal and Baikal areas, the family Najadaceae is represented by four species known in few localities: *Caulinia flexilis* (4 localities), *C. minor* (3), and *Najas major* (3), *N. marina* (4). All of them are annuals, r-strategists, which are characterized by fluctuations in abundance. Since the 21st century, these species have been found in 20 more localities, mainly situated within the Baikal Depression. In 2015, when performing monitoring studies of aquatic flora, three more new localities of *Caulinia flexilis*, *C. minor*, and *Najas major* were found in the basin of the Amur River. Distribution maps of the Najadaceae species in the region were compiled, and the ecological characteristics of their habitats were given. In Trans-Baikal area, since the middle of the 20th century, warming has occurred due to an increase in the average annual temperature. For the last 70 years, aridization has increased in southern regions, which changes the habitat conditions in waterbodies. Findings of these Najadaceae species in Trans-Baikal area coincided with the periods of increase in mean annual air temperatures and with local minimums of precipitation. An increase in the number of findings of the Najadaceae species since the beginning of the 21st century, both in Trans-Baikal area and in other regions of Russia, has been occurring against the background of an increase in the average annual air temperature. In Trans-Baikal area, the trend of increasing of temperatures in the warm season since the beginning of the 21st century is favorable for these species and may contribute to their further distribution.

Keywords: aquatic plants, climate change, environmental factors, floristic novelties, protected species, Red Data Books, Siberia

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ БЫСТРЯНОК РОДА *Alburnoides* (Pisces, Leuciscidae) ИЗ ВОДОТОКОВ ЮГА РОССИИ

© 2024 г. Р. Е. Белогурова^{a, b, *}, Е. П. Карпова^{a, b}

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

^bНаучно-исследовательский центр пресноводной и солоноватоводной гидробиологии, Херсон, Россия

*e-mail: prishchepa.raisa@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.03.2023 г.

После доработки 04.06.2023 г.

Принята к публикации 23.06.2023 г.

Рассмотрена изменчивость морфологических признаков быстрянок рода *Alburnoides* Jeitteles, 1861 из водотоков юга России (пяти рек Крымского полуострова и двух рек Краснодарского края). Установлено, что у быстрянок в пределах исследуемых районов размеры тела в среднем от 60.1 ± 1.45 мм у особей из р. Гостагайка (Краснодарский край) до 88.2 ± 1.87 мм у рыб из р. Ангара (Крымский п-ов). С помощью критерия Манна–Уитни между выборками зарегистрированы статистически достоверные различия по большинству пластических признаков, по меристическим признакам они отсутствуют. В исследуемых регионах отмечена неоднородность структуры быстрянок рода *Alburnoides*: по результатам кластерного анализа для совокупности всех изученных признаков наибольшее сходство выявлено у выборок из крымских рек, географически близких друг к другу (Черная, Бельбек, Кача, Альма), группировка из р. Ангара примыкает к ним на более высоком уровне дивергенции. Отдельную группу образуют выборки из рек Краснодарского края. Полученные данные согласуются с литературными сведениями о формировании фауны рыб в реках Крыма, установленные четкие различия быстрянок из рек юга России требуют более детального исследования.

Ключевые слова: быстрянки, *Alburnoides*, пластические и меристические признаки, изменчивость, водотоки, Крымский п-ов, Краснодарский край

DOI: 10.31857/S0320965224030034, EDN: ZPWTNC

ВВЕДЕНИЕ

Широкая изменчивость внутри рода *Alburnoides* Jeitteles, 1861 позволила выделить много видов и подвидов, распространенных в водных объектах Европы; таксономию быстрянок до сих пор активно исследуют, что свидетельствует о недостаточной изученности этого рода (Jouladeh et al., 2016; Levin et al., 2018). На основании анализа некоторых меристических признаков установлено, что в бассейнах рек Днестр, Южный Буг, Днепр, Волга, Дон и реках северного побережья Азовского моря встречается русская быстрянка *A. rossicus* Berg, 1924, в реках Кубани отмечают *A. kubanicus* Berg, 1932, в реках Крыма выделен эндемичный вид — быстрянка крымская *A. maculatus* (Kessler, 1859) (Bogutskaya, Coad, 2009). Много видов описано из рек Турции, относящихся к бассейнам Эгейского, Черного и Мраморного морей. Молекулярно-генетические исследования позволили установить диверсификацию рода *Alburnoides*

из внутренних водотоков Турции в период Миоцена (Vektas et al., 2019).

Традиционно быстрянок из водотоков Крымского п-ова и Кавказа относили к подвиду южная быстрянка *Alburnoides bipunctatus fasciatus* (Nordmann, 1840) (Мовчан, Смирнов, 1983; Мовчан, 2011), однако в работе (Fricke et al., 2023) для быстрянок Крыма и бассейна Черного моря в качестве валидных указаны названия *A. maculatus*, а для рыб из рек Краснодарского края — *A. kubanicus* Bănărescu 1964. Поэтому вопрос о таксономическом статусе быстрянок водотоков Крыма и Краснодарского края остается дискуссионным.

Для изучения изменчивости быстрянок используют как традиционные морфологические, так и молекулярно-генетические методы. Известны исследования, касающиеся оценки изменчивости представителей рода *Alburnoides* на различных участках ареала: реках России, Беларуси,

Чехии (Лужняк, 2002; Жердева и др., 2013; Ручин, 2013). Внутривидовая структура быстрянок в малых реках юга России изучена слабо. Более 40 лет назад при исследовании полового диморфизма южной быстрянки (*A. bipunctatus fasciatus* согласно номенклатуре авторов) из р. Альма было установлено, что между самками и самцами имеются достоверные различия лишь по 4 признакам из 25 (Мовчан, Смирнов, 1983). Известны некоторые морфометрические характеристики южной быстрянки из рек Краснодарского края (Аше, Пезуапсе и Шахе) (Лужняк, 2002). С помощью ДНК-штрихкодирования исследованы и подтверждены четыре валидных вида быстрянок из водотоков Кавказа (Levin et al., 2018).

Для объяснения происхождения быстрянок рода *Alburnoides* в реках Крымского п-ова предложены две гипотезы: крымская быстрянка *A. maculatus* (приведена номенклатура согласно последним таксономическим сводкам) — аборигенный вид для рек западной части северного макросклона Крымских гор (Кесслер, 1860), или же подвид (согласно некоторым источникам, *A. bipunctatus fasciatus* или *A. bipunctatus rossicus*) проник в р. Салгир и его притоки (северо-восточный макросклон) с началом работы Северо-Крымского канала в Крыму (Мирошниченко, 2003; Карпова, 2017). В связи с этим, исследования с применением и морфологического, и молекулярно-генетического подходов перспективны для уточнения филогеографии быстрянок во внутренних водоемах Крымского п-ова.

Различные формы антропогенного воздействия за последние 70 лет привели к существенной перестройке в составе рыбных сообществ малых рек юга России, что определяет актуальность их мониторинга (Карпова, 2017). Ихтиоцены горных рек Крымского п-ова из-за особенностей гидрологических и биотопических условий характеризуются высоким уровнем доминирования отдельных видов рыб и низким видовым богатством (Карпова, 2020). Такие особенности предполагают уязвимость экосистем и отдельных видов перед экстремальными воздействиями. Быстрянки — одни из доминирующих по численности рыб в крымских реках: на отдельных участках рек их доля превышает 50% общего числа рыб, особенно их численность увеличивается в период экстремальных паводковых сбросов вод (Карпова, 2020). Из-за массовости и почти повсеместного распространения быстрянки играют важную экологическую роль, поскольку являются основным консументом в сообществах и ценообразующим видом.

Учитывая обособленность водотоков юга России, специфичность условий обитания и недостаточную изученность представителей рода *Alburnoides*, а также их спорный таксономический статус, цель настоящей работы — изучить изменчивость морфологических признаков быстрянок

из некоторых рек Крымского п-ова и Краснодарского края.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для работы собирали в ходе экспедиционных исследований Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского водотоков Крымского п-ова и Краснодарского края в летний период с 2014 по 2019 гг. Пробы рыб получены из рек западной части северного макросклона Крымских гор: р. Бельбек, р-н с. Аромат (44.571446 с.ш., 33.944931 в.д.), р. Черная, р-н с. Хмельницкое (44.542730 с.ш., 33.662462 в.д.), р. Кача, р-н с. Машино (44.694687 с.ш., 33.923103 в.д.), р. Альма, р-н с. Почтовое (44.867272 с.ш., 33.860501 в.д.) и р. Ангара — левобережное притока р. Салгир, район с. Перевальное (44.839587 с.ш., 34.317046 в.д.), а также рек Гостагайка, р-н ст. Гостагаевской (45.030361 с.ш., 37.492861 в.д.) и Вулан, р-н с. Архипо-Осиповка (44.402892 с.ш., 38.541311 в.д.) в Краснодарском крае (рис. 1).

Быстрянок отлавливали с помощью мальковой волокуши (размер ячеи 6.5 мм) методом гона, а также креветочным саксом с диаметром входного отверстия 1 м² (размер ячеи 6.5 мм). Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Для морфометрического анализа использовали 29 пластических и 4 меристических признака. Измерения проводили по общепринятой схеме с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм (Правдин, 1966). При дальнейшей обработке результаты измерений представляли в виде индексов — в процентах от длины тела (*SL*), промеры на голове — в процентах от длины головы (*HL*). Всего обработано 247 экз. рыб. Учитывая, что половой диморфизм по пластическим признакам быстрянок слабо выражен (Мовчан, Смирнов, 1983), для анализа использовали зрелых рыб обоих полов сходного возраста (от 2+ до 3). Возраст рыб определяли по чешуе под бинокулярным микроскопом (Правдин, 1966). Для оценки различий между выборками с небольшим количеством экземпляров использован непараметрический критерий Манна–Уитни при уровне значимости $p \leq 0.05$. Изменчивость признаков в каждой выборке оценивали с помощью коэффициента вариации (*var*), представляющего стандартное отклонение, выраженное в процентах от величины средней арифметической. Считали, что индексы признаков варьировали слабо при $var < 10\%$, средне — при $var 11–25\%$ (Лакин, 1990). Для оценки расхождения по комплексам изученных признаков между рыбами различных районов использовали показатель дивергенции Кульбака–Лейблера (*D*) (Андреев, Решетников, 1977). Применены методы одномерного и многомерного статистического анализа (дискриминантный и кластерный



Рис. 1. Карта-схема отбора ихтиологических проб в исследованных реках юга России. Здесь и на рис. 2, 3, Blb — р. Бельбек, Chr — р. Черная, Kch — р. Кача, Alm — р. Альма, Ang — р. Ангара, Vul — р. Вулан, Gst — р. Гостагайка.

анализы), выполненные в программном пакете Statistica v. 10.0 (Халафян, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты морфометрического анализа быстрянок из семи исследуемых рек представлены в табл. 1. Быстрянки из рек Краснодарского края (Вулан и Гостагайка) отличались наименьшими средними размерами стандартной длины (SL 61.0 и 60.1 мм соответственно) по сравнению с выборками из крымских рек (Кача, Бельбек, Альма Черная и р. Ангара). В этих реках не зарегистрированы рыбы с максимальным значением $SL > 81$ мм. Наиболее крупными были быстрянки из р. Ангара (до 115.8 мм).

Индексы пластических признаков внутри выборок быстрянок варьировали незначительно. В выборках из рек Альма и Ангара (Крымский п-ов), а также Вулан (Краснодарский край) зафиксированы наименьшие показатели коэффициента вариации для признаков на теле и на голове ($< 10\%$).

Наибольшей изменчивостью ($> 10\%$) среди промеров быстрянок характеризовался признак io (ширина лба), варьировавший у рыб из рек Бельбек, Кача, Черная и Гостагайка.

Меристические признаки быстрянок в исследуемых выборках варьировали слабо, наибольшей вариабельностью отличались показатели числа ветвистых лучей в анальном плавнике ($< 7\%$).

По результатам сравнения с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни, индексы пластических признаков быстрянок из семи рек юга России достоверно различались между собой. В табл. 2 представлено количество признаков, по которым обнаружены достоверные различия.

По меристическим признакам достоверные различия не выявлены.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Размерные и массовые характеристики особей в популяциях рыб связаны с их обеспеченностью пищей, условиями обитания, а также наследственностью (Никольский, 1971). При этом, особенности внешней морфологии определяются условиями обитания в водных объектах, а также промышленной нагрузкой на популяцию. Рыбы малых рек юга России не относятся к промысловым, однако они более уязвимы при антропогенных и экстремальных природных воздействиях (Карпова, 2020).

По сравнению с рыбами из других исследуемых водотоков юга России, у быстрянок из р. Ангара зафиксированы более крупные размеры тела. Очевидно, такие результаты получены из-за репрезентативности данной выборки. Не исключено, что эта река отличается лучшими трофическими условиями для быстрянок, поскольку в работе исследованы рыбы сходного возраста. Средние размеры рыб из рек Вулан и Гостагайка оказались достоверно меньше, чем из крымских рек (Кача, Бельбек, Альма, Черная и Ангара), что косвенно свидетельствует о бедности кормовой базы, и, возможно, менее благоприятных экологических условиях.

Как показало сравнение индексов признаков рыб с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни, по большинству пластических признаков различия наблюдаются между быстрянками из кавказской р. Гостагайка и крымских рек Ангара, Кача и Черная (17, 16 и 15 признаков соответственно). По признакам головы рыб особи из Крымской р. Ангара и из

Таблица 1. Морфометрические признаки быстриянок рода *Alburnoides* из исследованных рек

Признак, мм	Blb (n = 45)	Chr (n = 32)	Kch (n = 33)	Alm (n = 33)	Ang (n = 60)	Vul (n = 19)	Gst (n = 25)
<i>SL</i>	<u>53.8–106.3</u> 78.6 ± 2.32	<u>58.1–107.9</u> 77.8 ± 2.53	<u>47.0–102.7</u> 79.1 ± 2.19	<u>64.5–105.9</u> 80.2 ± 1.37	<u>65.4–115.8</u> 88.2 ± 1.87	<u>48.5–80.5</u> 61.0 ± 1.76	<u>51.4–77.9</u> 60.1 ± 1.45
Пластические признаки, % <i>SL</i>							
<i>H</i>	<u>22.7–30.1</u> 26.8 ± 0.27	<u>22.7–30.3</u> 26.4 ± 0.37	<u>22.1–29.2</u> 26.2 ± 0.31	<u>27.3–29.8</u> 27.3 ± 0.24	<u>24.1–33.5</u> 28.9 ± 0.24	<u>23.0–27.4</u> 25.0 ± 0.27	<u>21.7–25.2</u> 23.3 ± 0.18
<i>h</i>	<u>8.7–11.4</u> 10.1 ± 0.09	<u>9.2–11.7</u> 10.5 ± 0.12	<u>8.4–12.0</u> 10.0 ± 0.13	<u>9.2–11.1</u> 10.4 ± 0.08	<u>9.2–12.1</u> 10.6 ± 0.08	<u>9.1–10.7</u> 9.9 ± 0.10	<u>7.6–9.5</u> 8.7 ± 0.11
<i>iH</i>	<u>9.8–15.3</u> 13.3 ± 0.14	<u>11.4–18.1</u> 14.0 ± 0.24	<u>10.7–14.8</u> 12.9 ± 0.16	<u>11.1–15.2</u> 12.9 ± 0.21	<u>11.2–18.2</u> 13.5 ± 0.16	<u>10.6–13.7</u> 11.9 ± 0.18	<u>10.2–12.2</u> 11.1 ± 0.12
<i>aD</i>	<u>48.5–55.1</u> 53.1 ± 0.20	<u>50.0–54.8</u> 53.0 ± 0.20	<u>49.3–53.8</u> 51.8 ± 0.21	<u>42.3–56.0</u> 51.7 ± 0.43	<u>47.8–55.8</u> 52.3 ± 0.18	<u>51.2–55.3</u> 53.5 ± 0.28	<u>49.5–53.5</u> 51.5 ± 0.25
<i>pD</i>	<u>20.25–38.3</u> 36.1 ± 0.39	<u>33.5–38.2</u> 36.0 ± 0.21	<u>33.1–47.7</u> 36.9 ± 0.40	<u>33.3–38.8</u> 36.2 ± 0.24	<u>32.9–42.3</u> 38.3 ± 0.20	<u>32.5–39.9</u> 35.4 ± 0.36	<u>34.2–39.2</u> 37.1 ± 0.25
<i>aV</i>	<u>45.2–48.8</u> 47.3 ± 0.13	<u>25.0–48.2</u> 46.3 ± 0.70	<u>44.1–53.5</u> 47.3 ± 0.34	<u>45.3–48.8</u> 46.7 ± 0.17	<u>43.1–52.1</u> 46.8 ± 0.19	<u>43.4–49.9</u> 47.2 ± 0.42	<u>26.2–48.2</u> 45.3 ± 0.86
<i>aA</i>	<u>63.8–68.5</u> 66.1 ± 0.19	<u>52.9–68.8</u> 64.9 ± 0.45	<u>49.7–70.6</u> 64.5 ± 0.60	<u>53.9–67.7</u> 64.4 ± 0.42	<u>35.1–73.8</u> 64.9 ± 0.58	<u>59.3–69.3</u> 65.1 ± 0.54	<u>60.5–67.1</u> 63.2 ± 0.28
<i>PV</i>	<u>19.1–25.3</u> 23.1 ± 0.19	<u>19.1–25.1</u> 23.7 ± 0.19	<u>18.8–27.5</u> 23.3 ± 0.31	<u>15.4–25.9</u> 23.0 ± 0.32	<u>19.2–26.7</u> 23.2 ± 0.22	<u>20.0–26.3</u> 22.8 ± 0.38	<u>20.2–23.5</u> 21.8 ± 0.19
<i>VA</i>	<u>16.8–22.9</u> 19.5 ± 0.18	<u>16.2–22.6</u> 18.9 ± 0.22	<u>15.8–26.8</u> 19.0 ± 0.38	<u>16.1–22.1</u> 19.3 ± 0.22	<u>16.1–22.0</u> 19.3 ± 0.19	<u>15.9–21.7</u> 18.1 ± 0.33	<u>15.3–22.3</u> 17.6 ± 0.33
<i>pl</i>	<u>16.9–22.6</u> 20.8 ± 0.17	<u>17.4–22.8</u> 20.7 ± 0.22	<u>17.3–22.7</u> 20.2 ± 0.27	<u>16.4–22.0</u> 19.8 ± 0.24	<u>18.8–24.8</u> 21.2 ± 0.15	<u>17.8–22.6</u> 19.6 ± 0.27	<u>18.1–22.3</u> 20.4 ± 0.24
<i>lD</i>	<u>12.6–16.1</u> 13.9 ± 0.12	<u>12.1–15.7</u> 13.9 ± 0.16	<u>13.0–16.7</u> 14.8 ± 0.15	<u>11.7–15.8</u> 14.1 ± 0.17	<u>11.4–15.6</u> 13.8 ± 0.12	<u>11.4–15.2</u> 12.9 ± 0.22	<u>10.5–17.2</u> 13.6 ± 0.25
<i>hD</i>	<u>22.0–27.0</u> 24.7 ± 0.20	<u>20.9–25.5</u> 23.5 ± 0.21	<u>19.5–25.6</u> 22.6 ± 0.27	<u>20.8–26.9</u> 24.0 ± 0.27	<u>19.9–25.4</u> 22.2 ± 0.12	<u>20.2–25.7</u> 22.6 ± 0.30	<u>16.0–28.2</u> 25.2 ± 0.48
<i>lA</i>	<u>13.9–19.0</u> 16.7 ± 0.15	<u>14.6–19.6</u> 17.1 ± 0.26	<u>14.3–19.9</u> 17.5 ± 0.26	<u>16.1–21.7</u> 17.8 ± 0.23	<u>14.5–20.0</u> 17.0 ± 0.16	<u>15.2–20.8</u> 17.8 ± 0.37	<u>16.0–22.3</u> 18.5 ± 0.25
<i>hA</i>	<u>14.8–20.8</u> 18.2 ± 0.21	<u>15.6–18.6</u> 17.2 ± 0.17	<u>15.3–19.2</u> 17.3 ± 0.21	<u>15.2–19.7</u> 17.8 ± 0.23	<u>14.6–18.3</u> 16.4 ± 0.11	<u>13.1–18.7</u> 16.5 ± 0.30	<u>16.0–20.7</u> 18.0 ± 0.23
<i>lP</i>	<u>17.9–23.0</u> 20.4 ± 0.18	<u>16.9–21.3</u> 18.9 ± 0.16	<u>16.5–20.2</u> 19.1 ± 0.13	<u>17.3–22.4</u> 20.0 ± 0.21	<u>15.7–20.6</u> 18.1 ± 0.14	<u>17.8–21.7</u> 19.4 ± 0.26	<u>17.8–23.5</u> 20.6 ± 0.24
<i>lV</i>	<u>14.2–19.7</u> 16.6 ± 0.18	<u>14.2–17.5</u> 15.4 ± 0.16	<u>13.7–17.7</u> 15.7 ± 0.15	<u>13.8–21.3</u> 16.6 ± 0.24	<u>13.1–18.6</u> 14.8 ± 0.11	<u>14.3–17.3</u> 15.8 ± 0.23	<u>14.9–18.0</u> 16.2 ± 0.17
<i>lCн</i>	<u>19.5–25.3</u> 22.1 ± 0.19	<u>19.0–25.2</u> 22.1 ± 0.26	<u>18.9–24.0</u> 21.5 ± 0.26	<u>20.8–25.8</u> 23.6 ± 0.23	<u>14.2–22.2</u> 20.0 ± 0.16	<u>21.2–25.5</u> 23.3 ± 0.26	<u>20.0–26.0</u> 22.8 ± 0.32
<i>lCв</i>	<u>18.3–24.9</u> 21.2 ± 0.22	<u>19.5–24.6</u> 22.1 ± 0.21	<u>18.1–23.1</u> 21.1 ± 0.22	<u>20.2–25.4</u> 22.8 ± 0.22	<u>17.1–21.8</u> 19.5 ± 0.15	<u>19.1–25.2</u> 22.4 ± 0.31	<u>17.0–26.1</u> 22.0 ± 0.35
<i>HL</i>	<u>22.2–26.9</u> 24.9 ± 0.15	<u>22.7–26.1</u> 24.3 ± 0.14	<u>21.0–26.3</u> 24.0 ± 0.20	<u>22.2–26.0</u> 24.1 ± 0.16	<u>20.0–25.0</u> 23.2 ± 0.12	<u>23.2–26.0</u> 24.8 ± 0.18	<u>24.1–27.8</u> 25.6 ± 0.20
Пластические признаки, % <i>HL</i>							
<i>hc</i>	<u>67.4–84.1</u> 76.4 ± 0.48	<u>67.5–83.9</u> 75.4 ± 0.74	<u>65.1–90.2</u> 74.5 ± 0.90	<u>65.7–85.1</u> 74.7 ± 0.81	<u>70.6–97.3</u> 78.7 ± 0.60	<u>72.2–83.1</u> 76.1 ± 0.67	<u>62.9–79.3</u> 69.3 ± 0.82
<i>hcI</i>	<u>51.7–78.8</u> 58.1 ± 0.71	<u>28.7–61.9</u> 53.4 ± 1.05	<u>49.7–64.8</u> 56.2 ± 0.66	<u>47.0–64.7</u> 54.4 ± 0.54	<u>52.0–70.4</u> 60.4 ± 0.48	<u>53.8–62.9</u> 57.7 ± 0.61	<u>48.0–61.4</u> 54.2 ± 0.64
<i>r</i>	<u>24.1–31.8</u> 28.8 ± 0.25	<u>25.1–33.3</u> 28.4 ± 0.35	<u>25.9–35.3</u> 29.7 ± 0.34	<u>25.4–33.1</u> 28.8 ± 0.34	<u>25.6–34.1</u> 29.5 ± 0.20	<u>25.0–31.0</u> 29.1 ± 0.31	<u>23.2–33.1</u> 27.0 ± 0.43
<i>o</i>	<u>24.6–34.8</u> 29.0 ± 0.35	<u>25.8–45.0</u> 30.6 ± 0.6	<u>22.4–34.0</u> 27.9 ± 0.45	<u>24.3–29.0</u> 26.8 ± 0.21	<u>22.0–31.1</u> 26.1 ± 0.26	<u>27.8–34.7</u> 31.7 ± 0.47	<u>27.1–35.0</u> 31.1 ± 0.36
<i>po</i>	<u>39.3–50.9</u> 45.4 ± 0.39	<u>24.0–50.2</u> 44.8 ± 0.79	<u>39.2–55.6</u> 45.6 ± 0.58	<u>42.4–52.1</u> 47.2 ± 0.37	<u>40.4–57.4</u> 47.6 ± 0.33	<u>37.2–48.8</u> 43.6 ± 0.69	<u>39.8–50.5</u> 45.0 ± 0.56

Признак, мм	Blb (n = 45)	Chr (n = 32)	Kch (n = 33)	Alm (n = 33)	Ang (n = 60)	Vul (n = 19)	Gst (n = 25)
<i>io</i>	15.6–31.8 24.5 ± 0.45	16.2–33.9 24.7 ± 0.87	12.6–29.9 23.3 ± 0.58	23.3–30.3 26.2 ± 0.28	25.0–33.8 28.4 ± 0.27	24.4–31.3 27.5 ± 0.42	11.5–23.0 18.2 ± 0.62
<i>mx</i>	27.8–36.4 32.7 ± 0.28	29.7–43.9 32.6 ± 0.44	24.8–37.7 32.9 ± 0.44	27.3–36.0 32.0 ± 0.37	27.5–37.2 31.7 ± 0.22	28.9–37.7 33.9 ± 0.46	27.0–39.3 32.1 ± 0.58
<i>mn</i>	36.4–46.9 41.0 ± 0.35	34.4–45.3 40.9 ± 0.50	36.9–47.5 41.5 ± 0.41	32.3–44.0 39.4 ± 0.39	33.3–43.4 38.9 ± 0.28	37.5–48.3 42.1 ± 0.69	35.9–46.2 41.4 ± 0.53
Меристические признаки							
<i>D</i>	7.0–9.0 8.0 ± 0.04	7.0–9.0 7.97 ± 0.10	7.0–9.0 8.0 ± 0.09	8.0–10.0 8.5 ± 0.11	7.0–9.0 8.0 ± 0.03	9.0–10.0 9.9 ± 0.07	7.0–9.0 8.0 ± 0.06
<i>A</i>	11.0–13.0 12.2 ± 0.06	11.0–13.0 12.0 ± 0.11	10.0–13.0 12.1 ± 0.11	12.0–14.0 12.8 ± 0.15	10.0–14.0 12.3 ± 0.09	14.0–16.0 15.0 ± 0.17	12.0–16.0 13.9 ± 0.19
<i>l.l.1</i>	43.0–54.0 49.2 ± 0.42	42.0–50.0 47.1 ± 0.3	38.0–53.0 48.6 ± 0.53	45.0–53.0 49.2 ± 0.31	46.0–53.0 49.2 ± 0.25	45.0–52.0 46.9 ± 0.40	47.0–54.0 51.0 ± 0.36
<i>l.l.2</i>	44.0–54.0 50.0 ± 0.38	44.0–52.0 47.3 ± 0.33	39.0–54.0 49.1 ± 0.52	45.0–55.0 49.8 ± 0.39	46.0–53.0 49.7 ± 0.24	44.0–51.0 46.6 ± 0.37	48.0–55.0 52.0 ± 0.37

Примечание. *n* — объем выборки, экз. Над чертой даны предельные значения признаков, под чертой — среднее ± стандартная ошибка среднего. Жирным шрифтом отмечены индексы признаков, варибельность (var) которых >10%.

Blb — р. Бельбек, Chr — р. Черная, Kch — р. Кача, Alm — р. Альма, Ang — р. Ангара, Vul — р. Вулан, Gst — р. Гостагайка. *H* — наибольшая высота тела, *h* — высота хвостового стебля, *iH* — ширина тела, *aD* — антедорсальное расстояние, *pD* — постдорсальное расстояние, *aV* — антевентральное расстояние, *aA* — антеанальное расстояние, *PV* — пектовентральное расстояние, *VA* — вентро-анальное расстояние, *pl* — длина хвостового стебля, *ID* — длина спинного плавника, *hD* — высота спинного плавника, *lA* — длина анального плавника, *hA* — высота анального плавника, *lP* — длина грудного плавника, *lV* — длина брюшного плавника, *lC* — длина хвостового плавника (верхней и нижней лопастей), *c* — длина головы; *hc* — высота головы, *hcI* — высота головы через середину глаза, *r* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *po* — заглазничное расстояние, *io* — ширина лба, *mx* — длина верхней челюсти, *mn* — длина нижней челюсти; *D* — число лучей в спинном плавнике, *A* — число лучей в анальном плавнике, *l.l.1* — число чешуй в боковой линии на левой стороне тела, *l.l.2* — число чешуй в боковой линии на правой стороне тела.

Таблица 2. Результаты оценки различий пластических признаков между выборками быстрянок рода *Alburnoides* из исследованных рек

Реки	Blb	Chr	Kch	Alm	Ang	Vul	Gst
Blb	—	2	1	4	5	4	4
Chr	8	—	3	3	7	3	3
Kch	9	6	—	3	7	2	3
Alm	10	11	8	—	4	5	6
Ang	13	10	11	12	—	5	7
Vul	14	11	8	11	14	—	5
Gst	12	15	16	13	17	14	—

Примечание. Различия при уровне достоверности $p \leq 0.05$. Под диагональю указано количество достоверно различающихся признаков на теле рыб, над диагональю — на голове. Обозначения, как в табл. 1.

р. Гостагайка отличаются от таковых рек Черная и Кача (по 7 признакам из 8 измеренных). Очевидно, это связано с размерами рыб из рек Кавказа — в среднем их стандартная длина на 2 см меньше, чем из других рек. Для нивелирования влияния фактора размерной изменчивости используют приведение натуральных величин к индексам по отношению к длине тела и головы. Вероятно, условия для роста и нагула рыб в реках Кавказа гораздо беднее, чем в крымских реках. Между выборками из рек Вулан и Гостагайка также отмечены различия по большому числу признаков (14 на теле

и 5 на голове), что связано с географической удаленностью исследуемых водотоков.

Различия по наименьшему количеству признаков зафиксированы между рыбами из рек Бельбек, Кача и Черная, вероятно, из-за значительного сходства условий при географической близости указанных водотоков. Таким образом, выявлены некоторые отличия выборки из р. Ангара и кавказских рек от выборки из остальных исследованных рек Крыма.

Степень сходства быстрянок из семи рек юга России по изученным признакам представле-

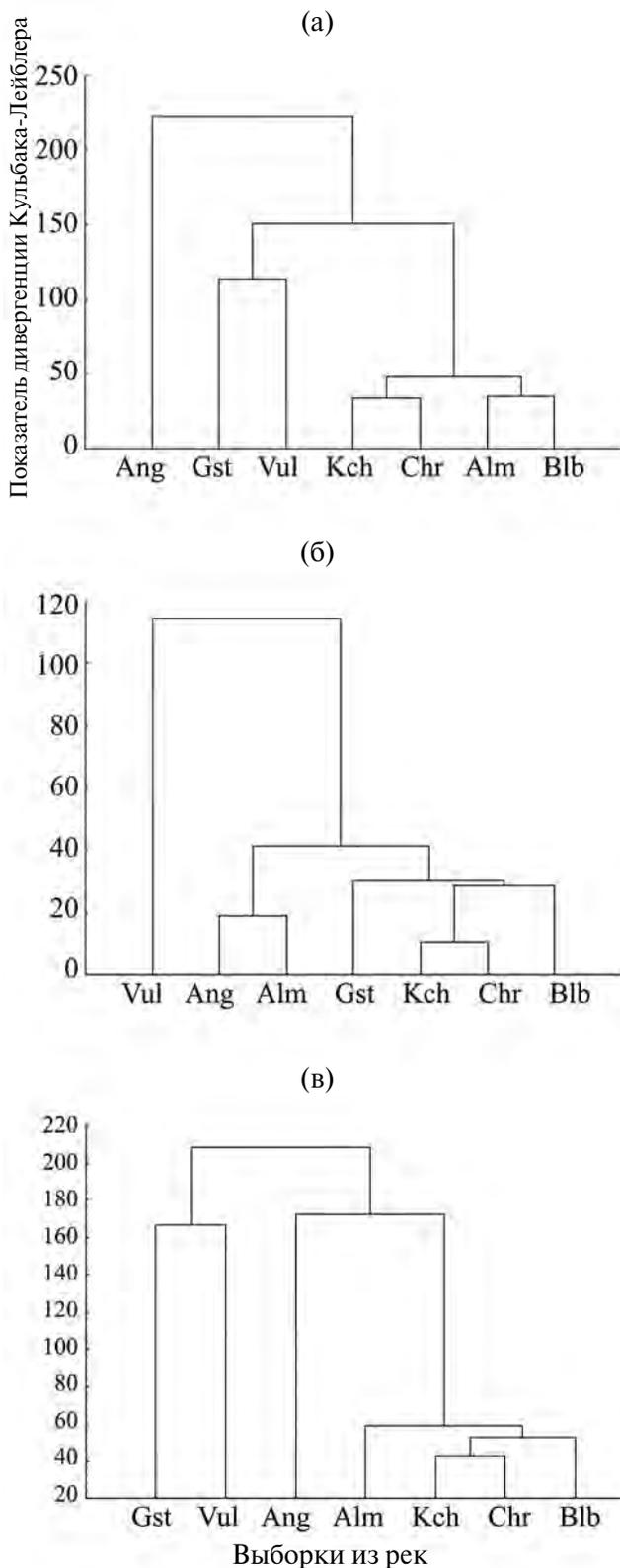


Рис. 2. Результаты кластерного анализа пластических (а), меристических (б) и всего комплекса признаков (в) (использован метод unweighted pair group clustering) быстрянок в исследованных реках.

на на дендрограммах (рис. 2а–2в), построенных с помощью кластерного анализа по показателям дивергенции Кульбака-Лейблера (D) в разных вариантах объединения признаков. Так, при анализе пластических признаков быстрянок (рис. 2а) на низшем уровне дивергенции ($D = 30$) образуются две независимые группы рыб из рек северного макросклона Крымских гор — Кача и Черная, а также Альма и Бельбек, которые объединяются в кластер на уровне дивергенции ~ 50 . Отдельную группу образуют рыбы из рек Краснодарского края (Вулан и Гостагайка) на уровне дивергенции 110. К образовавшимся группам примыкает выборка из р. Ангара (северо-восточный макросклон Крымских гор).

Совершенно по-другому выборки рыб группируются при анализе меристических признаков (рис. 2б). Так, особи из реки Гостагайка (Краснодарского края) объединяются в группу с такими из рек Кача, Черная и Бельбек, к ним примыкает группа из рек Ангара и Альма. Отдельно к образовавшемуся кластеру присоединяется выборка из р. Вулан.

Наиболее наглядно результаты сравнения отражены на дендрограмме, построенной для комплекса пластических и меристических признаков (рис. 2в). Группы выборок из рек западного макросклона, географически близких друг к другу, объединяются в один кластер на уровне дивергенции ~ 60 . Выборка из р. Ангара северо-восточного макросклона крымских гор примыкает к ней на уровне дивергенции 170. Отдельную группу образуют выборки из рек Краснодарского края на уровне дивергенции 165. Полученные результаты согласуются с данными о формировании фауны рыб в реках Крыма (Черная, Бельбек, Кача и Альма): быстрянок (именно южную, *A. bipunctatus fasciatus*) здесь отмечали еще со времен исследований К.И. Габлица в конце XVIII в. (Цееб, 1929). Позднее в качестве ареала этого вида была указана и р. Салгир, что связывают с началом функционирования Северо-Крымского канала (Мирошниченко, 2003). Изначально быстрянок из р. Салгир относили к подвиду быстрянка русская *A. bipunctatus rossicus*, что подтверждает ее иное происхождение, поскольку условия обитания в реках Крыма сходны и не могли привести к существенным отличиям (Карпова, 2017).

В настоящее время однозначные и надежные ключи для определения видов быстрянок отсутствуют — опубликованные диагностические признаки основываются на средних значениях меристических признаков (число лучей в плавниках, позвонков, плоточных зубов) (табл. 3). Между несколькими видами рода *Alburnoides* по данным признакам наблюдается перекрытие. Очевидно, видовую принадлежность рыб определяют, исходя из нативного ареала: для рек побережья Кавказа — *A. fasciatus*, Краснодарского края —

Таблица 3. Диагностические признаки быстрянок рода *Alburnoides*, известных для водотоков юга России

Признак	<i>A. bipunctatus</i>	<i>A. fasciatus</i>	<i>A. rossicus</i>	<i>A. maculatus</i>	<i>A. kubanicus</i>
<i>D</i>	7–9	8	8	8	8
<i>A</i>	12–16	12–15	14–17	11–14	13–16

Примечание. *D* — число лучей в спинном плавнике, *A* — число лучей в анальном плавнике. Собственные данные для крымских и краснодарских выборок приведены в табл. 2. Виды даны (по: Bogutskaya, Coad, 2009)

A. kubanicus, Крым — *A. maculatus*. Как показали результаты нашего исследования, меристические признаки не всегда надежны для видовой идентификации, поскольку для разных видов они могут перекрываться. Так, в анальном плавнике у быстрянок из пяти крымских рек отмечено 10–14 лучей, что укладывается в ряд 11–14, приведенный в литературе для *A. maculatus* (табл. 3). В выборках быстрянок из Краснодарского края в р. Вулан зарегистрировано 14–16, в р. Гостагайка — 12–16 лучей в анальном плавнике, что перекрывается как с видом *A. bipunctatus* (12–16 лучей), так и с остальными — *A. fasciatus* (12–15), *A. rossicus* (14–17), *A. kubanicus* (13–16). Исходя из опубликованных диагностических признаков, быстрянки из крымских рек по числу лучей в анальном плавнике могут быть отнесены к группе *A. maculatus*, а рыбы из рек Гостагайка и Вулан — как к *A. kubanicus*, так и к любой другой, представленной в табл. 3. Поэтому более четкая видовая идентификация возможна с применением интегративного подхода.

Результаты дискриминантного анализа показали разделение выборок по комплексу пластических признаков. Получено от 88 до 99% статистически достоверных при $p \leq 0.05$ классификаций особей по районам вылова. Исследуемые признаки в вы-

борках образуют облака точек в пространстве двух канонических осей (рис. 3). Согласно имеющимся данным, представители рода *Alburnoides* из рек Крыма и Краснодарского края по первой оси дифференцированы минимум на три группы. Первую образуют рыбы из р. Ангара, вторую — из рек западной части северного макросклона Крымских гор, к третьей группе можно отнести рыб из рек Краснодарского края, в то же время, по р. Вулан идет перекрытие с группой из крымских рек. По второй оси от остальных группировок слабо отделяется выборка из р. Черная.

Анализ корреляций исследуемых признаков быстрянок со значениями канонических переменных выявил, что разделение выборок по двум осям обеспечивается некоторыми индексами промеров тела рыб (табл. 4) при показателях коэффициента корреляции между признаками и значениями координат по второй канонической оси >0.50 . Наибольший вклад в дискриминацию по первой канонической оси при коэффициентах корреляции >0.60 обеспечивают следующие признаки: наибольшая высота *H*, высота хвостового стебля *h*, длина верхней и нижней лопастей хвостового плавника *ICн* и *ICв*, длина головы *с*, горизонтальный диаметр глаза *о*, ширина лба *io*.

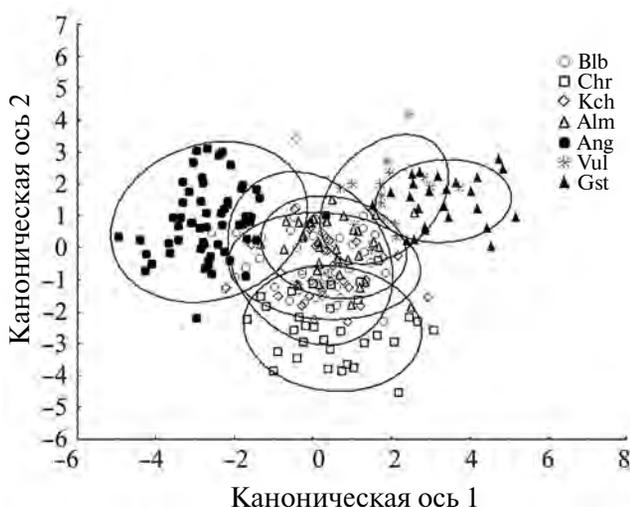


Рис. 3. Диаграмма рассеяния канонических оценок совокупности индексов пластических признаков быстрянок из семи рек юга России. Эллипсами выделены совокупности особей из выборок в пространстве.

Таблица 4. Корреляции между признаками и значениями координат двух канонических переменных для быстрянок из семи рек юга России

Признак	Каноническая переменная 1	Каноническая переменная 2
<i>H</i>	-0.770264	-0.052672
<i>h</i>	-0.609813	-0.351261
<i>iH</i>	-0.507741	-0.513618
<i>IP</i>	0.551367	0.043999
<i>ICн</i>	0.636898	-0.061640
<i>ICв</i>	0.629120	-0.213319
<i>HL</i>	0.630677	0.017601
<i>hc</i>	-0.516674	-0.040771
<i>о</i>	0.605583	-0.135251
<i>io</i>	-0.638662	0.054607

Примечание. Достоверные коэффициенты корреляции выделены жирным шрифтом.

Признаки, внесшие наибольший вклад в распределение по двум каноническим осям, связаны с гидродинамическими особенностями рыб — это высота тела и хвостового стебля, ширина тела, длина лопастей хвостового и брюшного плавников. Гидрологические условия почти всех исследуемых рек одинаковы — горные водотоки, имеющие небольшие глубины, за исключением р. Гостагайка — реки равнинного типа, маловодной, со слабым течением. Очевидно, различия между выборками по пластическим признакам связаны с генезисом ихтиофауны в реках юга России и изменчивостью на протяжении длительного периода.

Признаки на голове рыбы (длина головы, горизонтальный диаметр глаза и ширина лба) зависят от комплекса факторов. Увеличение длины головы улучшает гидродинамику рыбы, также оно связано с условиями питания и дыхания: при низкой обеспеченности пищей и кислородом длина головы увеличивается (Митрофанов, 1977). У рыб из р. Гостагайка отмечена более массивная, по сравнению с остальными рыбами, голова, больший диаметр глаза и меньшее расстояние между глазами — здесь, возможно, оказывают влияние недостаточные освещенность в водоеме и насыщение кислородом, а также неблагоприятные трофические условия.

Полученные результаты согласуются с литературными данными о генезисе рыб рода *Alburnoides* в водотоках Крымского п-ова, как отмечал К.Ф. Кесслер (1860), быстрянка крымская (*A. maculatus* согласно последним таксономическим сводкам) — аборигенный вид для рек Черная, Бельбек, Кача (рек западной части северного макросклона Крымских гор, за исключением р. Альма). Популяция в бассейне р. Салгир, вероятно всего, сформировалась из рыб фаунистического комплекса р. Днепр.

Результаты кластерного анализа показали, что выборки быстрянок из рек юго-западной части п-ова Крым (Черная и Кача) по пластическим признакам тела и головы образуют отдельный кластер, с которыми морфологически сходны рыбы из рек Альма и Бельбек. К.Ф. Кесслер (1860) в р. Альма не отмечал быстрянку в отличие от более поздних ихтиофаунистических сводок (Мовчан, Смирнов, 1983). Таким образом, выявленные различия по пластическим признакам в выборках из крымских рек подтверждают предположение о формировании популяции быстрянки в этой реке позднее и при других экологических условиях. По меристическим признакам для рек юго-западной и центральной частей Крыма выделен единственный валидный вид *A. maculatus* (Bogutskaya, Coad, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования быстрянок рода *Alburnoides* из семи рек юга России выявили боль-

шую изменчивость морфометрических признаков. Результаты многомерного анализа показали четкую дифференциацию рыб из рек Краснодарского края, по сравнению с крымскими, что требует детального исследования с более широким охватом материала. Полученные различия могут быть обусловлены как гидрологическими и трофическими условиями изученных водотоков, так и историей формирования рыбного населения в реках Крымского п-ова. Обнаруженные различия выборки быстрянок из рек Крыма свидетельствуют о необходимости продолжить исследования с применением молекулярно-генетических методов для решения вопроса о филогеографических связях популяций быстрянок в водотоках этого полуострова.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского “Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения” (№ гос. регистрации 1023032000049-6-1.6.21), а также частично в рамках государственных заданий Научно-исследовательского центра пресноводной и солоноватоводной гидробиологии “Изучение особенностей структуры и динамики пресноводных экосистем Северного Причерноморья” № 123101900019-5 и “Оценка и развитие рыбохозяйственного потенциала перспективных районов Северного Причерноморья”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1977. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavareus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 5. С. 862.
- Жердева С.В., Чернышев А.А., Дмитриева Е.Л., Сумкова О.В. 2013. Исследование малоизученных видов рыб Курской области (*Alburnoides bipunctatus bipunctatus* (Bloch, 1782), *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, 1924, *Leuciscus danilewskii* Kessler, 1877, *Pungitius platygaster* Kessler, 1859) // Уч. зап. ски. Электронный научный журнал Курского государственного университета. № 4(28). С. 15.
- Карпова Е.П. 2017. Трансформация сообществ рыб водоемов Крымского полуострова под воздействием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Нижний Новгород. 22 с.
- Кесслер К.Ф. 1860. Путешествие с зоологической целью к северному берегу Черного моря и в Крым в 1858 году. Киев: Университетская типография.

- Лакин Г.Ф. Биометрия. 1990. Учебное пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк.
- Лужняк В.А. 2002. Ихтиофауна водоемов Черноморского побережья России и проблема сохранения ее биоразнообразия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 24 с.
- Мирошниченко А.И. 2003. Рыбы внутренних водоемов Крыма. Устойчивый Крым // Водн. ресурсы. Симферополь: Таврида. С. 142.
- Митрофанов В.П. 1977. Экологические основы морфологического анализа рыб. Алма-Ата: Издание КазГУ.
- Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1983. Фауна України. Риби. Т. 8. Вып. 2. Коропові. Част. 2. Київ: Наук. думка.
- Мовчан Ю.В. 2011. Риби України. Київ: Золоті ворота.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. шк.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Ручин А.Б. 2013. Пластические признаки быстрянок (Teleostei: Cyprinidae: Alburnoides) из различных частей ареала // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. № 10(159). С. 85.
- Халафян А.А. Statistica 6. 2007. Статистический анализ данных. М.: ООО Бином-Пресс.
- Цееб Я.Я. 1929. Предварительные итоги изучения ихтиофауны крымских речек // Тр. Крымск. НИИ. Симферополь. Т. 2. Вып. 2. С. 112.
- Bektas Y., Aksu I., Kaya C. et al. 2019. Phylogeny and phylogeography of the genus *Alburnoides* (Teleostei, Cyprinidae) in Turkey based on mitochondrial DNA sequences // Mitochondrial DNA. Part A: DNA mapping, sequencing, and analysis. V. 30. № 7. P. 794.
<https://doi.org/10.1080/24701394.2019.1664493>
- 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. V. 18(1). P. 126.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. [site]. URL: <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> (accessed on: 01.03.2023).
- Jouladeh R.A., Eagderi S., Esmaili H.R. et al. 2016. A molecular approach to the genus *Alburnoides* using COI sequences data set and the description of a new species, *A. damghani*, from the Damghan River system (the Dasht-e Kavir Basin, Iran) (Actinopterygii, Cyprinidae) // ZooKeys. V. 579. P. 157.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.579.7665>
- Karpova E.P. 2020. Dynamics of the structure and diversity of fish Communities in mountain rivers of the Crimea based on the example of the Alma River // Russ. J. Ecol. V. 51. Is. 2. P. 166.
<https://doi.org/10.1134/S106741362002006X>
- Levin B.A., Simonov E., Matveyev M.P. et al. 2018. DNA barcoding of the fishes of the genus *Alburnoides* (Actinopterygii, Cyprinidae) from Caucasus // Mitochondrial DNA Part A. 29:1. P. 49.
<https://doi.org/10.1080/24701394.2016.1238900>

Variability of Morphological Characters of the Genus *Alburnoides* (Pisces, Leuciscidae) from Watercourses in Southern Russia

Raisa E. Belogurova^{1, 2, *}, Evgeniya P. Karpova^{1, 2}

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

²Research Center of Freshwater and Brackish-water Hydrobiology, Kherson, Russia

*e-mail: prishchepa.raisa@yandex.ru

The variability of the morphological characters of the genus *Alburnoides* Jeitteles, 1861 from watercourses in the south of Russia (five rivers of the Crimean Peninsula and two rivers of the Krasnodar Territory) is considered. It has been established that in spirilins within the study areas, body sizes average from 60.1 ± 1.45 mm in individuals from the river Gostagayka (Krasnodar region) up to 88.2 ± 1.87 mm in fish from the river Angara (Crimean Peninsula). Using the Mann–Whitney test, statistically significant differences were registered between the samples in most plastic characters; they were absent in meristic characters. In the studied regions, heterogeneity in the structure of the genus *Alburnoides* was noted: according to the results of cluster analysis for the totality of all studied characters, the greatest similarity was found in samples from Crimean rivers that are geographically close to each other (rivers Chernaya, Belbek, Kacha and Alma), but group from the river Angara adjoins them at a higher level of divergence. A separate group is formed by samples from the rivers of the Krasnodar Territory. The obtained data are consistent with the literary information on the formation of the ichthyofauna in the rivers of Crimea; the established clear differences between the characters from the rivers of southern Russia require a more detailed study.

Keywords: spirilins, *Alburnoides*, plastic and meristic characters, variability, watercourses, Crimean Peninsula, Krasnodar Territory.

АЛТАЙСКИЕ ОСМАНЫ РОДА *Oreoleuciscus* И АФРИКАНСКИЕ УСАЧИ КОМПЛЕКСА *Barbus intermedius*: ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЙ РЫБОЯДНЫХ И НЕРЫБОЯДНЫХ ФОРМ В УСЛОВИЯХ СИМПАТРИИ

© 2024 г. А. Н. Мироновский^{а, *}, Е. Е. Слынько^{б, с}

^аИнститут проблем экологии и эволюции Российской академии наук, Москва, Россия

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

^сРоссийский биотехнологический университет, Москва, Россия

*e-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 23.03.2023 г.

После доработки 03.05.2023 г.

Принята к публикации 16.06.2023 г.

В популяциях рыб разных систематических групп, обитающих в озерах как одного, так и разных континентов, анализировали особенности морфологических различий между рыбадыными и нерыбадыными экологическими формами в условиях симпатрии. Показано, что у алтайских османов вида *Oreoleuciscus potanini* в двух озерах западной части Центрально-Азиатского бессточного бассейна структура различий факторных нагрузок рассмотренных параметров морфологии челюстного аппарата и осевого черепа на главные векторы изменчивости в сопоставлении рыбадыдных и нерыбадыдных форм почти совпадает со структурой аналогичных различий в сопоставлении рыбадыдных и нерыбадыдных форм усачей комплекса *Barbus intermedius* в африканском оз. Тана. Вместе с тем структура различий рыбадыдной и нерыбадыдной форм другого вида алтайских османов — *Oreoleuciscus humilis* в озере, расположенном в восточной части Центрально-Азиатского бессточного бассейна, существенно отличается от структуры различий экологических форм вида *O. potanini* и комплекса *Barbus intermedius*. Предполагается, что выявленным различиям в структуре изменчивости османов в исследуемых водоемах можно дать следующее объяснение. В озерах Тана, Баян и Хар-Ус структура различий характеризует многолетнюю уже устоявшуюся ситуацию стационарного сосуществования рыбадыдных и нерыбадыдных форм в одном водоеме. Тогда как структура изменчивости в периодически пересыхающем оз. Орог отражает незавершенный процесс формирования такой ситуации, раз за разом прерываемый гибелью популяции озера в очередной сухой период.

Ключевые слова: морфоэкологические формы, структура морфологических различий, векторы изменчивости, симпатрическое формообразование

DOI: 10.31857/S0320965224030048, **EDN:** ZPQPWI

ВВЕДЕНИЕ

Горные ельцы или алтайские османы (род *Oreoleuciscus*, Cyprinidae) распространены в Ледовитоморском и в бессточном Центрально-Азиатском бассейнах (Баасанжав и др., 1983; Дгебуадзе и др., 2003; Голубцов, Малков, 2007; Слынько, Дгебуадзе, 2009; Слынько, Боровикова, 2012; Мироновский, Слынько, 2023; Kottelat, 2006; Dgebuadze et al., 2012; Kartavtsev et al., 2016). Характерная особенность этой группы рыб, год от года привлекающей все большее внимание исследователей, — симпатрия морфоэкологических форм, различающихся по спектру питания (Баасанжав и др., 1983; Борисовец и др., 1984, 1985). В рационе одних форм существенное значение

имеют рыбы, в рационе других форм представители Pisces почти отсутствуют. На северо-западе Монголии в Котловине Больших Озер, где обитают османы вида *O. potanini* (Kessler, 1879), означенные формы именуется “рыбадыдной” и “растительнойдыной”. В центральной и юго-восточной Монголии в водоемах Долины Озер, населенной османами вида *O. humilis*, Wapachowski, 1889, к рыбадыдной относится так называемая “озерная” форма, к нерыбадыдной — “карликовая” (Баасанжав и др., 1983; Борисовец и др., 1985).

Симпатрия экологических форм известна и у других карповых, в частности, у африканских усачей рода *Barbus* (= *Labeobarbus*). Наиболее яркий пример — комплекс *Barbus intermedius sensu*

Vanister (1973) в оз. Тана (Эфиопия), где и рыбо-ядные, и нерыбоядные усачи представлены несколькими симпатрическими формами (морфотипами) (Nagelkerke et al., 1994; Васильев и др., 2018). Показано (Мина, Мироновский, 2022), что структуру морфологических различий между экологическими формами танских усачей можно оценивать, анализируя распределение факторных нагрузок комплекса краниологических параметров на первый собственный вектор (СВ1) в попарных сравнениях морфотипов методом главных компонент. Несколько раньше было обосновано предположение, что собственные векторы, характеризующиеся разными знаками (“+” или “-”) факторных нагрузок параметров челюстной дуги и нейрокраниума, можно рассматривать как “вектор разделения пищевых ресурсов” в фенетической радиации танских усачей (Мироновский, 2021). Однако неясно, является ли этот вектор уникальным, отражающим трофическую радиацию только усачей оз. Тана, или же он имеет место в изменчивости других групп рыб? Можно предположить, что симпатрия рыбоядных и растительноядных форм османов в озерах Монголии, подобная симпатрии аналогичных форм в оз. Тана, позволит внести некоторую ясность в данный вопрос.

Это определило цель настоящей работы — провести анализ факторной структуры морфологических различий между рыбоядными и нерыбоядными формами османов в некоторых озерах Монголии в сравнении с таковой некоторых рыбоядных и нерыбоядных форм усачей в оз. Тана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование выполнено на материале остеологической коллекции Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции и Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции Российской (РАН) и Монгольской (МАН) академий наук. Материалы коллекции хранятся в Институте биологии внутренних вод РАН и Институте проблем экологии и эволюции РАН. Африканские усачи комплекса *Barbus intermedius* из оз. Тана в коллекции представлены сборами 1992–2010 гг.; алтайские османы вида *Oreoleuciscus humilis* — сборами 2000 г. в оз. Орог; вида *O. potanini* — сборами 2008, 2010, 2011 гг. в оз. Хар-Ус и сборами 2008 г. в оз. Баян. Нерыбоядные формы оз. Тана представлены морфотипами *zurkis* (zu) — 45 особей и *carp* (ca) — 14 особей; рыбоядные — морфотипами *dark* (da) — 32 особи и *white hunch* (wh) — 33 особи (полные и сокращенные названия морфотипов даны по: (Мина и др., 2011). В озерах Орог, Баян и Хар-Ус рыбоядные формы представлены 31, 10 и 16 особями, нерыбоядные — 69, 51 и 22 особями соответственно. Определение при-

надлежности особи к той или иной форме проводили по работе (Баасанжав и др., 1983).

У каждой особи измеряли 14 параметров, характеризующих пропорции осевого и висцерального черепа (рис. 1). Показано, что, обладая высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и несколькими операторами, данный набор признаков позволяет уверенно дифференцировать формы, как африканских усачей, так и алтайских османов (Дгебуадзе и др., 2008; Мина и др., 2011; Мироновский, 2022). Статистическую обработку данных проводили с помощью программных пакетов NTSYS 2.02k и Statistica v. 6. В расчетах использованы индексы, представляющие собой отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (*BL*). Далее, рассматривая тот или иной признак, мы будем иметь в виду его индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений. В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы (СВ) считали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1. Уровень сходства факторных нагрузок рассматриваемых параметров на сопоставляемые СВ корреляционных матриц оценивали, вычисляя коэффициент корреляции Спирмена (*r_s*) и Пирсона (*r_p*); статистическую значимость корреляций оценивали средствами пакета Statistica v.6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как следует из рис. 2 и рис. 3, на плоскости двух первых главных компонент (ГК1 и ГК2) особи рыбоядных и нерыбоядных форм четко разобщены по ГК1 в каждом из семи анализируемых сопоставлений (рис. 2, рис. 3). По ГК2 распределения перекрываются, что дает основания рассматривать собственные векторы (СВ1), соответствующие первым главным компонентам (ГК1), как векторы, в достаточно полной мере отражающие структуру морфологических различий между сравниваемыми рыбоядными и нерыбоядными формами. Факторные нагрузки рассматриваемых признаков на указанные СВ1 приведены в табл. 1.

Чтобы сравнить рассматриваемые СВ1 между собой, на осях системы прямоугольных координат отложим значения факторных нагрузок на каждый из них (рис. 4). В гипотетическом случае, когда структура различий в двух парах сопоставляемых выборок полностью совпадает, точки, соответствующие нагрузкам, ложатся на прямую, расположенную под углом 45° к осям координат, корреляция между значениями нагрузок будет равна 1. Точки на таких графиках тем дальше расположены от начала координат, чем большую относительную нагрузку в данном направлении

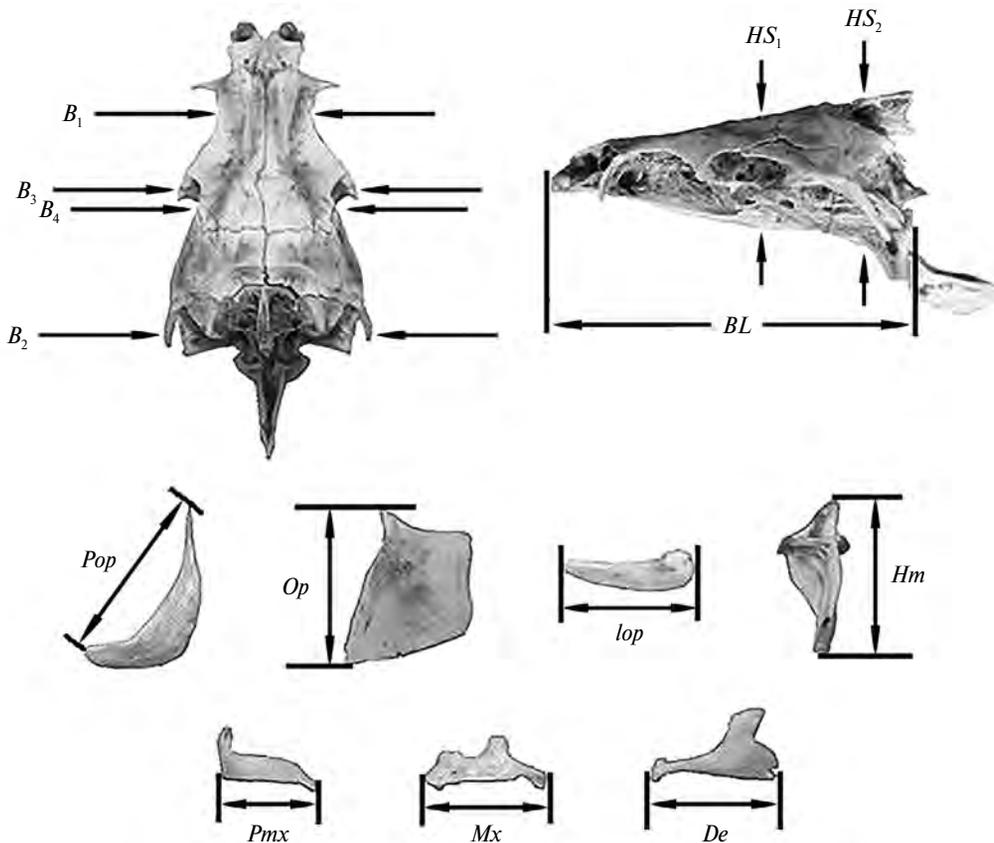


Рис. 1. Схема промеров черепа алтайских османов рода *Oreoleuciscus* и африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Параметры осевого черепа: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum. Параметры висцерального черепа: *Hm* – высота hyomandibulare, *Pop* – длина праеоперкулум, *Op* – высота передней части оперкулум, *Iop* – длина интероперкулум, *Pmx*, *Mx* и *De* – длина праемаксилларе, максилларе и дентале соответственно.

Таблица 1. Факторные нагрузки рассматриваемых признаков на первые собственные векторы (СВ1) первых главных компонент (ГК1) в анализе различий между особями рыбоядных и нерыбоядных форм африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* и алтайских османов рода *Oreoleuciscus*

Признаки	Факторные нагрузки признаков на СВ1 в сопоставлениях форм по:						
	рис. 2а	рис. 2б	рис. 2в	рис. 2г	рис. 3а	рис. 3б	рис. 3в
<i>B₃</i>	0.336	0.282	0.292	0.259	0.324	0.313	0.211
<i>B₂</i>	0.322	0.338	0.180	0.135	0.204	0.193	-0.171
<i>B₁</i>	0.340	0.301	0.296	0.207	0.250	0.294	-0.286
<i>B₄</i>	0.291	0.273	0.289	0.265	0.336	0.324	0.173
<i>HS₁</i>	0.155	0.204	0.321	0.338	0.325	0.288	0.247
<i>HS₂</i>	0.263	0.213	0.321	0.307	0.103	0.042	-0.265
<i>Hm</i>	0.326	0.340	0.312	0.337	0.258	0.244	0.205
<i>Pmx</i>	-0.233	-0.291	-0.325	-0.350	-0.339	-0.322	-0.345
<i>Pop</i>	-0.159	-0.161	-0.032	-0.064	-0.245	-0.212	-0.294
<i>Op</i>	0.300	0.310	0.155	0.181	-0.159	-0.278	-0.317
<i>Iop</i>	-0.311	-0.326	-0.312	-0.340	-0.297	-0.308	-0.318
<i>Mx</i>	-0.127	-0.144	-0.278	-0.300	-0.315	-0.322	-0.352
<i>De</i>	-0.319	-0.325	-0.319	-0.339	-0.326	-0.323	-0.333

Примечание. Обозначения признаков даны в подписях к рис. 1 и 4.

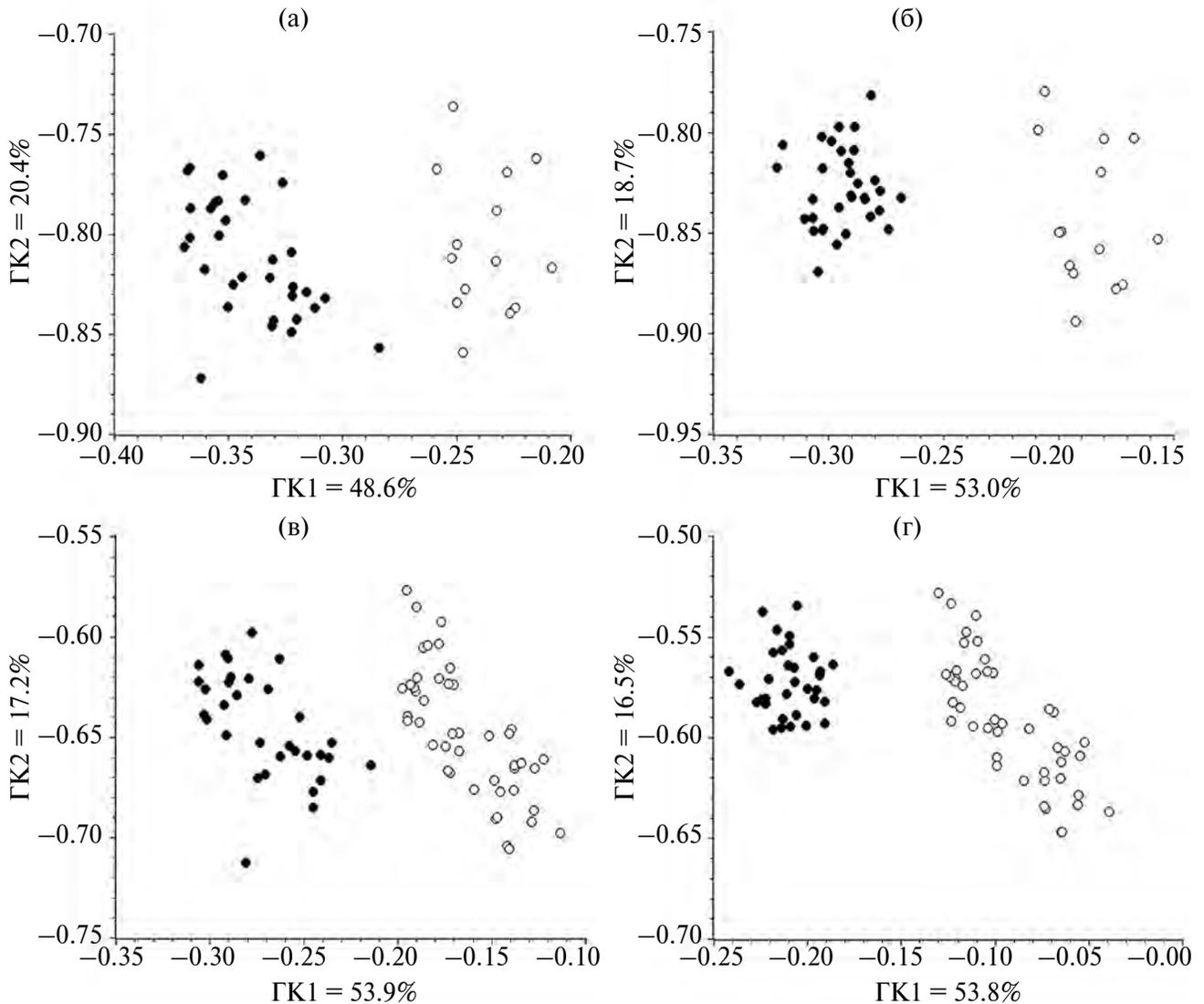


Рис. 2. Особи рыбоядных (●) и нерыбоядных (○) форм усачей оз. Тана (Эфиопия), распределение на плоскости первой (ГК1) и второй (ГК2) главных компонент: а — carp и dark, б — carp и white hunch, в — zurkis и dark, г — zurkis и white hunch.

дисперсии несет данный признак. У начала координат оказываются точки, соответствующие переменным с наименьшими нагрузками. Сходство структуры различий между экологическими формами характеризуется конфигурацией распределения и величиной коэффициента корреляции. Сходство тем больше, чем четче в двумерном распределении прослеживается линейная связь между нагрузками на сравниваемые векторы (Мина, Мироновский, 2022).

При сравнении пары **carp–white hunch** (ca–wh) с парой **carp–dark** (ca–da) тренд распределения факторных нагрузок описывается прямой, величины нагрузок по обеим осям весьма близки (рис. 4а). Символы, соответствующие параметрам, располагаются вдоль линии регрессии, угол

наклона которой от 45° визуально неотличим. Группы параметров с положительными (“+”) и отрицательными (“–”) нагрузками на сравниваемые векторы полностью совпадают. В первую группу (“+”) входят все шесть параметров нейрокраниума ($B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2$), параметр гиоидной дуги (Hm) и один из трех параметров жаберной крышки (Op), во вторую группу (“–”) — три параметра челюстной дуги и два параметра жаберной крышки (Iop и Pop). Почти идентичное распределение факторных нагрузок имеет место на рис. 4б, где СВ1 пары **zurkis–white hunch** (zu–wh) сравнивается с СВ1 пары **zu–dark** (zu–da), и на рис. 4в при сравнении пар **zurkis–white hunch** (zu–wh) и **carp–dark** (ca–da). Близкий к 1 коэффициент корреляции не оставляет сомнений в том,

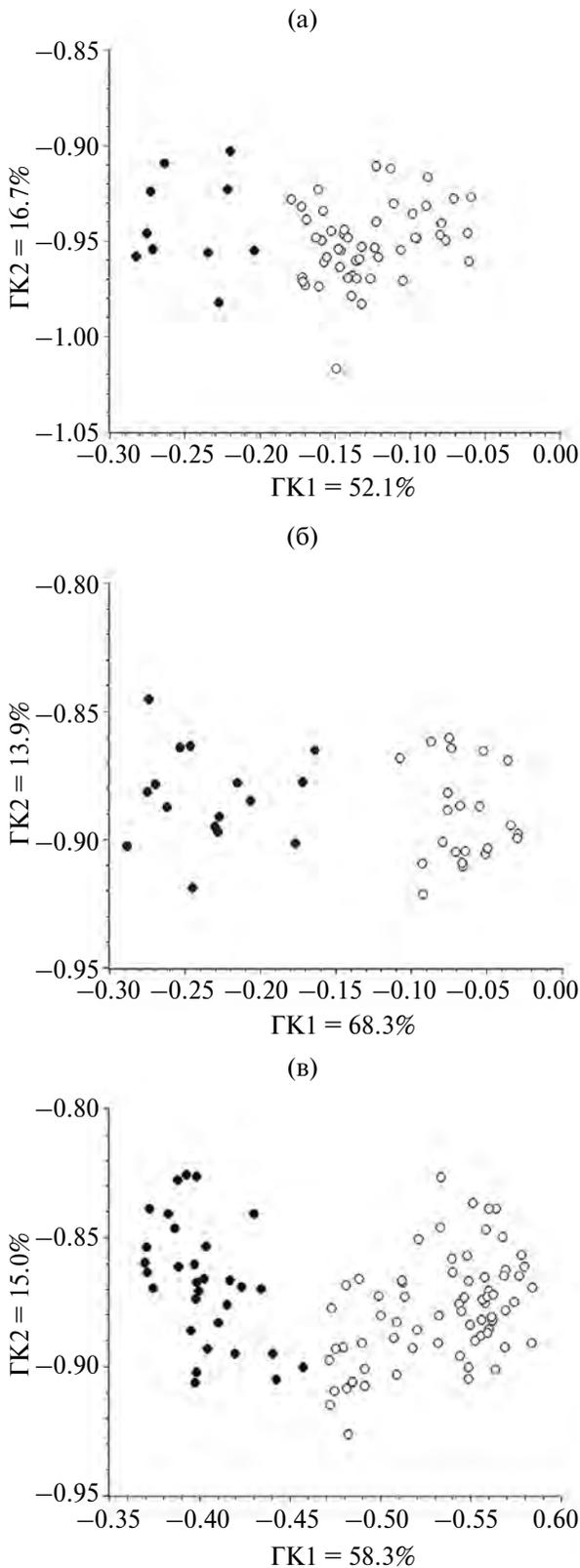


Рис. 3. Особи рыбадных (●) и нерыбадных (○) форм алтайских османов озер Монголии, распределение на плоскости первой и второй главных компонент: а — оз. Баян, б — оз. Хар-Ус, в — оз. Орог.

что на рис. 4а–4в между собой сравниваются векторы, отражающие не разные, хотя и сходные между собой процессы, но разные конкретные реализации одного и того же процесса, а именно — процесса морфологической дивергенции рыбадных и нерыбадных морфотипов. Это же справедливо и в отношении СВ1 рыбадных и нерыбадных экологических форм османов озер Баян и Хар-Ус (рис. 4г). Тесное распределение факторных нагрузок вдоль линии регрессии и близкий к единице коэффициент корреляции позволяют считать, что и здесь между собой сопоставляются разные реализации одного типового процесса в разных совокупностях особей. Единственное отличие от распределений на рис. 4а–4в заключается в том, что если в СВ1 африканских усачей нагрузки *Op* и *Pop* имеют разные знаки (“+” и “–” соответственно), то в СВ1 алтайских османов обе нагрузки имеют знак “–” и находятся в третьей координатной плоскости. Указанное различие СВ1 усачей и османов хорошо видно на рис. 4д.

Существенно иная структура различий наблюдается между рыбадной и нерыбадной формами алтайских османов вида *Oreoleuciscus humilis* в оз. Орог (рис. 4е), где нагрузки шести параметров нейрокраниума разделились на две равные по численности группы. Нагрузки трех параметров со знаком “+” находятся в первой координатной плоскости, нагрузки трех других со знаком “–” расположены в четвертой координатной плоскости. Этим структура морфологических различий двух экологических форм алтайских османов оз. Орог существенно отличается от таковой в оз. Баян (рис. 4е), а также от структуры различий форм османов и усачей на рис. 4а–4д, где шесть параметров нейрокраниума образуют единую группу, расположенную в первой координатной плоскости. Таким образом, структура различий между рыбадными и нерыбадными формами алтайских османов вида *O. potanini* в двух озерах запада Центрально-Азиатского бессточного бассейна почти совпадает со структурой различий между рыбадными и нерыбадными формами усачей комплекса *Barbus intermedius* в африканском оз. Тана. Вместе с тем структура различий рыбадной и нерыбадной форм алтайских османов *Oreoleuciscus humilis* в озере, расположенном на востоке Центрально-Азиатского бессточного бассейна, существенно отличается от структуры различий экологических форм вида *Oreoleuciscus potanini* и усачей комплекса *Barbus intermedius*.

Таким образом, сравнительно далекие в систематическом и филогенетическом отношении алтайские османы и африканские усачи, представляющие разные роды карповых, обнаруживают высокое сходство факторной структуры изменчивости, тогда как в пределах одного рода

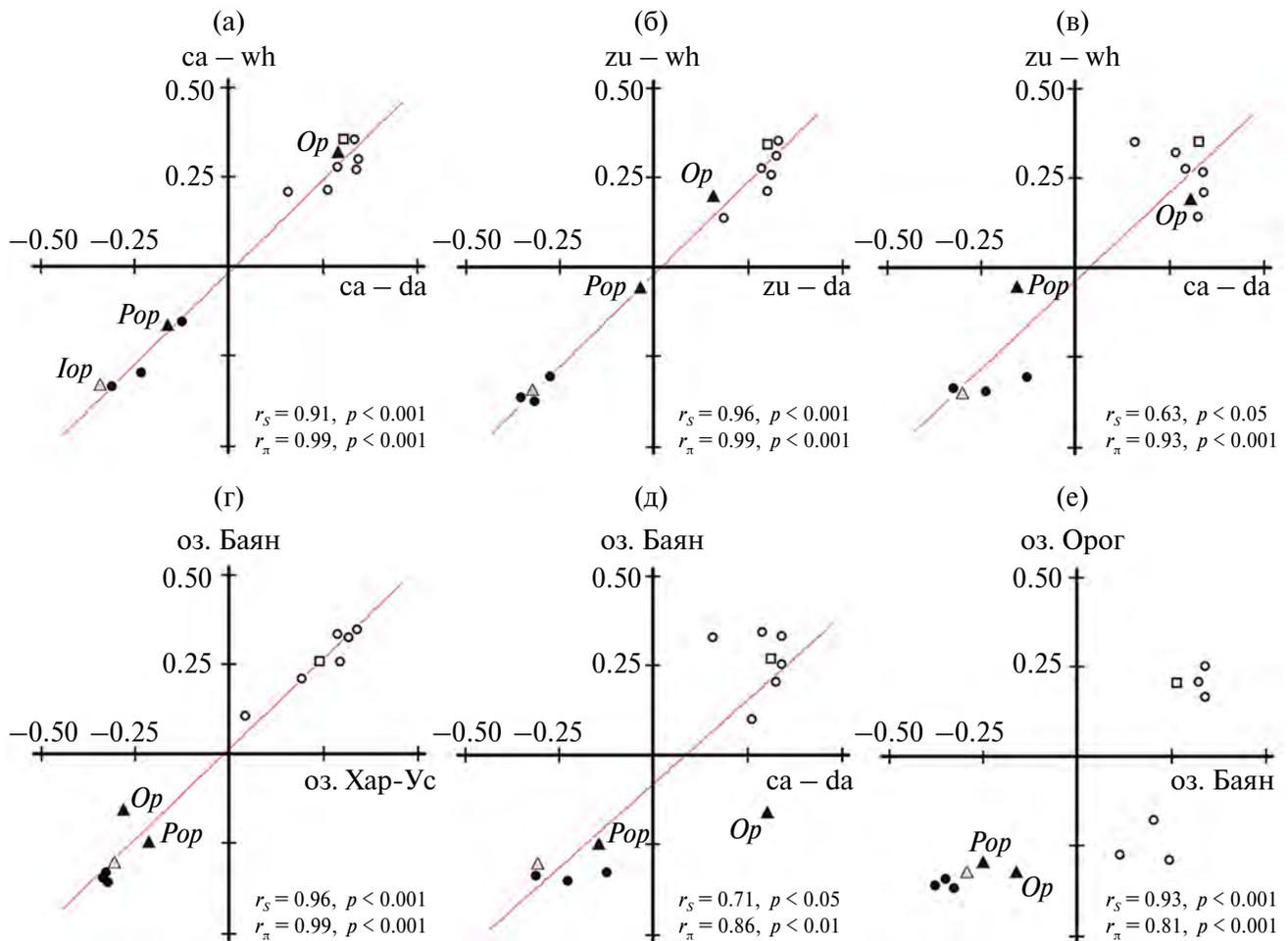


Рис. 4. Структура различий по параметрам черепа между парами, каждая из которых представлена рыбадной и нерыбадной формой: оз. Тана – ca-wh и ca-da (а), zu-wh и zu-da (б), zu-wh и ca-da (в); оз. Баян и оз. Хар-Ус (г); оз. Баян и пары ca-da из оз. Тана (д); озер Орог и Баян (е). Нагрузки параметров: ● – параметров челюстной дуги *Pmx*, *Mx*, *De*; ▲ – жаберной крышки *Pop*, *Op* и △ – *Iop*; ○ – осевого черепа *B1*, *B2*, *B3*, *B4*, *HS1*, *HS2*; □ – гиоидной дуги *Hm*.

Oreoleuciscus наблюдаются значительные межвидовые различия. По-видимому, выявленное несходство модусов изменчивости османов в оз. Орог и в двух других монгольских озерах объясняется не таксономическим несходством *O. humilis* и *O. potanini*, а существенными различиями гидрологических режимов исследуемых водоемов. Озера Хар-Ус и Баян (как и эфиопское оз. Тана) существуют постоянно, тогда как оз. Орог периодически высыхает в силу чередования сухих и влажных периодов в восточной части Центрально-Азиатского бассейна, где оно находится. В сухие периоды, когда оз. Орог высыхает, обитающие там рыбы гибнут. С началом влажного периода озеро заполняется водой, и популяция *O. humilis* восстанавливается за счет особей, скатывающихся из впадающей в него р. Туин (Dgebuadze, 1995; Dgebuadze et al., 2012). Поскольку других источников восстановления популяции османа

в оз. Орог нет, остается предполагать, что от речных рыб р. Туин происходят не только “карликовая”, но и отсутствующая в реке рыбадная форма. В пользу такого предположения свидетельствуют данные, показывающие, что крупные особи, скатившиеся из реки в озеро, становятся каннибалами, и темп их роста резко возрастает (Dgebuadze, 1995; Дгебуадзе, 2001). Отметим, что 2000 г. (год, когда в оз. Орог были отловлены изучаемые выборки особей) был восьмым годом полного заполнения озера в очередной влажный период, длившийся с 1992 по 2004 гг. (Dgebuadze, 1995; Dgebuadze et al., 2012). Следовательно, если выборками из озер Тана, Баян и Хар-Ус представлены рыбадные и нерыбадные формы, сосуществующие на протяжении многих поколений, то соответствующие выборки из оз. Орог отражают лишь начало (примерно восьмой год) процес-

са возникновения рыбацкой (“озерной”) формы от нерыбацкой (речной, “карликовой”) особей.

Таким образом, в озерах Тана, Баян и Хар-Ус выявленная структура различий характеризует уже **устоявшуюся** ситуацию стационарного сосуществования рыбацких и нерыбацких форм в одном водоеме. Структура различий в оз. Орог отражает не стационарную ситуацию, но **незавершенный процесс** ее формирования, раз за разом прерываемый гибелью популяции озера в очередной сухой период. Следует отметить, что у рыб оз. Орог векторные нагрузки параметров жаберной крышки *Or* и *Por* имеют знак “–”, что сближает их с османами озера Баян и Хар-Ус, отличая в совокупности от усачей оз. Тана.

Роль коэффициентов корреляции при анализе графиков. В случае линейной зависимости значения коэффициентов корреляции Спирмена (r_s) и Пирсона (r_{π}) высоки и близки по величине между собой (рис. 4а–4г). При некотором отклонении зависимости от линейной значения корреляций несколько ниже и тоже близки по величине (рис. 4д). При зависимости явно нелинейной (рис. 4е) коэффициенты корреляции тоже близки между собой, но их высокие значения создают, очевидно, ложное впечатление о большом сходстве факторных нагрузок в сопоставляемых СВ. Из этого следует, что при анализе таких графиков в первую очередь необходимо сравнивать общий паттерн распределения, взаиморасположение нагрузок параметров и контраст знаков (“+” или “–”) в нагрузках на векторы. При линейной зависимости и большом подобии паттернов тесные корреляции математически подтверждают высокое сходство сравниваемых векторов. При зависимости нелинейной суждения о сходстве факторных нагрузок, основанные на величине корреляций, могут привести к неверным выводам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вектор морфологической изменчивости, определяемый оппозицией факторных нагрузок признаков челюстного аппарата и нейрокраниума, не уникален, но и не универсален. Такая оппозиция нагрузок может иметь место в структуре различий экологических форм у видов разных родов, обитающих в водоёмах разных водных бассейнов разных континентов. Вместе с тем, у близких видов одного рода, обитающих в пределах одного водного бассейна, структура различий оказалась существенно разной. Гипотезу, что выявленные в настоящем исследовании особенности структуры морфологических различий рыбацкой и нерыбацкой форм в оз. Орог обусловлены особенностями его гидрологического режима, можно проверить, исследовав структуру различий рыбацкой и нерыбацкой форм *Oreoleuciscus humilis*

в одном из стационарных непересыхающих озера Центрально-Азиатского бессточного бассейна.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны руководству Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АН Монголии, а также руководству Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции РАН за содействие в организации работ в Монголии и Эфиопии, а также за возможность пользоваться коллекционным материалом.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Институтов Биологии Внутренних Вод РАН и Института Проблем Экологии и Эволюции РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было. Исследование выполнено в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН (№ 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5 и № FFER-2021-0006), Института биологии внутренних вод РАН (№124032500016-4 и № 124032100075-5) и Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (№124022400148-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1983. Обзор видов ихтиофауны МНР // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука.
- Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1984. Опыт исследования морфологической изменчивости рыб рода *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae) методами многомерной статистики // Зоол. журн. Т. 63. № 4. С. 563.
- Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1985. Морфометрический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*; Pisces, Cyprinidae) водоемов МНР: многомерный подход // Зоол. журн. Т. 64. № 8. С. 1199.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: КМК.
- Голубцов А.С., Малков. 2007. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: КМК.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из трех озера Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 315.

- Дгебуадзе Ю.Ю., Дулмаа А., Мунхбаяр Х. 2003. О находке представителя рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) в бассейне р. Селенги // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 420.
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2011. Фенетические отношения и вероятные пути морфологической диверсификации африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* из озера Тана (Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 2. С. 149.
- Мина М.В., Мироновский А.Н. 2022. Сравнительный анализ структуры различий между некоторыми морфотипами крупных африканских усачей рода *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*) из озера Тана, Эфиопия // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 272. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030134>
- Мироновский А.Н. 2021. Вектор разделения пищевых ресурсов в изменчивости особей генерализованной формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus* (= *Labeobarbus intermedius*) в озерах Тана, Лангано и Аваса, Эфиопия // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 4. С. 455. <https://doi.org/10.31857/S0042875221040135>
- Мироновский А.Н., Слынько Е.Е. 2023. Сравнительный анализ структуры фенетического разнообразия алтайских османов рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) в популяциях рек трех водных систем Монголии // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 3. С. 274. <https://doi.org/10.31857/S0042875223030128>
- Мироновский А.Н. 2022. Фенетическая радиация особей генерализованной формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* в озере Тана (Эфиопия) // Биология внутр. вод. № 1. С. 33. <https://doi.org/10.31857/S0320965222010107>
- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А. 2012. Филогеография Алтайских османов (*Oreoleuciscus* sp., Cyprinidae, Pisces) по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 48. № 6. С. 726.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. 2009. Популяционно-генетический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из водоемов Монголии // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 632.
- Dgebuadze Yu.Yu. 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // Hydrobiologia. V. 303. P. 235.
- Dgebuadze Yu.Yu., Mendsaikhan B., Dulmaa A. 2012. Diversity and distribution of Mongolian fish: recent state, trends and studies // Erforsch. Biol. Res. Mongolei (Halle/Saale). V. 12. P. 219.
- Kartavtsev Yu.Ph., Batischeva N.M., Bogutskaya N.G. et al. 2016. Molecular systematics and DNA barcoding of Altai osmans, *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae, and Leuciscinae), and their nearest relatives, inferred from sequences of cytochrome *b* (*Cyt-b*), cytochrome oxidase *c* (*Co-I*), and complete mitochondrial genome // Mitochondrial DNA Part A. V. 28. № 4. P. 502. <https://doi.org/10.3109/24701394.2016.1149822>
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank. P. 103.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. 1994. V. 39. P. 1. <https://doi.org/10.1007/BF00004751>

Altai Osmans of the Genus *Oreoleuciscus* and African Barbs of the *Barbus intermedius* Complex: the Common Patterns of Morphological Differences Between Piscivorous and Non-Piscivorous Forms under Sympatry Conditions

A. N. Mironovsky^{1, *}, E. E. Slynko^{2, 3}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

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

³Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow 125080 Russia

*e-mail: adissa@mail.ru

In populations of fish species of the same and of different systematic groups living in lakes of the same and of different continents the patterns of differences in factor loadings of the considered parameters of the morphology of the jaw apparatus and neurocranium on the main vectors of variability in comparison of piscivorous and non-piscivorous ecological forms almost coincides. It is shown that in the Altai osmans of the *Oreoleuciscus potanini* species in two lakes of the Central Asian Closed Basin, the structure of differences is almost identical to the structure of differences between the piscivorous and non-piscivorous forms of the barbs of the *Barbus intermedius* complex sensu Banister (1973) complex in the African Lake Tana. At the same time, the structure of the differences between the piscivorous and non-piscivorous forms of another species of Altai Osmans *Oreoleuciscus humilis* in a lake located in another part of the Central Asian Closed Basin differs significantly from the structure of differences in ecological forms of both the *O. potanini* species and the *B. intermedius* complex. It is assumed that the following explanation may be given for the revealed difference in the variability

of Osmans in the studied water bodies. In the African lake Tana and Mongolian lakes Bayan and Khar-Us, the structure of differences reflects the already established situation of stationary coexistence of piscivorous and non-piscivorous forms in one water body. Whereas the structure of variability in the periodically drying Mongolian lake Lake Orog reflects not an established situation, but an incomplete process of its formation, interrupted over and over again by the death of the lake population in the next drought period.

Keywords: morphoecological forms, structure of morphological differences, vectors of variability, sympatric speciation

ЭКОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ ПРИБРЕЖНЫХ ОТМЕЛЕЙ ВОДОТОКОВ И ВОДОЕМОВ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

© 2024 г. Д. Ю. Цыренова^{а, *}

^аТихоокеанский государственный университет, Хабаровск, Россия

^{*}e-mail: duma@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 24.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Представлены результаты эколого-анатомического исследования растений прибрежных отмелей рек и озер Нижнего Приамурья для выявления их устойчивости и адаптированности к условиям существования. Изучено семь стенопотных видов. Установлено, что вегетативные органы растений сочетают типичные гидроморфные и специфические адаптивные признаки. Адаптация видов к песчано-илистым отмельным местообитаниям осуществляется благодаря гистологическим преобразованиям основных тканей. Узкая специализация видов не затрагивает типичного строения органов и не вызывает упрощения их внутренней структуры. Изученным видам в большей степени свойственны признаки сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей), нежели гидрофитной. Предполагается, что специфический комплекс отмельной флоры сложился преимущественно из наземных видов.

Ключевые слова: *Coleanthus subtilis*, *Dichostylis micheliana*, *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, *Symphylocarpus exilis*, *Centipeda minima*, экологическая анатомия, Нижнее Приамурье, Дальний Восток России

DOI: 10.31857/S0320965224030053, **EDN:** ZPOZID

ВВЕДЕНИЕ

Речная экосистема р. Амур находится под непосредственным влиянием муссонного климата Восточной Азии и подвергается относительно стабильным и пульсирующим сезонным наводнениям (Батурина, 2019). В меженный период периодически обнажаются отмельные зоны по берегам водотоков и водоемов. Водоносные прирусловые наносы песчаной, глинистой и галечниковой фракций оказываются ареной активных процессов первичной сукцессии растительности. В частности, здесь формируются эфемерные сообщества однолетних растений, которые успевают до затопления паводковыми водами завершить свой жизненный цикл. В дальневосточной научной литературе их называют “меженными эфемерами”, представителями “отмельной флоры”. Многие исследователи подчеркивают своеобразие этого регионального флористического комплекса (Нечаев, Гапека, 1970; Нечаев, Нечаев, 1973; Ворошилов, 1986; Кожевников, 2001; Крюкова, 2013).

Отмечено высокое таксономическое разнообразие флоры из-за экотонного расположения отмелей в зоне контакта между водными и на-

земными экосистемами. В частности, на отмелях пойменных водоемов вблизи г. Хабаровск нами выявлено 108 видов из 26 семейств и 56 родов (Цыренова, Касаткина, 2013). Среди них 16 видов (14.8%) с высокой частотой встречаемости и экологической специфичностью. Именно они обладают выраженной эфемерностью. Остальные обнаруженные нами в ходе исследования 92 вида (85.2%) характеризовались низкой частотой встречаемости и эвритопностью (рудеральные, прибрежно-водные, лугово-болотные виды).

Эндемичных видов в отмельной флоре амурского бассейна насчитывают ~15 видов (Кожевников, 2001; Крюкова, 2013; Цыренова, Касаткина, 2013). Многие из них находятся в классическом местонахождении “locus classicus”.

В монографическом обзоре сытевых Дальнего Востока России А.Е. Кожевников (2001) подчеркивает, что в составе отмельной флоры бассейна р. Амур встречаются виды тропического происхождения (в числе 6), объясняя их присутствие условиями муссонного климата и близостью к субтропической флоре Восточной Азии.

В настоящее время актуальность изучения отмельной флоры бассейна р. Амур сохраняется.

Требуются дальнейшая инвентаризация биоразнообразия и мониторинг структуры и динамики популяций стенотопных видов. Актуальна оценка антропогенной трансформации отмельной флоры при искусственном зарегулировании гидрологического режима р. Амур.

Цель настоящей статьи — эколого-анатомический анализ вегетативных органов отмельных растений для выявления их устойчивости и адаптированности к условиям существования. В наши задачи входила характеристика микроструктуры корня, стебля и листа растений, а также оценка конституционных, адаптивных и таксоноспецифических признаков видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили семь стенотопных видов — *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (сем. Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (сем. Surgraceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (сем. Plantaginaceae), *Symphyllocarpus exilis* Maxim. и *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. (сем. Asteraceae). Некоторые из них — *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica* и *Centipeda minima* — кроме отмелей, встречаются в периодически затапливаемых понижениях поймы. По биоморфологическим особенностям все изученные виды — однолетние эфемеры. Виды *Coleanthus subtilis*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* и *Centipeda minima* характеризуются широким плюрирегиональным распространением и на всем протяжении ареала имеют преимущественно отмельную экологию (Иванина, 1991а, 1991б, 1991в; Баркалов, 1992а; Цвелев, Пробатова, 2019). Из эндемичных видов бассейна р. Амур нами исследованы *Symphyllocarpus exilis* — вид, находящийся в “locus classicus” (Баркалов, 1992б), представитель преимущественно тропического рода *Dichostylis* Beauv. (Кожевников, 2001), а также редкий из-за своей неежегодной вегетации в дальневосточной части ареала вид *Coleanthus subtilis* (Цвелев, Пробатова, 2019).

Для сравнительно-анатомического исследования использовали живые образцы растений из естественных популяций видов в окрестностях г. Хабаровска (железнодорожные платформы Тельмана и Покровка, рек Черная и Сита, оз. Петропавловское). Общий объем ~50 экз. растений. Материалы хранятся в Тихоокеанском государственном университете.

Видовая принадлежность растений определена по многотомному изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” (1985–1996 гг.) (тома 1–8). Использованы данные сайтов “Плантаариум” и iNaturalist.org.

Исследования проводили по общепринятой методике эколого-анатомических исследований

растений (Барыкина, Чубатова, 2005). Образцы фиксировали в смеси спирта, глицерина и воды. Изготавливали поперечные срезы органов лезвием бритвы от руки. Срезы окрашивали сафранином. Готовые препараты просматривали с помощью микроскопа Биолам-ЛОМО и цифрового микроскопического комплекса Альтами БИО 8. Визуализацию микропрепаратов производили с использованием цифровой камеры для микроскопа TourCam и программного обеспечения TourView.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Coleanthus subtilis (сем. Poaceae). Строение листа (рис. 1а). Эпидермальные клетки однослойные, крупные бесцветные, одинаково пузыревидные, склерифицированные и кутинизированные. Лист амфистоматный. Устьица поверхностные или неглубоко погруженные, располагаются параллельными рядами вдоль жилок листа. Тип устьичного аппарата — парацитный. Мезофилл листа устроен по фестукоидному типу. Основные клетки мезофилла прямоугольной формы располагаются субэпидермально тремя–пятью слоями. В области жилок клетки мезофилла — округлой формы, окружают проводящие пучки в виде обкладок. Проводящие пучки закрытые коллатеральные. В ксилеме имеется воздушная полость.

Строение стебля (рис. 1б). Эпидерма стебля однослойная. Наружные стенки клеток эпидермы подвержены целлюлозному утолщению и покрыты тонкой кутикулой. Первичная кора представлена двумя–тремя слоями более или менее плотно сомкнутой колленхиматозной паренхимы. Содержатся хлоропласты. Пограничные ткани — эндодерма и перицикл — не выражены. Стела пучкового типа. Проводящие пучки закрытые коллатеральные, соединены склерифицированной межпучковой паренхимой и располагаются одним кругом. В сердцевине формируется небольшая воздушная полость. Медуллярные пучки отсутствуют.

Строение корня (рис. 1в). Паренхима первичной коры подвергается суберинизации. Имеются рексигенные воздушные полости. Хорошо заметна однослойная эндодерма с подковообразными лигнифицированными утолщениями. Стела сплошь склерифицированная. Имеются один широкопросветный сосуд в самом центре органа, а вокруг него более узкопросветные сосуды в числе четырех–шести.

Dichostylis micheliana (сем. Surgraceae). Строение листа (рис. 2а). На поперечном срезе листовой пластинки клетки верхней эпидермы по размеру примерно в десять раз крупнее, чем клетки нижней эпидермы. Кутикула хорошо развита. На плоскостном препарате клетки верхней эпидермы с волнистыми стенками. Клетки нижней эпидермы прямостенные. Лист эпистоматный:

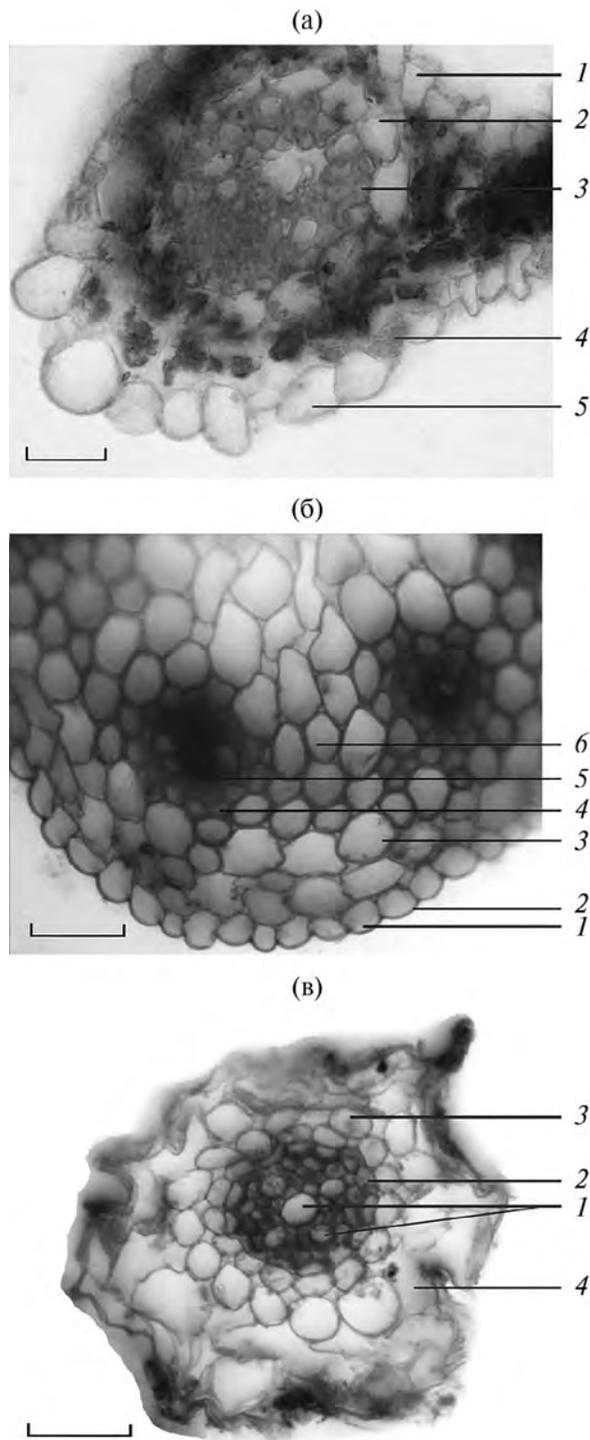


Рис. 1. Микрофотографии *Coleanthus subtilis*: а – лист (1 – верхняя эпидерма, 2 – нижняя эпидерма, 3 – устьице, 4 – хлоренхима, 5 – наружная паренхимная обкладка пучка, 6 – внутренняя склеренхимная обкладка пучка, 7 – проводящий пучок); б – стебель (1 – эпидерма, 2 – кутикула, 3 – паренхима первичной коры, 4 – склеренхимная обкладка пучка, 5 – проводящий пучок, 6 – межпучковая паренхима); в – корень (1 – сосуды ксилемы, 2 – эндодерма, 3 – паренхима первичной коры, 4 – рексигенные воздушные полости). Масштабная линейка: 4.7 мкм.

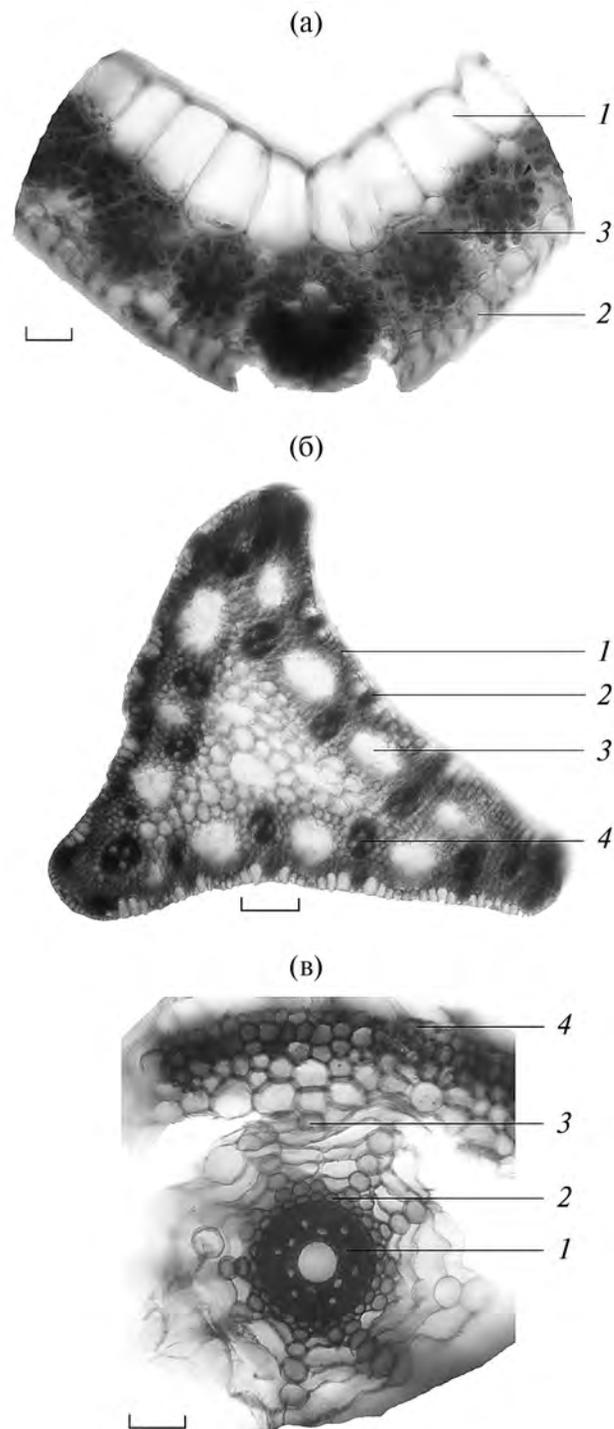


Рис. 2. Микрофотографии *Dichostylis micheliana*: а – лист (1 – верхняя эпидерма, 2 – нижняя эпидерма, 3 – обкладочные клетки); б – стебель (1 – эпидерма, 2 – устьице, 3 – аэренхима, 4 – проводящий пучок); в – корень (1 – сосуды ксилемы, 2 – эндодерма, 3 – паренхима первичной коры, 4 – эпиблема). Масштабная линейка: 4.7 мкм.

устьица располагаются на нижней стороне листовой пластинки между жилками продольными полосками. Тип устьичного аппарата — парацитный. Мезофилл листа окружают проводящие пучки веером в виде “кранцевой обкладки”.

Строение стебля (рис. 2б). Форма поперечного сечения стебля треугольная. Эпидерма однослойная и состоит из крупных бесцветных клеток, среди которых выделяются поверхностные устьица с мелкими замыкающими клетками. Субэпидермально находятся небольшие участки хлоренхимы. Пограничные ткани — эндодерма и перицикл — не выражены. Стела пучкового типа. Проводящие пучки закрытые коллатеральные. Между проводящими пучками располагаются рексигенные воздушные полости в числе до десяти. Воздушные полости наблюдаются и в сердцевине стебля.

Строение корня (рис. 2в). На поперечном срезе корень округлой формы. Заметна эпиблема с корневыми волосками. Экзодерма представлена двумя-тремя слоями клеток. Паренхима первичной коры устроена по-особому и состоит из двух типов клеток. Суберинизированные из них примыкают изнутри к экзодерме двумя-тремя сплошными слоями, далее тянутся к эндодерме однослойными радиальными рядами наподобие колесных спиц. Между ними располагаются один-два вытянутых тангентально ряда тонкостенных клеток паренхимы коры. Эндодерма однослойная с подковообразными утолщениями. Стела сплошь склерифицированная. Сосудистые элементы ксилемы располагаются в два ряда. В центре корня находится крупная воздушная полость.

Gratiola japonica, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* (сем. Plantaginaceae). Строение листа (рис. 3а). Наблюдается равнозначность верхней

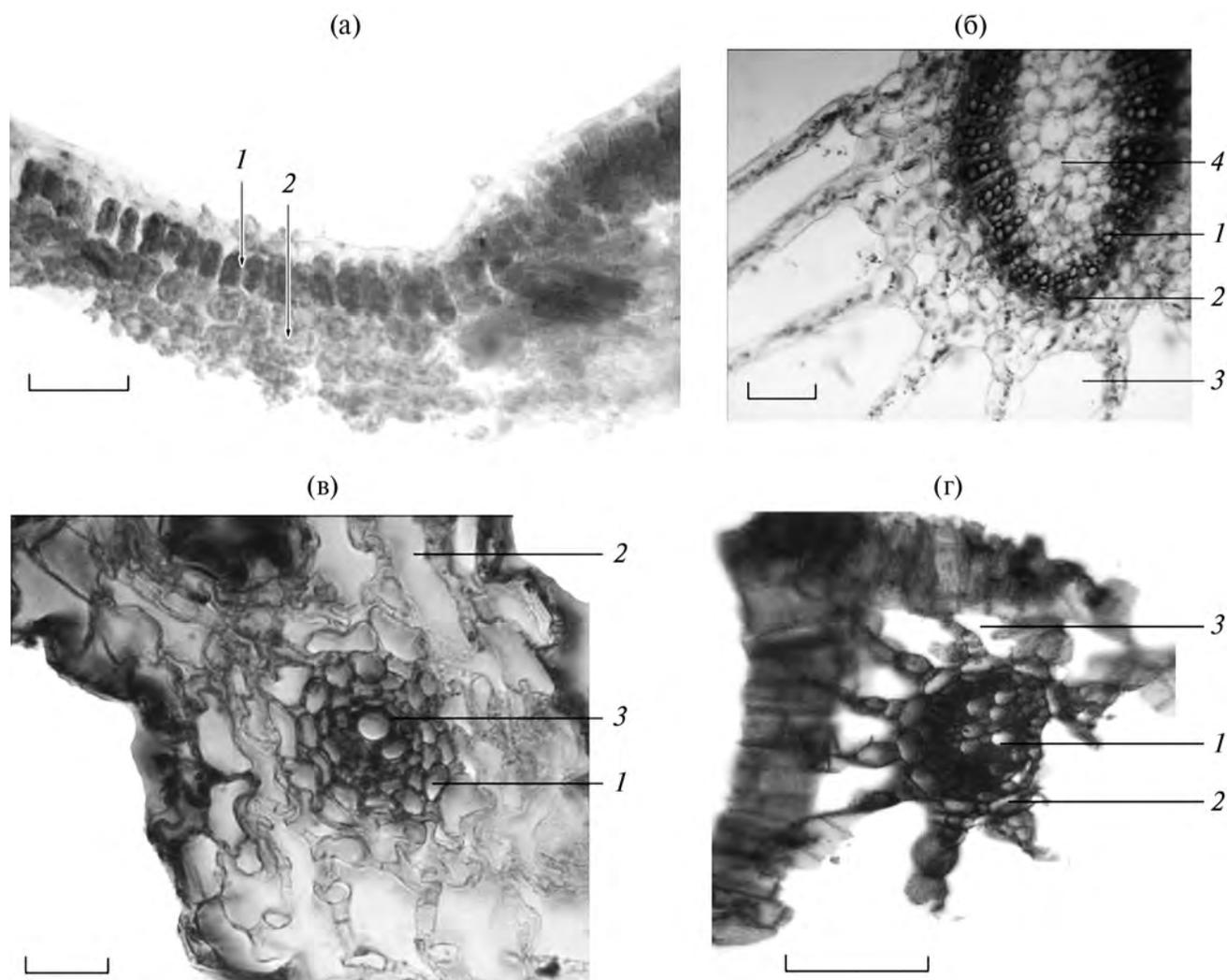


Рис. 3. Микрофотографии видов *Lindernia procumbens* (а), *Gratiola japonica* (б), *Limosella aquatica* (в), *Lindernia procumbens* (г): а — лист (1 — столбчатый мезофилл, 2 — губчатый мезофилл; б — стебель (1 — сосуды ксилемы, 2 — эндодерма, 3 — аэренхима, 4 — основная паренхима); в — корень (1 — эндодерма, 2 — аэренхима, 3 — стела); г — корень (1 — сосуды ксилемы, 2 — эндодерма, 3 — аэренхима). Масштабная линейка: а, г — 12 мкм; б, в — 4.7 мкм.

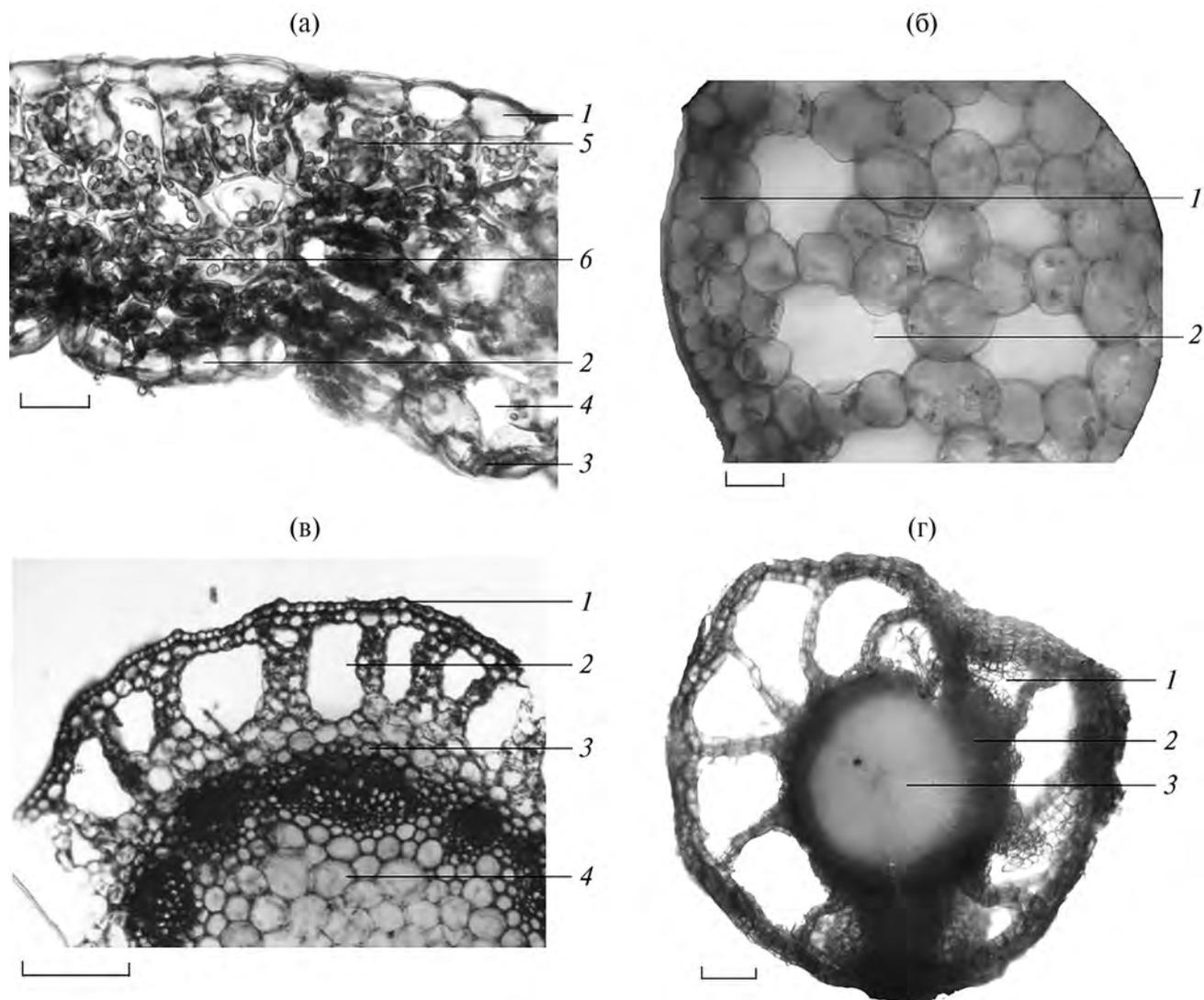


Рис. 4. Микрофотографии видов *Centipeda minima* (а, б) и *Symphylocarpus exilis* (в, г): а — лист (1 — верхняя эпидерма, 2 — нижняя эпидерма, 3 — устьице, 4 — подустьичная щель, 5 — столбчатая ткань, 6 — губчатая ткань); б — стебель (1 — эпидерма, 2 — аэренхима); в — стебель (1 — эпидерма, 2 — аэренхима, 3 — эндодерма, 4 — сердцевина); г — корень (1 — аэренхима, 2 — пробка, 3 — стела). Масштабная линейка: а, б, г — 4.7 мкм; в — 12 мкм.

и нижней стороны листовой пластинки. Лист амфистоматный. Тип устьичного аппарата — аномоцитный. На обеих сторонах листовой пластинки имеются эфиромасличные железы с четырех-, восьми- и десятиклеточными головками. Мезофилл листа дорзовентральный. Обращает внимание присутствие однослойной столбчатой паренхимы.

Строение стебля (рис. 3б). Однослойная эпидерма покрыта толстой зубчато гофрированной кутикулой. Трихомы отсутствуют. У *L. procumbens* в ребрах стебля находятся тяжи склереид. Первичная кора стебля занята схизогенными воздушными полостями, которые перемежаются клетками ассимиляционной паренхимы. Эндодерма и перицикл развиваются у видов по-разному. Эндодерма в виде крахмалоносного влагилица наблюдается только *Limosella aquatica*, у двух осталь-

ных видов эта ткань не развита. Перицикл в виде отдельных тяжей склеренхимных волокон имеется у *Lindernia procumbens*, у двух остальных видов перицикл не развивается.

Стела в стеблях у этих трех изученных видов непучкового типа. Радиальные ряды сосудистых элементов ксилемы перемежаются паренхимными лучами. Сердцевина стебля у *Gratiola japonica* представлена основной паренхимой, у *Limosella aquatica* и *Lindernia procumbens* — воздушной полостью.

Строение корня (рис. 3в, 3г). У трех изученных видов коровая паренхима аэренхиматизирована. Наружные тангенциальные клетки аэренхимы подвергаются суберинизации. Стела непучкового типа.

Symphylocarpus exilis, *Centipeda minima* (сем. Asteraceae). Строение листа (рис. 4а). У изученных видов наблюдается равнозначность верхней

и нижней сторон листовой пластинки. Очертания эпидермальных клеток одинаково извилистые. Лист амфистоматный. На поперечном срезе листа видны крупные подустыичные пространства. Устьица широко открытые. Эпидермальные клетки содержат хлоропласты. Мезофилл листа однородный и представлен паренхимными округлыми клетками. Имеются крупные хлоропласты. Проводящие пучки глубоко погружены в мезофилл и отделены от него более мелкоклеточной паренхимной обкладкой.

В строении стебля (рис. 4б) обращает внимание большая протяженность зоны первичной коры по сравнению с небольшой стелой. Первичная кора подвергается аэренхиматизации. Стела пучкового типа. Коллатеральные открытые проводящие пучки располагаются в один круг. Над пучками имеются небольшие “шапочки” перициклических волокон. Межпучковый камбий отсутствует.

Различия видов проявляются по строению эндодермы: у *C. minima* она не выражена, напротив, у *Symphyllocarpus exilis* эндодерма отчетливо выражена и хорошо заметна по суберинизированным стенкам.

В строении корня (рис. 4г) аэренхиматизированная первичная кора занимает бóльший объем, чем стела. Стела представлена сплошным кольцом вторичных проводящих тканей. На границе первичной коры и стелы располагается несколько слоев молодой перидермы, закладывающейся во внутреннем слое коры.

Анализируя результаты проведенного анатомического исследования отмельных видов, следует отметить, прежде всего, что вегетативные органы сохраняют свое типичное строение, свойственное представителям однодольных и двудольных. Не обнаружены отклонения в общем плане строения органов, обусловленных существованием растений в специфических пойменных местобитаниях. Не наблюдаются также признаки микроструктурного упрощения в связи ускоренным прохождением жизненного цикла и миниатюризацией внешнего облика. Анатомические различия видоспецифичны. Однако гистологические особенности органов подвержены, на наш взгляд, адаптивным преобразованиям, представленными в табл. 1.

Таблица 1. Эколого-анатомические особенности исследованных видов

Признак	Экологическое значение	Вид
Строение листа		
Функционирование эпидермы в качестве дополнительной ассимиляционной ткани	Сохранение фотосинтеза при затоплениях экотопа	<i>Centipeda minima</i> , <i>Symphyllocarpus exilis</i>
Равнозначность верхней и нижней эпидермы	Усиление транспирации и газообмена	<i>Gratiola japonica</i> , <i>Limosella aquatica</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Наличие поверхностных устьиц	Усиление транспирации и газообмена	Все изученные виды
Наличие пузыревидных и бесцветных эпидермальных клеток	Усиление поверхностного водообмена и уменьшение интенсивности инсоляции	<i>Coleanthus subtilis</i> , <i>Dichostylis micheliana</i>
Секреция эпидермы	Обеспечение несмачиваемости листьев	<i>Gratiola japonica</i> , <i>Limosella aquatica</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Признаки крапц-анатомии	Высокоадаптивный C ₄ -путь фотосинтеза	<i>Dichostylis micheliana</i>
Строение стебля		
Кутинизация эпидермы	Защита от намокания внутренних тканей	<i>Gratiola japonica</i> , <i>Limosella aquatica</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Аэренхиматизация	Обеспечение газообмена и плавучести	<i>Gratiola japonica</i> , <i>Limosella aquatica</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Суберинизация эндодермы	Защита центрального цилиндра от выщелачивающего воздействия воды	<i>Symphyllocarpus exilis</i>
Строение корня		
Суберинизация кортикальных тканей	Защита от намокания внутренних тканей и сохранение целостности структуры органа	<i>Dichostylis micheliana</i> , <i>Coleanthus subtilis</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Аэренхиматизация	Обеспечение газообмена и создание опорного каркаса	<i>Coleanthus subtilis</i> , <i>Dichostylis micheliana</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Склерификация стелы	Заякоривание растения в аллювиальном субстрате	Все изученные виды

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследовано анатомическое строение представителей специфической отмельной флоры бассейна р. Амур. Выявлен комплекс типичных и специфических адаптивных анатомических признаков. У изученных видов обнаружено больше признаков сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей, наличие секретирующих структур листа и большая извилистость эпидермальных клеток), нежели гидрофитной. На основании этого предполагается, что специфический отмельный комплекс сложился преимущественно из наземных видов. По стратегии выживания отмельные виды относятся к пациентам, приспособляющимся к условиям среды с помощью специальных адаптаций. Пациентная стратегия, по-видимому, первична по происхождению, поскольку она поддерживается консервативными и эволюционно устойчивыми микроморфологическими структурами. Приобретение эксплерентности, т. е. адаптаций к сильным нарушениям, скорее всего, явление более позднее и поддерживается макроморфологическими преобразованиями жизненной формы. При этом вторичная стратегия не вызывает перестроек во внутреннем строении растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А.П. Касаткиной (Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии) за помощь в микроскопировании и изготовлении рисунков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке внутривузовского гранта Тихоокеанского государственного университета (проект № 13.16 – НГ ТОГУ “Исследование редких и эндемичных видов растений Дальнего Востока России”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. 2005. Экологическая анатомия цветковых растений: учебно-методическое пособие. М.: Тов-во науч. изданий КМК.

Баркалов В.Ю. 1992а. Род Стоножка — *Centipeda* Lour. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 6. С. 164.

Баркалов В.Ю. 1992б. Род Симфолокарпус — *Symphyllocarpus* Maxim. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 6. С. 164.

Батурина Н.С. 2019. Закономерности организации речных экосистем: ретроспектива становления современных концепций (обзор) // Биология внутр. вод. № 1. С. 3.
<https://doi.org/10.1134/SO320965219010042>

Ворошилов В.Н. 1968. Об отмельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР. Вып. 68. С. 45.

Иванина Л.И. 1991а. Род Авран — *Gratiola* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 5. С. 289.

Иванина Л.И. 1991б. Род Линдерния — *Lindernia* All. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 5. С. 291.

Иванина Л.И. 1991в. Род Лужница — *Limosella* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 5. С. 292.

Кожеевников А.Е. 2001. Сытевые (сем. *Superaceae* Juss.) Дальнего Востока России (современный таксономический состав и основные закономерности его формирования). Владивосток: Дальнаука.

Крюкова М.В. 2013. Сосудистые растения Нижнего Приамурья. Владивосток: Дальнаука.

Нечаев А.П., Ганека З.И. 1970. Эфемеры меженной полосы берегов нижнего Амура // Бот. журн. Т. 55. № 8. С. 1127.

Нечаев А.П., Нечаев А.А. 1973. *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. в приамурской части ареала // Бот. журн. Т. 58. № 5. С. 404.

Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. М.: Тов-во науч. изданий КМК.

Цыренова Д.Ю., Касаткина А.П. 2013. Экологическая структура флоры прибрежных отмелей реки Амур вблизи Хабаровска (Нижний Амур) // Уч. зап. Забайкальского гуманитарно-педагогического ун-та им. Н.Г. Чернышевского. Серия “Естественные науки”. Чита: Изд-во Забайкальск. гос. ун-та. Вып. 48. № 1. С. 58.

Ecological and Anatomical Characteristics of riverbank Plants of Water Currents and Waterbodies of the Lower Amur Region

D. Ju. Tsyrenova^{1,*}

¹*Pacific National University, Khabarovsk, Russia*

**e-mail: дума@mail.ru*

The results of an ecological and anatomical study of plants in the coastal shallows of rivers and lakes of the Lower Amur region are presented in order to identify their resistance and adaptability to the conditions of existence. 7 stenotopic species were studied. It was revealed that the vegetative organs of plants are characterized by a combination of typical hydromorphic and specific adaptive features. Adaptation of species to sandy-silty shallow habitats is carried out due to histological transformations of the main tissues. The narrow specialization of species does not affect the typical structure of plant organs and does not lead to a simplification of their internal structure. The studied species are more characterized by signs of terrestrial micromorphology (sclerification, suberization and cutinization of tissues) rather than hydrophytic. It is assumed that a specific complex of shallow flora was formed mainly from terrestrial species.

Keywords: Coleanthus subtilis, Dichostylis micheliana, Gratiola japonica, Limosella aquatica, Lindernia procumbens, Symphylocarpus exilis, Centipeda minima, ecological anatomy, Lower Amur region, Russian Far East

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА, ОБИЛИЯ И БИОТИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ СЕМ. *Sphaeriidae* В РЕКАХ С ВЫСОКОЙ ОЗЕРНОСТЬЮ ВОДОСБОРОВ (НА ПРИМЕРЕ ВОДОТОКОВ БАСЕЙНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)

© 2024 г. И. А. Барышев^{a, *}, А. А. Фролов^b

^aИнститут биологии Карельского научного центра Российской академии наук,
Петрозаводск, Россия

^bМурманский морской биологический институт Российской академии наук, Мурманск, Россия

*e-mail: i_baryshev@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2023 г.

После доработки 15.09.2023 г.

Принята к публикации 22.09.2023 г.

На примере рек бассейна Онежского озера проанализированы видовой состав моллюсков сем. *Sphaeriidae*, их численность, биомасса и вклад в количественные показатели донных сообществ в условиях высокой озерности речных бассейнов. Прослежены закономерности пространственного распределения видов по биотопам и в градиенте условий окружающей среды. Выявлено 26 видов моллюсков, относящихся к этому семейству, среди них преобладают европейско-сибирские. Большая часть выявленных видов отличается широкими экологическими диапазонами и встречается в водных объектах разных типов. Установлено, что вклад этих моллюсков в функционирование водных сообществ рек в условиях разветвленных озерно-речных систем (бассейна Онежского озера) превышает значения, обычные для рек с малым количеством озер на территории водосбора. С использованием методов ANOSIM и PERMANOVA доказано, что видовой состав моллюсков на каменистых порогах и перекатах, песчаных перекатах и мягких (илистых) грунтах различается. При помощи теста IndVal для семи видов показана статистически значимая приуроченность к одному из этих биотопов, для четырех из них — к каменистым грунтам порогов и перекатов рек. Использование метода NMDS позволило установить, что наибольшие изменения видовой состав представителей *Sphaeriidae* наблюдаются при изменении условий среды от небольших водотоков с медленным течением и высокой цветностью воды к крупным рекам с быстрым течением и относительно прозрачной водой.

Ключевые слова: макрозообентос, биотопы, пороги, плесы, метаболизм, *Euglesa*, *Pisidium*

DOI: 10.31857/S0320965224030062, **EDN:** ZPOUTY

ВВЕДЕНИЕ

Сообщества донных беспозвоночных формируются под комплексным влиянием факторов среды и значительно изменяются от водотока к водотоку и от региона к региону (Townsend et al., 2003; Johnson et al., 2007; Мукра et al., 2007; Воробьева и др., 2020, Jiang et al., 2021; Carvallo et al., 2022). Большое значение в речном макрозообентосе имеют двустворчатые моллюски (Корнюшин, 1996; Шубина, 2006; Фролов, 2009; Барышев, 2017; Lee, 2019; Vinarski et al., 2021). Они широко распространены, экологически пластичны, часто достигают высокого обилия и играют важную роль в донных сообществах (Фролов, Любин, 2003; Pietsch et al., 2003; Gray et al., 2005; Sonsa et al., 2008; Kubíková et al., 2011). Вместе с тем, данные о фауне и экологии моллюсков

сем. *Sphaeriidae* в реках северных регионов весьма отрывочны (Coulson et al., 2014; Besspalaya et al., 2015; Lee, 2019; Vinarski et al., 2021). Характеристика экологической приуроченности отдельных видов моллюсков в литературе, как правило, дается очень кратко, ограничивается обычно типом водоема, грунтом и глубиной и не подтверждена статистически (Vinarski, Kantor, 2016; Бабушкин, 2020; Groh et al., 2020; Saito et al., 2022). Отчасти это объясняется тем, что *Sphaeriidae* — одна из самых сложных для определения групп макрозообентоса, ее филогения и таксономия до настоящего времени не полностью устоялись, под вопросом и число существующих видов (Falkner et al., 2001; Glöer, 2002; Korniushev, 2007; De Jong et al., 2014; Vinarski, Kantor, 2016; Graf, Cummings, 2019; Lee, 2019). Молекулярно-филогенетических

исследований до настоящего времени недостаточно, и их результаты часто противоречат экологическим и анатомическим данным (Корнюшин, 2002; Clewing et al., 2013; Bößneck et al., 2016; Vinarsky, Kantor, 2016; Vespalaya et al., 2017).

Реки бассейна Онежского озера в гидробиологическом отношении относительно хорошо изучены (Хренников, 1978; Кухарев, 1984; Рябинкин и др., 2000; Барышев, 2022 и др.). Однако идентификацию моллюсков сем. Sphaeriidae проводили в лучшем случае до рода, и данные о фауне этой группы в реках бассейна Онежского озера до настоящего времени отсутствуют.

Водосбор Онежского озера расположен на восточной границе Фенноскандии. Для этой территории характерно неглубокое залегание кристаллических горных пород и тонкий слой четвертичных отложений, ландшафты молодые, поймы рек слабо разработаны (Гросвальд, 2009). Климат суровый, вегетационный период относительно короткий, территории свойственно избыточное увлажнение. Гидрологический режим отличается четко выраженными фазами уровня воды, преобладанием талых и дождевых вод в питании рек (Озера..., 2013). Воды отличаются низкой минерализацией, высокой окисляемостью и цветностью (Лозовик и др., 2006). Гидрографическая сеть представлена множеством проточных озер, соединенных речными участками.

Водосбор Онежского озера отличается развитой гидрографической сетью, насчитывающей >6.5 тыс. рек и 9.5 тыс. озер (Онежское..., 2010). Суммарная площадь водоемов достигает 3.5 тыс. км², озерность бассейна >6.5%. Характерны сложные озерно-речные системы со ступенчатым профилем, в которых водотоки чередуются с водоемами. В этих условиях многие участки рек находятся под влиянием выноса из озер взвешенного вещества, фито- и зоопланктона и отличаются обилием макрозообентоса и высокой долей фильтраторов (Turner et al., 2016; Four et al., 2019; Takahashi et al., 2022 и др.).

Моллюски сем. Sphaeriidae относятся к фильтраторам и сестонофагам. В связи с этим можно ожидать, что высокая озерность водосборов рек бассейна Онежского озера оказывает влияние на их обилие и видовой состав. Однако в литературе отсутствуют данные по этому вопросу. К настоящему времени установлено, что на территории Фенноскандии обитает ≥35 видов моллюсков сем. Sphaeriidae (Limnofauna ..., 1978; Яковлев, 2005; Фролов, 2009, 2011; Барышев, 2023). Для водоемов и водотоков Республики Карелии отмечено ≥28 видов (Фролов, 2011; Чертопруд, Палатов, 2013; Барышев, 2017, 2023). Тем не менее, данных о вкладе Sphaeriidae в обилие донных сообществ недостаточно. Большая часть сведений о видовом составе относится к озерам. Биотопическое рас-

пределение видов этого семейства в реках Северо-Запада России описано неконкретно, а для рек бассейна Онежского озера данные отсутствуют.

Цель работы — определить вклад моллюсков сем. Sphaeriidae в формирование обилия макрозообентоса и выявить особенности экологической приуроченности видов в реках с высокой озерностью речных водосборов (на примере водотоков бассейна Онежского озера). Для этого были поставлены следующие задачи: установить видовой состав моллюсков сем. Sphaeriidae в макрозообентосе рек; определить обилие этих организмов и их вклад в численность, биомассу, а также метаболизм донных сообществ; выявить закономерности распределения видов этого семейства по биотопам и в градиенте факторов среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для выявления роли моллюсков сем. Sphaeriidae в донных сообществах проанализировали данные по их количественным показателям (суммарным для группы) из 438 проб, собранных на 110 станциях в 57 реках бассейна Онежского озера с 1999 по 2021 гг. в летний сезон. Определение видов моллюсков сем. Sphaeriidae было выполнено для части этих сборов (2009–2020 гг.) — 51 станции из 33 водотоков северного, западного и восточного берегов Онежского озера (в скобках указано число станций): Айттойоки (1), Большая Уя (1), Вама (1), Водла (1), Вотто (1), Каменный ручей (1), Коровья (1), Косморекка (1), Кумса (1), Лепручей (1), Лижма (5), Лососинка (2), Мегра (1), Мягрека (1), Нива (3), Оксельма (1), протока между оз. Космозером и Онежским (1), Окунья тоня (1), Орзегга (1), Падма (1), Петролампи (1), Пяля (1), ручей без названия (западный Кивач) (1), Суна (9), Сяпся (1), Тамбица (1), Терез (1), Торосозерка (2), Уница (2), Чална (1), Чебинка (1), Шуя (3), Яндома (1).

На каменистых порогах и перекатах материал (332 количественные пробы) собирали при помощи рамки площадью 0.04 м². Плесы с мягкими (илистыми) грунтами (106 проб) облавливали дночерпателем ДАК-250 (по 2 подъема на пробу) или гидробиологическим ситом с захватом 0.04 м² (при глубине <0.3 м). Использовали газ с размером ячеек ~300 мкм. В большинстве случаев на порогах отбирали по три пробы на станцию, на плесах — по две. При камеральной обработке определяли таксономический состав организмов в пробе, их численность и биомассу. Представителей сем. Sphaeriidae (без разделения на виды) подсчитывали и взвешивали с точностью 0.1 мг в каждой из 438 проб. На 51 станции (сборы 2009–2020 гг.) количество и массу представителей сем. Sphaeriidae определяли для каждого вида.

На каждой станции отбора проб регистрировали ширину водотока, глубину и скорость течения, размер преобладающей фракции в грунте, обилие детрита (табл. 1). Цветность определяли визуальным по пятибальной шкале. Данные по расходу воды, расстоянию от озера и площадям водосборов взяты из работ (Ресурсы..., 1972; Республика..., 2001).

Для анализа распределения моллюсков между различными местообитаниями обследованные станции объединяли в группы (биотопы) по типу субстрата. Биотоп каменистых порогов и перекаатов формируется преимущественно на участках с быстрым течением (>0.2 м/с), преобладающий грунт — валун и галька, глубина чаще небольшая, до 0.45 м. Биотоп песчаных перекаатов встречается преимущественно при скорости течения от 0.03 до 0.31 м/с, глубина обычно ≤ 1.5 м. Биотоп мягких (илистых) грунтов отмечен на участках с низкими скоростями течения, обычно до 0.1 м/с, в составе грунта преобладают ил и глина, часто наблюдается повышенное накопление детрита. Глубины разные, в том числе и >2 м.

При видовом определении моллюсков сем. Sphaeriidae руководствовались тем, что дробная система более универсальна по сравнению с системой, в которой используется малое число видов, поскольку список видов первой можно конвертировать во вторую, а обратное действие затруднительно (Винарский, Андреева, 2007). Использовали определительные ключи как внешней, так и внутренней морфологии, сочетая сравнительный метод, описание формы раковин, строение зубного аппарата, а также изучение мягкого тела (Старобогатов, 1977; Кривошеина, 1978; Старобогатов, Корнюшин, 1989; Анистратенко, Старобогатов, 1990; Долгин, Корнюшин, 1994; Корнюшин, 1996). При исследовании мягкого тела моллюсков учитывали следующие признаки: строение края мантии (степень срастания, высо-

та и расположение пучков внутренней и внешней мантийной мускулатуры), форма и строение органов выделительной системы — нефридиев, а также жаберного аппарата (ктенидиев), где особое внимание уделяли положению наружной полужабры по отношению к внутренней (степени редукции). Названия видов приведены в соответствии с каталогом (Vinarski, Kantor, 2016). Экологическая и биогеографическая характеристики видов приведены в соответствии с работами (Корнюшин, 1996; Лешко, 1998; Kantor et al., 2010; Vinarski, Kantor, 2016; Беспалая, 2022).

Вклад моллюсков сем. Sphaeriidae в суммарный метаболизм донных сообществ определяли по формуле:

$$Q = kN^{0.25}B^{0.75} \text{ (Palatov, Chertoprud, 2018),}$$

где Q — уровень метаболизма, мл O_2/m^2 ; N — численность вида, экз./ m^2 ; B — биомасса, г/ m^2 ; k — специфический для каждой группы коэффициент, отражающий интенсивность обмена (для ракообразных — 0.133, брюхоногих моллюсков — 0.126, двустворчатых моллюсков — 0.057, плоских и кольчатых червей — 0.115, личинок насекомых кроме хирономид — 0.106, личинок хирономид — 0.079); 0.25 и 0.75 — коэффициенты экспоненциального уравнения, описывающего связь между интенсивностью обмена и размером гидробионтов (Алимов, 1979).

Для определения статистической значимости различий между обилием видов в выделенных биотопах применены пермутационный тест ANOSIM с вычислением общей статистики R и многомерный непараметрический дисперсионный анализ PERMANOVA. Для установления видов, ассоциированных с этими биотопами, был выбран анализ индикаторных видов IndVal (Indicator Value). При определении отношения видов к факторам среды использовали неметрическое многомерное

Таблица 1. Характеристика параметров среды на станциях отбора проб

Параметр среды	Среднее	Медиана (min–max)
Расстояние от озера, км	26.8 ± 1.85	7.0 (0.01–*)
Площадь водосбора водотока, км ²	1069 ± 104.5	300 (4–10020)
Ширина водотока, м	23.3 ± 1.23	18.0 (0.4–150.0)
Расход воды, м/с	9.8 ± 1.07	3.0 (0.004–120.0)
Глубина, м	0.45 ± 0.030	0.30 (0.05–5.00)
Скорость течения, м/с	0.31 ± 0.01	0.30 (0.005–1.30)
Размер преобладающей фракции грунта, см	5.55 ± 0.204	5.52 (0.01–20)
Цветность воды, баллы	3.0 ± 0.16	3 (1–5)
Количество детрита, баллы	2.0 ± 0.06	2.0 (0–5)

Примечание. * — при отсутствии озер выше станции по течению для расчетов использовали значение “100”. После знака “±” приведена ошибка средней.

шкалирование (NMDS) на основе численности особей; в расчетах учитывали только виды, встречающиеся на четырех и более станциях. Для анализов ANOSIM, PERMANOVA, IndVal и NMDS выбрано расстояние Брея–Кертиса, учитывающее как численность особей, так и их наличие/отсутствие (Сушко, 2021).

Статистические расчеты проведены с использованием пакета PAST 4.09.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В составе сообществ донных беспозвоночных рек бассейна Онежского озера выявлено 26 видов, относящихся к сем. Sphaeriidae (всего в макрозообентосе обследованных станций зарегистрировано 275 видов и таксонов надвидового уровня). Наиболее разнообразно представлен род *Euglesa* (21 вид, 81% всей фауны моллюсков этого семейства). Биогеографическую структуру фауны Sphaeriidae в исследованном регионе определяют европейско-сибирские компоненты (17 видов, 65% всего списка). Видов североевразийского распространения выявлено 4, европейского — 3, палеарктического — 2.

Виды европейско-сибирского распространения: *E. (Cyclocalyx) obtusale* (Lamarck, 1818), *E. (C.) scholtzii* (Clessin, 1873), *E. (Euglesa) ponderosa* (Stelfox, 1918), *E. (E.) rivularis* (Clessin, 1874), *E. (Henslowiana) henslowana* (Leach in Sheppard, 1823), *E. (H.) polonica* Anistratenko et Starobogatov, 1990 [1991], *E. (H.) suecica* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. (Hiberneuglesa) normalis* (Stelfox, 1929), *E. (H.) parvula* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. (H.) portentosa* (Stelfox in Ellis, 1940), *E. (Pseudeupera) subtruncata* (Malm, 1855), *E. (Pulchelleuglesa) acuticostata* Starobogatov et Korniuschin, 1989, *E. (Roseana) globularis* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. (Tetragonocyclas) baudoniana* (de Cessac, 1855), *Musculium (Musculium) lacustre* (O.F. Müller, 1774),

Pisidium (Pisidium) amnicum (O.F. Müller, 1774), *Sphaerium (Sphaerium) levinodis* Westerlund, 1876. Видов североевразийского распространения: *Euglesa (Cyclocalyx) lapponica* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. (Henslowiana) liljeborgii* (Clessin in Esmark et Hoyer, 1886), *E. (Hiberneuglesa) bodamica* Starobogatov et Korniuschin, 1989, *Sphaerium (Sphaerium) westerlundi* Clessin in Westerlund, 1873. Виды европейского распространения: *Euglesa (Euglesa) curta* (Clessin, 1874), *E. (Pseudeupera) turgida* (Clessin in Westerlund, 1873), *Pisidium (Europisidium) tenuilineatum* Stelfox, 1918. Виды палеарктического распространения: *Euglesa (Cingulipisidium) nitida* (Jenyns, 1832), *E. (Tetragonocyclas) milium* (Held, 1836).

Наибольшей встречаемостью по станциям отличаются *Sphaerium (Sphaerium) westerlundi* (45.1%), *Euglesa (Cingulipisidium) nitida* (41.2%), *E. (Hiberneuglesa) normalis* (33.3%) и *E. (Henslowiana) henslowana* (31.4%). Эти виды могут образовывать достаточно плотные поселения до 500–1100 экз./м². Только на одной из станций были обнаружены: *E. (Cyclocalyx) obtusale*, *E. (C.) scholtzii*, *E. (Henslowiana) suecica*, *E. (Hiberneuglesa) parvula*, *E. (Roseana) globularis*, *Musculium (Musculium) lacustre*, *Pisidium (Europisidium) tenuilineatum*, *Sphaerium (Sphaerium) levinodis*. Эти виды были представлены одной–пятью особями на обследованную площадь.

Обилие макрозообентоса в реках бассейна Онежского озера по численности в среднем составляет 6208 ± 597 экз./м², медиана — 3175 экз./м², по биомассе — среднее 22.8 ± 2.56 г/м², медиана — 7.93 г/м². По численности преобладают личинки ручейников и хирономид, по биомассе — личинки ручейников. Моллюски сем. Sphaeriidae были выявлены в 275 из 438 проб, на 119 из обследованных 158 станций; их встречаемость по пробам была 62.8%. Количественные характеристики обилия моллюсков сем. Sphaeriidae в реках бассейна Онежского озера приведены в табл. 2.

Таблица 2. Количественные характеристики (среднее и медиана) обилия представителей сем. Sphaeriidae в речных биотопах и их доли (среднее) в суммарных показателях макрозообентоса по численности, биомассе и метаболизму (реки бассейна Онежского озера, 1999–2021 гг.)

Параметр	Биотопы			
	КПП	ПП	МГ	По всем станциям
Численность средняя, экз./м ²	373 ± 78.4	183 ± 35.4	198 ± 42.0	320 ± 56.0
Численность медианная, экз./м ²	50	50	40	50
Биомасса средняя, г/м ²	4.2 ± 1.09	1.9 ± 0.73	1.3 ± 0.38	3.5 ± 0.78
Биомасса медианная, г/м ²	0.06	0.10	0.14	0.08
Доля по численности, %	5.3 ± 0.30	8.2 ± 1.03	10.2 ± 1.26	6.4 ± 0.31
Доля по биомассе, %	8.2 ± 0.47	13.7 ± 1.73	18.5 ± 2.28	10.6 ± 0.50
Доля по метаболизму, %	5.0 ± 0.61	8.9 ± 2.00	12.1 ± 2.09	6.6 ± 0.62
Встречаемость в пробах, %	61.5	69.8	62.1	62.8
Число проб, n	309	63	66	438

Примечание. После знака “±” приведена ошибка средней; здесь и в табл. 4–6, КПП — биотоп каменистых порогов и перекаатов, ПП — биотоп песчаных перекаатов, МГ — биотоп мягких (илистых) грунтов.

Численность и биомасса представителей сем. Sphaeriidae значительно выше на участках с каменистыми грунтами (пороги и каменистые перекаты). Наибольшие доли в макрозообентосе по биомассе выявлены в илистом грунте плесов (биомасса в среднем 18.5% всего сообщества).

Обилие моллюсков сем. Sphaeriidae в градиенте факторов окружающей среды. С использованием корреляционного анализа показано, что численность, биомасса и доля в донных сообществах моллюсков сем. Sphaeriidae статистически значимо зависят от учтенных параметров окружающей среды. Получены относительно низкие значения коэффициентов корреляции, однако во многих случаях они статистически значимы (табл. 3). При помощи многомерного дисперсионного анализа PERMANOVA показано, что влияние указанных параметров на показатели обилия моллюсков статистически значимо.

Обилие моллюсков сем. Sphaeriidae статистически значимо выше на участках истоков из озер, в крупных водотоках и на участках со значительными скоростями течения и каменистыми суб-

стратами. Однако вклад представителей этой группы в суммарный метаболизм донных сообществ выше на плесовых участках, отличающихся замедленным течением и мягкими грунтами.

Различия обилия видов по биотопам. Сравнение обилия видов представителей сем. Sphaeriidae между выделенными биотопами каменистых порогов и перекатов, песчаных перекатов и мягких грунтов показало, что статистически значимо выделяется состав моллюсков каменистых порогов и перекатов, в то время, как сообщества песчаных и мягких грунтов близки между собой по этому признаку (табл. 4).

При помощи теста на индикаторную значимость (IndVal) выявлено 7 видов, которые статистически значимо ассоциированы с отдельными биотопами (табл. 5).

Таким образом, для четырех видов доказана приуроченность к биотопам каменистых порогов и перекатов, для двух — к мягким грунтам, и только одного — к песчаным. На каменистых порогах и перекатах наибольшая численность выявлена у *Sphaerium (Sphaerium) westerlundii* — до 1100 экз./м²;

Таблица 3. Значения коэффициента корреляции обилия моллюсков сем. Sphaeriidae с факторами среды и результаты многомерного дисперсионного анализа PERMANOVA

Параметр среды	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N%</i>	<i>B%</i>	<i>R%</i>	<i>F</i> / <i>p</i>
Расстояние от озера	−0.36	−0.48	−0.17	−0.15	−0.07	25.3 / <0.001
Площадь водосбора	0.26	0.35	0.23	0.21	0.16	14.8 / <0.001
Ширина водотока	0.18	0.22	0.12	0.09	0.04	7.4 / <0.001
Расход воды	0.27	0.36	0.16	0.12	0.06	11.9 / <0.001
Глубина	−0.08	−0.04	0.09	0.05	0.06	11.7 / <0.001
Скорость течения	0.39	0.39	−0.02	−0.08	−0.16	18.2 / <0.001
Размер преобладающей фракции грунта	0.29	0.26	−0.05	−0.07	−0.12	19.1 / <0.001
Количество детрита	−0.08	−0.10	0.03	0.04	0.03	3.3 / <0.001
Цветность	−0.10	−0.26	−0.04	−0.08	−0.02	4.2 / <0.001

Примечание. Приведены коэффициенты корреляции по Спирмену (*N* — численность, *B* — биомасса, *N%* — доля по численности в бентосе, *B%* — доля по биомассе в бентосе, *R%* — доля по метаболизму в бентосе); результаты многомерного дисперсионного анализа PERMANOVA (*F* — критерий Фишера, *p* — уровень статистической значимости); жирным шрифтом выделены значения, для которых *p* < 0.05, т. е. указывающие на статистически значимую связь.

Таблица 4. Результаты тестов ANOSIM и PERMANOVA при сравнении обилия видов моллюсков сем. Sphaeriidae биотопов каменистых порогов и перекатов, песчаных перекатов и мягких грунтов водотоков бассейна Онежского озера (расстояние Брея–Кертиса)

Биотопы	ANOSIM (<i>R</i>)		PERMANOVA (<i>F</i>)	
	ПП	КПП	ПП	КПП
МГ	0.02	0.24	0.80	3.25
ПП	—	0.38	—	3.63

Примечание. *R* — общая статистика теста ANOSIM; *F* — критерий Фишера; жирным шрифтом выделены значения при *p* < 0.005.

в среднем 126.7 экз./м². Вид *Pisidium (Pisidium) amnicum*, приуроченный к песчаным перекатам, не достигает там высокого обилия — лишь 20 экз./м² при 3.6 экз./м² в среднем. В биотопах мягких грунтов преобладает *Euglesa (Pulchelleuglesa) acuticostata*, ее численность на отдельных станциях до 1300 экз./м² при среднем значении 97.3 экз./м² (табл. 6).

Распределение обилия видов в градиенте параметров окружающей среды. В результате расчета непараметрического шкалирования (NMDS) определены две ведущие оси ординации. Коэффициент стресса Краскела (*S*) — 0.311, эта характеристика представляет собой меру расхождений между исходной и моделируемой матрицами расстояний. Коэффициент детерминации (*r*²) для оси 1 — 0.272; для оси 2 — 0.143. Эта величина соответствует доле дисперсии зависимой переменной, которую объясняет рассматриваемая модель. Коэффициенты корреляции осей ординации с условиями окружающей среды даны в табл. 7.

Проведенный анализ позволяет проследить взаимные связи между факторами, влияющими

на видовой состав моллюсков сем. Sphaeriidae. Первая ось отражает комплекс факторов, который оказывает наибольшее влияние. В состав этого комплекса входят, во-первых, размерные характеристики водотока (площадь водосбора, ширина русла и расход воды, связанные естественным образом); во-вторых, скорость течения на станции и размер преобладающей фракции грунта. Для классического профиля реки естественно расположение порожистых участков в верхнем течении, плесов — в нижнем. Однако особенность рек бассейна Онежского озера (как и всей Восточной Фенноскандии) заключается в том, что пороги с быстрым течением и твердыми грунтами могут находиться и в верхнем течении, и в нижнем. По этой причине вдоль первой оси ординации уменьшение размеров водотоков совпадает по направлению с замедлением течения и уменьшением размера преобладающей фракции грунта. В-третьих, вода с высокой цветностью отмечена в первую очередь в малых водотоках, что, вероятно, связано с болотным питанием многих рек. Вторая ось отражает влияние параметров

Таблица 5. Индикаторная значимость видов моллюсков сем. Sphaeriidae в трех биотопах рек бассейна Онежского озера по результатам теста IndVal

Вид	Биотоп, к которому вид приурочен	Индекс IndVal, %	Уровень значимости (<i>p</i>)
<i>Euglesa (Cingulipisidium) nitida</i>	КПП	37.0	0.005
<i>E. (Henslowiana) henslowana</i>	КПП	30.8	0.036
<i>E. (H.) lilljeborgii</i>	КПП	19.4	0.022
<i>E. (Pseudeupera) subtruncata</i>	МГ	33.6	0.011
<i>E. (Pulchelleuglesa) acuticostata</i>	МГ	30.8	0.005
<i>Pisidium (Pisidium) amnicum</i>	ПП	19.2	0.028
<i>Sphaerium (Sphaerium) westerlundi</i>	КПП	55.7	0.001

Примечание. Приведены виды, для которых выявлена статистически значимая приуроченность к одному из типов местобитаний (*p* < 0.05).

Таблица 6. Встречаемость (%) и средняя численность (экз./м²) видов моллюсков сем. Sphaeriidae в трех биотопах рек бассейна Онежского озера (для которых доказана приуроченность к биотопам)

Вид	Биотопы			
	КПП	ПП	МГ	по всем станциям
<i>Euglesa (Cingulipisidium) nitida</i>	61.9 (62.4)	20.0 (16.4)	33.3 (40)	41.2 (42)
<i>E. (Henslowiana) henslowana</i>	42.9 (75.2)	13.3 (5.7)	33.3 (12.7)	31.4 (36.3)
<i>E. (H.) lilljeborgii</i>	23.8 (11.4)	0.0 (0.0)	13.3 (1.3)	13.7 (5.1)
<i>E. (Pseudeupera) subtruncata</i>	4.8 (2.9)	26.7 (30)	53.3 (56.7)	25.5 (26.1)
<i>E. (Pulchelleuglesa) acuticostata</i>	0 (0)	6.7 (2.1)	33.3 (97.3)	11.8 (29.2)
<i>Pisidium (Pisidium) amnicum</i>	0 (0)	20.0 (3.6)	13.3 (1.3)	9.8 (1.4)
<i>Sphaerium (Sphaerium) westerlundi</i>	76.2 (126.7)	6.7 (4.3)	40.0 (25.3)	45.1 (60.8)

Примечание. В скобках дана средняя численность.

Таблица 7. Коэффициенты корреляции по Спирмену между параметрами окружающей среды и расчетными осями ординации

Параметр	Ось 1		Ось 2	
	<i>rs</i>	<i>p</i>	<i>rs</i>	<i>p</i>
Расстояние от озера	0.29	0.045	-0.19	0.209
Площадь водосбора водотока	-0.44	0.002	-0.09	0.553
Ширина водотока	-0.46	0.001	-0.11	0.469
Расход воды	-0.50	<0.001	0.02	0.875
Глубина	-0.18	0.228	-0.03	0.856
Скорость течения	-0.47	0.001	0.36	0.013
Размер преобладающей фракции грунта	-0.45	0.001	0.38	0.008
Цветность	0.55	<0.001	-0.22	0.132
Обилие детрита в грунте	0.15	0.318	-0.09	0.539

Примечание. *rs* — коэффициент корреляции по Спирмену; *p* — уровень статистической значимости; жирным шрифтом выделены значения, для которых корреляция статистически значима при $p < 0.05$.

биотопа в ином аспекте и с меньшей интенсивностью (низкий коэффициент детерминации). Изменение комплекса факторов вдоль ведущей оси ординации — от небольших водотоков с медленным течением и высокой цветностью воды к крупным рекам с быстрым течением, озерами на водосборе и относительно прозрачной водой можно считать основным “направлением”, вдоль которого изменяется видовой состав моллюсков сем. Sphaeriidae.

Для численности 8 видов моллюсков (из 11, встреченных на ≥ 4 станциях и учтенных в анализе) удалось выявить статистически значимую корреляционную связь с найденными осями ординации (табл. 8). На этой основе можно сделать заключение об их экологической приуроченности.

Виды *Euglesa* (*Euglesa*) *curta*, *E. (E.) ponderosa*, *E. (Hiberneuglesa) normalis*, *E. (Pseudeupera) subtruncata*, *E. (Pulchelleuglesa) acuticostata*, обилие которых положительно (и статистически значимо) коррелирует с первой осью ординации, проявляют приуроченность к малым лесным водотокам с высокой цветностью воды и медленным течением. Вид *Sphaerium* (*Sphaerium*) *westerlundi*, для которого показана отрицательная корреляция с первой осью, чаще и в большем количестве встречен на порогах и перекатах крупных водотоков в зонах влияния озер.

Расположение видов моллюсков сем. Sphaeriidae в пространстве осей ординации, позволяющее визуальное оценить их отношение к условиям среды, представлено на рис. 1. На ор-

Таблица 8. Коэффициенты корреляции по Спирмену между обилием моллюсков и расчетными осями ординации

Вид	Ось 1		Ось 2	
	<i>rs</i>	<i>p</i>	<i>rs</i>	<i>p</i>
<i>Euglesa</i> (<i>Cingulipisidium</i>) <i>nitida</i>	-0.116	0.436	0.385	0.007
<i>E. (Euglesa) curta</i>	0.344	0.018	0.114	0.447
<i>E. (E.) ponderosa</i>	0.359	0.013	-0.489	<0.001
<i>E. (Henslowiana) henslowana</i>	-0.199	0.180	-0.247	0.093
<i>E. (H.) lilljeborgii</i>	-0.024	0.875	0.211	0.154
<i>E. (Hiberneuglesa) normalis</i>	0.288	0.049	0.553	<0.001
<i>E. (Pseudeupera) subtruncata</i>	0.614	<0.001	-0.215	0.147
<i>E. (Pulchelleuglesa) acuticostata</i>	0.461	0.001	0.155	0.299
<i>E. (Tetragonocyclus) baudoniana</i>	0.236	0.110	0.189	0.203
<i>Pisidium</i> (<i>Pisidium</i>) <i>amicum</i>	-0.028	0.854	-0.520	<0.001
<i>Sphaerium</i> (<i>Sphaerium</i>) <i>westerlundi</i>	-0.758	<0.001	0.387	0.007

Примечание. *rs* — коэффициент корреляции по Спирмену; *p* — уровень статистической значимости; жирным шрифтом выделены значения, для которых корреляция статистически значима при $p < 0.05$.

динационной диаграмме в правой части (вдоль первой оси) расположились виды, приуроченные к малым лесным водотокам, в левой — “предпочитающие” крупные реки и участки ниже проточных озер.

Данные о приуроченности моллюсков, полученные с помощью непараметрического шкалирования NMDS (табл. 8) и теста на индикаторную значимость IndVal (табл. 5), различаются. На наш взгляд, расположение видов в пространстве осей ординации позволяет точнее (с учетом большего количества факторов) описать их предпочтения, нежели распределение по условно выделенным биотопам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Видовой состав. Выявленные в ходе работы 26 видов моллюсков, относящихся к сем. Sphaeriidae, вероятно, неполный список фауны этой группы для водных объектов бассейна Онежского озера (нами обследованы только реки). Однако указанный состав вполне соответствует имеющимся в литературе данным о фауне этого семейства в исследованном регионе. Так, для водных объектов всех типов на территории Восточной Фенноскандии зарегистрировано обитание ≥ 28 видов моллюсков сем. Sphaeriidae (Яковлев, 2005; Фролов, 2011; Чертопруд, Палатов, 2013; Барышев, 2023). По сравнению с другими регионами, выявленный

нами видовой состав относительно беден. Так, для рек и озер Российского Северо-Запада обнаружено 65 видов моллюсков этого семейства, для Северо-Востока — 34 (Шихова, 2004; Беспалая, 2007; Фролов, 2009, 2010, 2011; Овчанкова и др., 2015). Фауна Sphaeriidae восточной части России еще богаче, там выявлено 124 вида для Западной Сибири, 55 видов для Средней Сибири и 69 видов для Восточной Сибири (Бабушкин, 2020). Ранее нами было показано, что реофильная фауна Восточной Фенноскандии бедна по сравнению с другими регионами (Барышев, 2017). Возможно, это связано с относительно недавним (8–14 тыс. лет назад) отступлением ледника и малым сроком формирования фауны (Гросвальд, 2009).

Для всей Восточной Фенноскандии в макрозообентосе водотоков ранее нами было зарегистрировано 289 видов беспозвоночных, большая часть которых, по-видимому, обитает и в реках бассейна Онежского озера (Барышев, 2023). Выявленные в этом исследовании 26 видов Sphaeriidae представляют $\sim 9\%$ фауны речного макрозообентоса региона.

Биогеографическая структура. Преобладание европейско-сибирских видов отмечали ранее и для других таксономических групп макрозообентоса в реках Восточной Фенноскандии (Яковлев, 2005; Барышев, 2017). По современным представлениям, отступление ледника 8–14 тыс. лет назад шло в северо-западном направлении (Гросвальд,

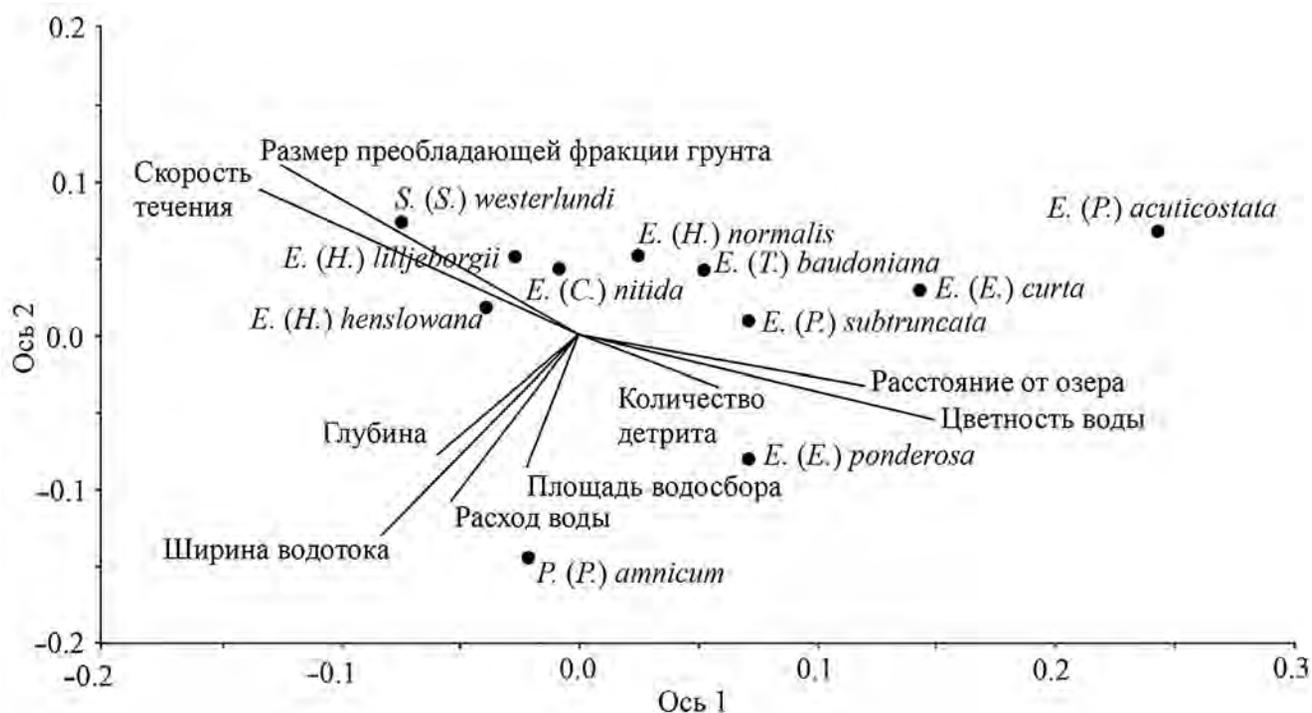


Рис. 1. Диаграмма расположения видов (экологических предпочтений) моллюсков сем. Sphaeriidae в пространстве осей ординации.

2009). При этом формирующиеся пресноводные объекты заселяли теплолюбивые элементы европейской фауны и холодолубивые элементы сибирской фауны (Овчанкова и др., 2015). В целом, в фауне Sphaeriidae Северо-Запада Европейской части России четко прослеживается тенденция увеличения доли европейско-сибирских видов (за счет уменьшения североевразийских и североевропейских) с севера на юг (Фролов, 2011). Поэтому выявленное нами доминирование европейско-сибирских видов Sphaeriidae (68%) в водотоках бассейна Онежского озера вполне соответствует литературным данным.

Роль моллюсков сем. Sphaeriidae в составе донных сообществ. Ранее было установлено, что вклад двустворчатых моллюсков в суммарный метаболизм реофильных сообществ обычно не высок, редко превышает 2% и лишь в отдельных случаях >5%, и это с учетом крупноразмерных групп Unionidae и Cyrenidae (Чертопруд, Палатов, 2020). Полученные нами для Sphaeriidae значения 5.0–12.0% (табл. 2) указывают на весомый вклад представителей этой группы в функционирование водных сообществ рек в условиях разветвленных озерно-речных систем. Выявленные различия суммарного обилия представителей Sphaeriidae между биотопами (табл. 2), вероятно, связаны с общими закономерностями формирования донных сообществ. Так, для рек разных регионов показано, что обилие макрозообентоса порогов может кратно превышать таковое плесов (Townsend et al., 2003; Яковлев, 2005; Johnson et al., 2007). Вместе с тем, снижение обилия двустворчатых моллюсков на плесах в сравнении с порогами выражено не так сильно, как других таксономических групп. По этой причине их вклад в обилие и метаболизм донных сообществ на мягких грунтах возрастает.

Влияние скорости течения и связанных с ней характеристик грунта, определяющих численность представителей Sphaeriidae (табл. 3) — частный случай известной закономерности, отмеченной для многих таксонов в реках разных регионов. Обращает внимание сильная зависимость численности и биомассы Sphaeriidae от расстояния между изучаемым участком реки и озером. Известно, что важным фактором формирования сообществ реофильных беспозвоночных в реках является сестон. Значимым источником сестона служат озера, из которых в вытекающие реки в большом количестве выносятся взвешенные органико-минеральные частицы, фито- и зоопланктон. Разветвленные озерно-речные системы Восточной Фенноскандии отличаются большим количеством таких участков, многие реки протекают через каскады озер. Эта ценная в кормовом отношении органика потребляется организмами макрозообентоса и в истоках из водоемов формируются особые сообщества с большой биомас-

сой и преобладанием фильтрующих форм (Turner et al., 2016; Four et al., 2019; Takahashi et al., 2022 и др.). Представители Sphaeriidae как фильтраторы и сестонофаги способны улавливать и потреблять этот пищевой ресурс (Four et al., 2019). Ранее нами на примере рек бассейнов Онежского озера, Белого и Баренцева морей было показано, что обилие макрозообентоса в истоках из озер превышает “фоновые” значения до 100 раз, в основном за счет фильтраторов (Барышев, 2023). Соответственно, можно предположить, что наблюдаемая относительно высокая доля моллюсков сем. Sphaeriidae в макрозообентосе рек с высокой озерностью водосборов формируется как следствие обильного выноса планктона и взвешенных частиц из озер в реки.

Распределение видов по биотопам и в градиенте факторов среды. При формировании видового состава моллюсков сем. Sphaeriidae имеют значение как факторы, связанные с размером водотока, так и локальные особенности отдельных участков реки (табл. 7). Известно, что по мере увеличения реки обычно наблюдается закономерная смена условия обитания гидробионтов (Vannote et al., 1980). В то же время, скорость течения и особенности грунта, как и расстояние от озера — локальные факторы, относительно случайно расположенные в русле (особенно в условиях сложных озерно-речных систем Восточной Фенноскандии). Общие закономерности их влияния описаны в ряде концепций (Townsend, 1989; Thorp et al., 2006).

Цветность воды обычно не рассматривают как фактор, влияющий на структуру речного макрозообентоса (Townsend et al., 2003; Jiang et al., 2021). Однако наше исследование выявило достаточно сильную связь этого показателя с видовым составом Sphaeriidae (табл. 7). Установлено, что состав гуминовых веществ, придающих цветность воде, достаточно сложен (Фомина, 2011). Хотя к настоящему времени убедительных данных о питании моллюсков сем. Sphaeriidae гумусом не получено, их сложный состав и органическая природа позволяют предположить такую возможность. Не исключено, что высокая цветность воды лишь отражает особенности биотопа, поскольку она особенно характерна для малых спокойных водотоков заболоченных территорий (Лозовик и др., 2006).

Имеющиеся данные об экологической приуроченности отдельных видов Sphaeriidae сформулированы общими фразами и неконкретны (Корнюшин, 1996; Vinarski, Kantor, 2016; Беспалая, 2022). Из 10 видов, для которых в нашем исследовании получены статистически значимые результаты биотопической приуроченности (табл. 5, 8), 7 видов, согласно литературным данным, характеризуются очень широкими экологическими

диапазонами (различающимися по вышеуказанным источникам). По современному каталогу (Vinarski, Kantor, 2016), только 3 из них строго приурочены к озерам. Это *Euglesa (Euglesa) curta*, *E. (Henslowiana) lilljeborgii* и *E. (Pulchelleuglesa) acuticostata*. Обитание *Euglesa (Euglesa) curta* в ручьях Мурманской обл. было зафиксировано ранее (Фролов, 2012). Полученные нами данные о регулярном присутствии этих трех видов в макрозообентосе рек дополняют сведения об их экологии. Для 4 видов из наших сборов показана статистически значимая приуроченность к каменистым грунтам порогов и перекаатов, это *Euglesa (Cingulipisidium) nitida*, *E. (Henslowiana) henslowana*, *E. (H.) lilljeborgii* и *Sphaerium (Sphaerium) westerlundii*. В литературе указанные виды характеризуются преимущественно как обитатели мягких грунтов озер, медленно текущих рек и пойменных водоемов (Корнюшин, 1996; Vinarski, Kantor, 2016; Беспалая, 2022).

Остается открытым вопрос о причине выявленных различий в экологических диапазонах видов Sphaeriidae между нашими и литературными данными. Безусловно, экология отдельных видов этого таксона пока изучена не полностью. По этой причине полученные в ходе этой работы результаты дополняют и уточняют имеющиеся сведения. Однако часть выявленных закономерностей, по-видимому, — следствие высокой озерности водосборов рек бассейна Онежского озера и большой роли лимнического сестона в формировании состава и обилия сообществ донных беспозвоночных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В реках бассейна Онежского озера выявлен относительно бедный видовой состав двустворчатых моллюсков сем. Sphaeriidae — 26 видов или ~9% фауны реофильного макрозообентоса региона. Его основу составляют европейско-сибирскими компонентами. Вклад видов этого семейства в функционирование водных сообществ рек в условиях разветвленных озерно-речных систем (бассейна Онежского озера) весьма велик ($6.4 \pm 0.31\%$ по численности, 10.6 ± 0.50 по биомассе, 6.6 ± 0.62 по метаболизму) и превышает значения, обычные для рек с малым количеством озер на территории водосбора. Доказано, что озера в составе озерно-речной системы оказывают влияние на численность и биомассу представителей Sphaeriidae, по-видимому, из-за поступающих в реку взвешенных веществ и планктона. Для 4 видов — *Euglesa (Cingulipisidium) nitida*, *E. (Henslowiana) henslowana*, *E. (H.) lilljeborgii* и *Sphaerium (Sphaerium)* — впервые показана приуроченность к каменистым грунтам порогов и перекаатов рек. Установлено, что в реках бассейна Онежского озера видовой состав представителей

Sphaeriidae в наибольшей степени изменяется в “направлении” от небольших водотоков с медленным течением и высокой цветностью воды к крупным рекам с быстрым течением и относительно прозрачной водой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Карельского научного центра РАН по теме FMEN-2022-0007 и государственного задания Мурманского морского биологического института РАН (FMEE-2022-0001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1979. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 5.
- Анистратенко В.В., Старобогатов Я.И. 1990. Двустворчатые моллюски (Mollusca, Bivalvia) бассейна Среднего Днепра // Новости фаунистики и систематики. Киев: Ин-т зоологии НАН УССР. С. 14.
- Бабушкин Е.С. 2020. Состояние изученности Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia, Venerida) Сибири и перспективы дальнейших исследований // Тр. Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. № 89(92). С. 26.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10003>
- Барышев И.А. 2017. Таксономический состав и трофическая структура бентофауны пороговых участков рек Республики Карелия и Мурманской области // Биология внутр. вод. № 4. С. 50.
<https://doi.org/10.7868/S0320965217040064>
- Барышев И.А. 2022. Особенности состава, обилия и трофической структуры сообществ макрозообентоса в реках сельговых ландшафтов северного побережья Онежского озера // Биология внутр. вод. № 5. С. 533.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222050035>
- Барышев И.А. 2023. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Беспалая Ю.В. 2007. Экология моллюсков в условиях островных и континентальных водоемов северной тайги на западе Русской равнины: Дис. ... канд. биол. наук. Архангельск. 150 с.
- Беспалая Ю.В. 2022. Видовое разнообразие, филогенетика и жизненные циклы пресноводных моллюсков в западной части российской Арктики: Дис. ... докт. биол. наук. Архангельск. 418 с.
- Винарский М.В., Андреева С.И. 2007. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 130.

- Воробьева Л.В., Решетов И.С., Азовский А.И. и др. 2020. Закономерности распределения макрозообентоса в некоторых реках европейской части России и сопредельных территорий // Зоол. журн. Т. 99. № 8. С. 843. <https://doi.org/10.31857/S0044513420030149>.
- Гросвальд М.Г. 2009. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания. М.: Наука.
- Долгин В.Н., Корнюшин А.В. 1994. Обзор видов подрода *Euglesa* (*Cyclocalyx*) Северной Евразии // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 12. С. 9.
- Корнюшин А.В. 1996. Двустворчатые моллюски надсемейства *Pisidioidea* Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. Киев: Ин-т зоологии НАНУ.
- Корнюшин А.В. 2002. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // *Vestn. Zool.* Т. 36. Вып. 1. С. 9.
- Кривошеина Л.В. 1978. Мелкие двустворчатые моллюски семейства *Pisidiidae* (подсемейства *Euglesinae*) бассейна Верхнего Иртыша // Зоол. журн. № 57. Вып. 10. С. 1489.
- Кухарев В.И. 1984. Зообентос, как индикатор антропогенной нагрузки на водотоки бассейна реки Шуи // Элементы экосистемы Онежского озера и его бассейна. Петрозаводск: Карельск. науч. центр АН СССР. С. 34.
- Лешко Ю.В. 1998. Фауна Европейского северо-востока России. Т. 5. Ч. 1. СПб.: Наука.
- Лозовик П.А., Шкиперова О.Ф., Зобков М.Б., Платонов А.В. 2006. Геохимические особенности поверхностных вод Карелии и их классификация по химическим показателям // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 9. С. 130.
- Овчанкова Н.Б., Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. 2015. Фауна и зоогеографическая характеристика моллюсков надсемейства *Pisidioidea* севера и востока Европейской России // *Вестн. Удмуртск. ун-та.* Т. 25. Вып. 2. С. 126.
- Озера Карелии. 2013. Справочник. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Онежское озеро. Атлас. 2010. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН.
- Республика Карелия: атлас. 2001. СПб.: ВТУ ГШ. 1
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Ч. 1. 1972. Л.: Гидрометеиздат.
- Рябинкин А.В., Кухарев В.И., Полякова Т.Н. 2000. Макрозообентос. Флора и фауна водных экосистем. Заонежский полуостров // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья (операт.-информ. материалы). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 184.
- Старобогатов Я.И. 1977. Класс двустворчатые моллюски *Bivalvia* // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат. С. 123.
- Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В. 1989. О составе подрода *Hiberneuglesa* рода *Euglesa* (*Bivalvia*, *Pisidioidea*, *Euglesidae*) в фауне СССР (с описанием нового вида подрода *Pulchelleuglesa*) // Зоол. журнал. № 68. Вып. 10. С. 13.
- Сушко Г.Г. 2021. Методы сравнительного анализа видового состава насекомых различных местообитаний с использованием программной среды R // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. № 2. С. 21. <https://doi.org/10.46646/2521-683X/2021-2-21-28>
- Фомина В.Ф. 2011. Состав водного гумуса реки вычегды в створе водозабора г. Сыктывкара // Водоснабжение и санитарная техника. № 8. С. 42.
- Фролов А.А. 2009. Двустворчатые моллюски надсемейства *Pisidioidea* (*Bivalvia*, *Lamellibranchia*) малых водоемов севера Мурманской области // *Вестн. Южного науч. центра.* Т. 5. № 4. С. 71.
- Фролов А.А. 2011. Фауна, распространение и экология моллюсков надсемейства *Pisidioidea* различных водных объектов северо-запада России: Дис. ... канд. биол. наук. Борок. 288 с.
- Фролов А.А. 2012. Особенности биологии *Euglesa curta* (Clessin, 1874) (*Bivalvia*, *Pisidioidea*) в водоемах Мурманской области // *Наук. зап. ГНПУ им. В. Гнатюка. Сер: Биология.* № 2 (51). С. 287.
- Фролов А.А., Любин П.А. 2003. Фауна и количественное распределение двустворчатых моллюсков надсемейства *Pisidioidea* Обской и Тазовской губ // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН. С. 195.
- Хренников В.В. 1978. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука. С. 41.
- Чертопруд М.В., Палатов Д.М. 2013. Реофильные сообщества макрозообентоса юго-западной части Кольского полуострова // *Биология внутр. вод.* № 4. С. 34. <https://doi.org/10.7868/S0320965213040050>
- Чертопруд М.В., Палатов Д.М. 2020. Распространение и роль моллюсков в сообществах континентальных вод Евразии: обзор // Тр. Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 89(92). С. 15. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10002>
- Шихова Т.Г. 2004. Фауна моллюсков бассейна реки Вятки и Вятско-Двинской водораздельной области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 27 с.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука.
- Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты. Части 1 и 2. 161 с. и 145 с.
- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al. 2015. Occurrence of a *Sphaerium* species (*Bivalvia*: *Sphaeriidae*) of Nearctic origin in European arctic Russia (Vaigach island) indicates an ancient exchange between freshwater faunas across the arctic // *Polar Biol.* V. 38. № 9. С. 1545. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1656-5>

- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al.* 2017. Two *Pisidium* species inhabit freshwater lakes of Novaya Zemlya Archipelago: the first molecular evidence // *Polar Biol.* V. 40. P. 2119. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2119-y>
- Bößneck U., Clewing C., Albrecht C.* 2016. Exploring high-mountain limnic faunas: discovery of a novel endemic bivalve species (Sphaeriidae: *Pisidium*) in the Nepal Himalayas // *Invertebr. Syst.* V. 30. P. 588. <https://doi.org/10.1071/IS15043>
- Carvalho F.R., Strickland B.A., Kinard S.K. et al.* 2022. Structure and functional composition of macroinvertebrate communities in coastal plain streams across a precipitation gradient // *Freshwater Biol.* V. 67. Iss. 10. P. 1725. <https://doi.org/10.1111/fwb.13968>
- Clewing C., Bössneck U., Oheimb P.V., Albrecht C.* 2013. Molecular phylogeny and biogeography of a high mountain bivalve fauna: the Sphaeriidae of the Tibetan Plateau // *Malacologia.* V. 56. P. 231. <https://dx.doi.org/10.4002/040.056.0213>
- Coulson S.J., Avila-Jimenez M.L., Carlsson A.M. et al.* 2014. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea; Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya // *Soil Biol. Biochem.* V. 68. P. 440. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.006>
- De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V. et al.* 2014. Fauna Europaea — all European animal species on the web. *Biodiversity Data J.* 2: e4034. <https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034>
- Falkner G., Bank R.A., von Proschwitz T.* 2001. Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of the states of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I) // *Heldia.* V. 4. P. 1.
- Four B., Thomas M., Danger M. et al.* 2019. Using stable isotope approach to quantify pond dam impacts on isotopic niches and assimilation of resources by invertebrates in temporary streams: a case study // *Hydrobiologia.* № 834. P. 163. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3920-0>
- Glöer P.* 2002. Die Süßwassergastropoden Nordund Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks.
- Graf D.L., Cummings K.S.* 2019. The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves), updated 05.12.2019. Available from <http://www.mussel-project.net>
- Gray B.R., Haro J.R., Rogala J.T., Sauer J.S.* 2005. Modelling habitat associations with fingernail clam (Family: Sphaeriidae) counts at multiple spatial scales using hierarchical count models // *Freshwater Biol.* V. 50. Iss. 4. P. 715. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01350.x>
- Groh K., Bössneck U., Clewing C. et al.* 2020. A new pill clam from an unusual habitat: the interstitial *Pisidium interstitialis* n. sp. (Bivalvia: Sphaeriidae) from southwestern and central Germany // *J. Molluscan Stud.* T. 86. № 2. C. 104. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyz036>
- Jiang C., Xiong L., Xu C.Y., Yan L.* 2021. A river network-based hierarchical model for deriving flood frequency distributions and its application to the Upper Yangtze basin // *Water Res.* V. 57. Iss. 8. 21 p. <https://doi.org/10.1029/2020WR029374>
- Johnson R.K., Furse M.T., Hering D., Sandin L.* 2007. Ecological relationships between stream communities and spatial scale: implications for designing catchment level monitoring programmes // *Freshwater Biol.* V. 52. Iss. 5. P. 939. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01692.x>
- Kantor Yu.I., Vinarski M.V., Schileyko A.A., Sysoev A.V.* 2010. Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories. V. 2.3.1. <https://www.ruthenica.com/categorietr-8.html>
- Korniushin A.V.* 2007. Non-unionid freshwater bivalves (Sphaeriidae, Corbiculidae, Dreissenidae) of North American fauna // *Vestn. Zool.* V. 41. P. 13.
- Kubíková L., Ondrej S., Fricová K.* 2011. The occurrence of *Pisidium* species (Bivalvia: Sphaeriidae) in oligotrophic springs of the Blanice River catchment (Czech Republic) in relation to ecological conditions // *Biologia.* V. 66. Iss. 2. P. 299. <https://doi.org/10.2478/s11756-011-0012-7>
- Lee T.* 2019. Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820) // *Freshwater mollusks of the world. A distribution atlas.* Baltimore: Univ. Press. P. 197.
- Limnofauna Europaea.* 1978. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie/ Herausgegeben von Joachim Illies. Jena: Veb Gustav Fisher Verlag.
- Mykra H., Heino J., Muotka T.* 2007. Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation // *Global Ecol. Biogeogr.* V. 16. № 2. P. 149. <https://www.jstor.org/stable/4139435>. Accessed 13 Feb. 2023.
- Palatov D.M., Chertoprud M.V.* 2018. Macrozoobenthic communities of compact grounds in streams of eastern Black Sea region // *Russ. J. Ecol.* V. 49. № 1. P. 80. <https://doi.org/10.1134/S1067413618010125>
- Pietsch T.W., Bogatov V.V., Amaoka K. et al.* 2003. Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago // *J. Biogeogr.* V. 30. № 9. P. 1297.
- Saito T., Fujimoto K., Uchida S. et al.* 2022. Uncovering overlooked diversity using molecular phylogenetic approach: a case of Japanese sphaeriid clams (Bivalvia: Sphaeriidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 173. P. 107508. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107508>
- Sonsa R., Moralis P., Antunes C., Guelhermino L.* 2008. Factors Affecting *Pisidium amnicum* (Müller, 1774; Bivalvia: Sphaeriidae) Distribution in the River Mincho estuary: Consequences for its Conservation // *Estuaries and Coasts.* V. 31. P. 1198. <https://doi.org/10.1007/s12237-008-9090-3>
- Takahashi S., Takemon Y., Omura T., Watanabe K.* 2022. Spatially varying trophic effects of reservoir-derived plankton on stream macroinvertebrates among heterogeneous habitats within reaches // *Hydrobiologia.* № 849. P. 2503. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04866-0>

- Thorp J.H., Thoms M.C., Delong M.D.* 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time // *River Res. and Appl.* V. 22. P. 123. <https://doi.org/10.1002/rra.901>
- Townsend C.R.* 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. N. Am. Benthol. Soc.* V. 8. № 1. P. 36.
- Turner K.L., Matthews R.A., Rawhouser A.K.* 2016. Benthic Macroinvertebrate Assemblages in Kryal and Rhithral Lake Outlet Streams in the North Cascade Mountains // *Northwest Sci.* № 90. Iss. 2. P. 206. <https://doi.org/10.3955/046.090.0211>
- Townsend C.R., Doledec S., Norris R. et al.* 2003. The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction // *Freshwater Biol.* № 48. P. 768. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01043.x>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130.
- Vinarski M.V., Kantor Y.I.* 2016. Analytical Catalogue of Fresh and Brackish Water Molluscs of Russia and Adjacent Countries. M.: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.
- Vinarski M.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al.* 2021. Freshwater mollusca of the circumpolar Arctic: a review on their taxonomy, diversity and biogeography // *Hydrobiologia.* V. 848. P. 2891. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04270-6>

Peculiarities of the Species Composition, Abundance and Biotope Distribution of Mollusks Fam. Sphaeriidae in Rivers with a Many Lakes in the Catchment Area (by the Example of Water Courses of the Onega Lake Basin)

I. A. Baryshev^{1,*}, A. A. Frolov²

¹*Institute of Biology, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

²*Murmansk Marine Biological Institute, Kola Research Center of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia*

^{*}*e-mail: i_baryshev@mail.ru*

Using the example of the rivers of the Onega Lake basin, the species composition of mollusks of the Sphaeriidae family, their abundance, biomass, and contribution to benthic communities in rivers with many lakes in the catchment areas were analyzed. Patterns of spatial distribution of species across biotopes and gradients of environmental variables were traced. 26 species of mollusks of this family were identified, among them European-Siberian species predominate. Most of the species of mollusks of the family Sphaeriidae found by us have wide ecological ranges and are found in water bodies of various types. It was found that the contribution of Sphaeriidae to the species richness and functioning of aquatic communities in rivers in the conditions of branched lake-river systems (Lake Onega basin) exceeds the values usual for rivers with a small number of lakes in the catchment area. Using the ANOSIM and PERMANOVA methods, it was proved that the species composition of rocky rapids and riffles, sandy rifts and soft bottom soils is different. Using the IndVal test, seven species were shown to have a statistically significant association with one of these biotopes, and four of them, with rocky bottoms of river rapids and riffles. Using the NMDS method, it was shown that the greatest changes in the species composition of representatives of Sphaeriidae are observed when environmental conditions change from small streams with slow current and brown water to large rivers with fast current and clear water.

Keywords: macrozoobenthos, biotopes, pools, rapids, metabolism, *Euglesa*, *Pisidium*

СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОЦЕНОЗОВ ВОДОЕМОВ ЗООГЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ РАЗНОГО ТИПА НА ОСОБО ОХРАНЯЕМОЙ ПРИРОДНОЙ ТЕРРИТОРИИ

© 2024 г. А. Л. Сиротин^{а,*}, М. В. Сиротина^{а, б}

^аКостромской государственной университет, Кострома, Россия

^бГосударственный природный заповедник “Кологривский лес” им. М. Г. Синицына, Кологрив, Россия

*e-mail: lasirotin@gmail.com

Поступила в редакцию 13.01.2023 г.

После доработки 26.11.2023 г.

Принята к публикации 27.11.2023 г.

Исследованы особенности структуры зоопланктона бобровых прудов и протекания сукцессий в зоопланктоценозах на территории государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Синицына. Пруды разделяли на группы в соответствии с характером водотока, на котором они образованы, высотой поймы, длительностью существования. Сезонная сукцессия зоопланктона для всех типов прудов начинается с преобладания ювенильных *Sopercoda* весной. В летний период во вновь образующихся прудах и прудах на реках с высокой поймой наблюдается типичная зоогенная трансформация сообществ с развитием крупных *Cladocera*. В длительных существующих прудах на ручьях и реках с низкой поймой отмечены доминирование *Rotifera* и мелких *Cladocera*, характерное для антропогенного эвтрофирования, наиболее высокие средние значения численности и биомассы, индексов видового разнообразия и выравненности.

Ключевые слова: зоопланктон, бобровые пруды, малые реки, заповедник “Кологривский лес”, сукцессия

DOI: 10.31857/S0320965224030079, **EDN:** ZPNRLE

ВВЕДЕНИЕ

Организмы зоопланктона играют важную роль в функционировании водных экосистем как лентического, так и лотического типа. Формирование зоопланктоценозов и их основные структурные и функциональные признаки в водоемах и водотоках зависят от ряда абиотических и биотических факторов окружающей природной среды, а в ряде случаев немалое значение имеют и антропогенные факторы (Шурганова и др., 2014; Кулаков, 2018; Kuczyńska-Kirpen, 2020; Подшивалина, 2021). Абиотическими факторами, оказывающими влияние на сообщество зоопланктона, могут быть: скорость течения, температурный режим, химический состав вод и другие (Крылов, 2007; Крылов и др., 2010; Czerniawski, Pilecka-Rapacz, 2011; Kolarova, Napiórkowski, 2022; Ould Rouis et al., 2022). Среди биотических факторов среды важное значение для развития зоопланктоценозов в водотоках имеет деятельность обыкновенного (речного) бобра (*Castor fiber* L., 1758) (Крылов, Завьялов, 1998; Крылов, 2002, 2005, 2008, 2012; Завьялов и др., 2005; Крылов и др., 2016; Czerniawski et al., 2017; Сиротина, 2019; Grudzinski et al., 2022). Это связано с формированием непро-

точных или малопроточных водоемов, где, как правило, отмечают более высокие значения температуры воды, повышенное содержание органических веществ вследствие трофической деятельности бобров и выделения веществ с экскретами и экскрементами, также там более успешно развиваются организмы фитопланктона.

В настоящее время большинство водотоков Костромской обл. подвержено деятельности обыкновенного бобра, в результате чего на протяжении русел рек и ручьев формируется множество водоемов зоогенного происхождения. Бобры — признанные экосистемные инженеры, в местах своего обитания они могут изменять ландшафты, способствовать затоплению значительных территорий, влиять на ход сукцессий фитоценозов, оказывать действие на состав и количественные показатели беспозвоночных и позвоночных животных (Зайцев и др., 2018; Ситникова и др., 2022; Grudzinski et al., 2022). В связи с значительным влиянием деятельности бобра на биоценозы важно и актуально изучать ее последствия, в том числе на особо охраняемых природных территориях.

Сообщества зоопланктона водотоков и водоемов находятся в динамическом состоянии

и претерпевают изменения, связанные как со случайными, так и с закономерными факторами. Среди закономерных находятся сезонные факторы и изменения, связанные с динамикой сообществ в ряду лет. Сукцессионные процессы более ярко отражаются в лентических сообществах. Здесь наряду с сезонной сменой организмов и их количественных характеристик можно наблюдать изменения, происходящие за длительные отрезки времени (годы, десятки лет), связанные со старением водоемов и протеканием там процессов естественного или антропогенного эвтрофирования. В лотических системах протекание длительных сукцессий наблюдать сложнее, поскольку там с током воды часто уносятся факторы, которые запускают сукцессии в стоячих водах. Однако зоогенное зарегулирование рек накладывает значительный отпечаток на протекание сукцессий в зоопланктоценозах (Крылов, 2002, 2005, 2008, 2012; Крылов и др., 2016; Сиротина, 2019).

Цель настоящей работы — исследовать структуру сообщества зоопланктона в водоемах зоогенного происхождения разного типа на территории государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Государственный природный заповедник “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына был образован в 2006 г. на площади в 59 000 га, располагается в северо-восточной части Русской равнины на территории Костромской обл., в подзонах европейской средней и южной тайги. В октябре 2020 г. заповедник получил статус биосферного резервата. В составе заповедника находятся два кластера — Кологривский и Мантуровский, включающие земли пяти районов Костромской обл. Исследуемая территория входит в Унженско-Камский округ подзоны южной тайги востока Русской равнины. На Кологривском участке располагаются коренные липово-пихтово-еловые леса, березово-осиновые леса с активным возобновлением пихты и ели, небольшое количество болот, фрагменты пойменных лугов в долинах рек. Территория Мантуровского кластера заповедника преимущественно покрыта сосновыми лесами, тем не менее относится к зоне летне-зеленых лесов, т.к. здесь встречаются дуб, орешник, клен, вяз, а в травянистом ярусе присутствует комплекс европейского дубравного широколиственного леса (Хорошев и др., 2013).

Исследования проводили на территории заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына в рамках многолетнего мониторинга гидробиоценозов малых рек. Изучали реки Понга, Кисть (средне малые), Сеха, Лондушка, Кастова, Иванчиха, Вонюх (самые малые), Нелка, Сивеж, Юр-

манга, Хмелевка (очень малые), Черная, Талица, Прянга (незначительные) (Рохмистров, Наумов, 1984). На каждой реке рассматривали зоогенные водоемы — бобровые пруды. Исследован 41 пруд на территории Кологривского кластера и 18 прудов на территории Мантуровского кластера заповедника (рис. 1). В каждом пруду в среднем отбирали по шесть проб зоопланктона. Для сравнения количественных показателей зоопланктона также отбирали пробы на участках рек, не подверженных зоогенному воздействию.

Бобровые пруды подразделяли на группы: I — бобровые пруды на участках рек с высокой поймой (пруды руслового типа). Скорость течения реки здесь замедляется, но некоторое течение может присутствовать вследствие перелива воды через бобровую плотину или в результате просачивания ее через тело плотины, протечек вследствие повреждения плотины. Весенний паводок повреждает плотину, но пруд восстанавливается бобрами и функционирует в ряду лет; II — бобровые пруды на участках рек с низкой поймой, затапливается прилегающая территория с образованием крупных прудов. Здесь вода тоже может переливаться через плотину, но из-за большого разлива имеются значительные участки со стоячей водой; III — это многолетние бобровые пруды, образованные при перегораживании ручьев и имеющие, как правило, большую площадь (≥ 5 га), вода там обычно стоячая, часто развиваются заросли макрофитов; IV — нежилые бобровые пруды, которые имеют зоогенное происхождение и существуют длительный период времени в виде разливов рек или ручьев, оставлены бобрами; V — новые бобровые пруды, впервые образуются на реках и ручьях при постройке бобрами плотины, их изучали в год постройки плотины и образования пруда; VI — пруды с повторным заселением, в случаях, когда происходит повторное заселение бобрами зоогенного водоема, например, в случае гибели бобровой семьи и перемещения бобров на освободившуюся территорию из соседнего поселения.

Был также изучен каскад бобровых прудов вдоль насыпи бывшей узкоколейной железной дороги (58.82199° с.ш., 43.73437° в.д.; 58.82204° с.ш., 43.73421° в.д.; 58.82286° с.ш., 43.73442° в.д.; 58.83172° с.ш., 043.73525° в.д.), где основной пруд сформирован бобрами при перегораживании ручья в 2011 г., поселение существует до настоящего времени.

Пробы зоопланктона отбирали по окончании весеннего паводка и в летнюю межень с 2017 по 2022 гг., процеживая 50 л воды через планктонную сеть Джеди (размер ячеек 76 мкм). С 2017 по 2021 гг. отобрано 168 проб на прудах разного типа, в 2022 г. — 274 количественные и качественные пробы на прудах и 36 проб на участках рек,

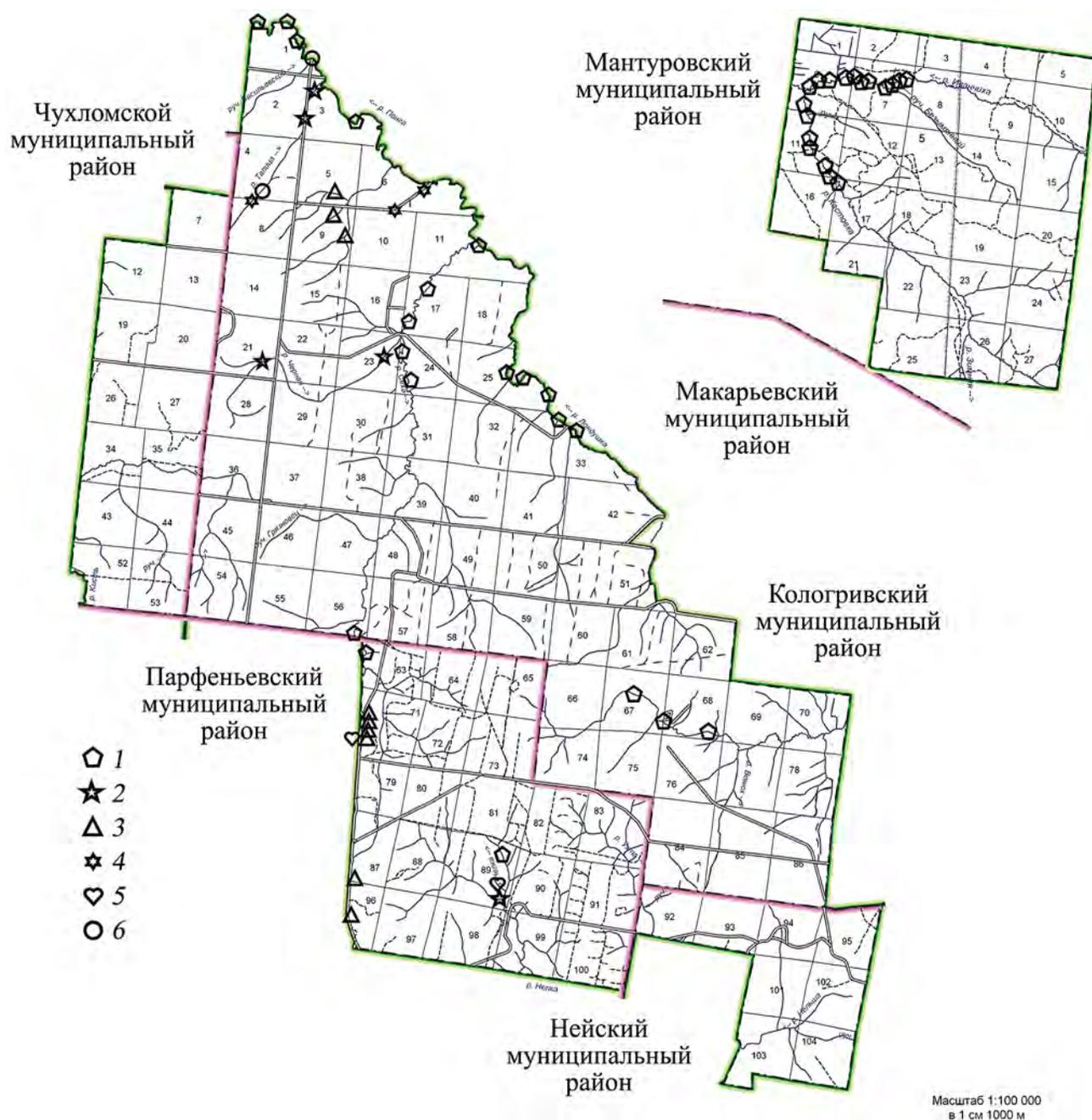


Рис. 1 Основные станции отбора проб зоопланктона на территории Кологривского кластера заповедника. 1 – бобровые пруды на участках рек с высокой поймой, 2 – бобровые пруды на участках с низкой поймой, 3 – многолетние бобровые пруды на ручьях, 4 – нижние бобровые пруды, 5 – новые бобровые пруды, 6 – повторное поселение.

не подверженных зоогенной деятельности. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, обработку проб проводили по общепринятым методикам (Салазкин и др., 1982) под бинокулярным микроскопом, определение видов – с помощью тринокулярного микроскопа Микромед 2 вар. 3–20 inf с цифровой камерой TourCam 3/1 MP. При идентификации видов использовали определители по пресноводным беспозвоночным

(Определитель..., 1995, 2010). Индивидуальную массу ракообразных и коловраток вычисляли на основе уравнений зависимости этого показателя от длины тела организма (Ruttner-Kolisko, 1976; Балушкина, Винберг, 1979). Видовую структуру сообществ зоопланктона оценивали с помощью индекса доминирования Палия–Ковнацки (D) (Шитиков и др., 2003). Частоту встречаемости вида (P_i , %) рассчитывали как отношение числа

проб, в которых был встречен вид, к общему числу проб, относительное обилие вида — как численность вида к общей численности видов в пробе. При значениях $D = 100-10$ вид считали доминантом, при $D = 10-1$ — субдоминантом. Значения индекса $1-0.1$ характеризовали адоминанты группы a , $0.1-0.01$ — адоминанты группы b . Для определения сходства видового состава использовали индекс Серенсена (K) (Sørensen, 1948; Шитиков и др., 2003), пробы классифицировали с помощью кластерного анализа методом одиночной связи. Видовое разнообразие оценивали с помощью информационного индекса Шеннона—Уивера (H_n), бит/экз. (Shannon, Weaver, 1963), выравненность — по индексу Пиелу (En) (от 0 до 1) (Pielou, 1966). Коэффициент сапробности (S) рассчитывали по методу Пантле—Букк в модификации Сладечека (Sládeček, 1973; Дзюбан, Кузнецова, 1981). В составе зоопланктона выделяли следующие экологические группы: 1 — свободноплавающие вертикаторы; 2 — плавающие и ползающие вертикаторы; 3 — тонкие фильтраторы; 4 — плавающие грубые фильтраторы; 5 — плавающие и прикрепляющиеся к субстрату или поверхности пленке воды первичные тонкие и грубые фильтраторы; 6 — плавающие первичные тонкие и грубые фильтраторы; 7 — плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги; 8 — ползающие, плавающие собиратели, эврифаги; 9 — плавающие активные хищники, эврифаги; 10 — плавающие хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса; 11 — плавающие активные хищники (Чуйков, 2000, 2018; Крылов, 2005; Кривенкова, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав зоопланктона исследованных бобровых прудов заповедника представлен 68 видами зоопланктеров, таксономические группы которых находятся в соотношении: ветвистоусые ракообразные — 28 видов (41%), веслоногие ракообразные — 14 (21%), коловратки — 26 (38%).

Наибольшее видовое богатство (22 вида) зоопланктона характерно для длительно существующих бобровых прудов, образовавшихся путем перегораживания плотинами русел ручьев со значительными разливами и подтоплением территории большой площади. Среди таксономических групп по видовому богатству здесь преобладали коловратки (52%). Среди доминант, выделенных на основе индекса доминирования Паляя—Ковнацки, отмечены ювенильные Соперода, в числе субдоминант — Rotifera (*Conochilus unicornis* Rousset, 1892, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832) и Cladocera (*Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), *Ceriodaphnia megops* Sars, 1862). Среди зоопланктеров, зарегистрированных для этих водоемов, наибольшее число видов относилось к свободноплавающим вертикаторам (26%)

и к плавающим и ползающим вертикаторам (22%) (рис. 2). Это связано с накоплением взвеси органического вещества, ежегодно поступающего аллогенно и формирующегося автогенно в длительно существующих бобровых прудах.

В русловых прудах на реках с высокой поймой среди таксономических групп преобладали Cladocera (67% выявленных видов). Доминировали Соперода ювенильных стадий, *Polyphemus pediculus* (L., 1761) и *Chydorus sphaericus*. К субдоминантам относились: *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776), *Euchlanis dilatata*, *E. lyra* Hyudson, 1886, *Daphnia longispina* O.F. Müller, 1785. Среди экологических групп зоопланктеров преобладали фильтраторы — 35% (12 тонких и 23% грубых фильтраторов) и плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги — 30% (рис. 2). Последние чаще всего встречались в бобровых прудах на реках с низкой поймой (рис. 2). Здесь среди таксономических групп зоопланктона в видовом богатстве преобладали ветвистоусые ракообразные (54%). При отсутствии явных доминантов субдоминантами были науплии и копеподиты веслоногих рачков, *Euchlanis incisa* Carlin, 1939, *Chydorus sphaericus*.

В видовом богатстве нежилых и повторно заселяющихся бобрами прудов плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги достигали 31 и 27% соответственно. В экологической структуре зоопланктоценозов плавающие и ползающие вертикаторы составляли 15% в нежилых и 27% в повторно заселяющихся прудах. При общем преобладании ветвистоусых ракообразных в таксономической структуре этих прудов здесь второе место по видовому богатству занимали коловратки. Доминантами нежилых и повторно заселяющихся бобрами прудов были веслоногие ювенильных стадий. Среди субдоминантов отмечены *C. sphaericus*, *Acroporus harpae* (Baird, 1834) и *Euchlanis dilatata*. В новых, сформированных в этом же году прудах, присутствовали свободноплавающие вертикаторы (21%), однако на долю фильтраторов (тонких и грубых) приходилось в сумме 39% видового богатства. Доминировали науплии и копеподиты веслоногих ракообразных, *Daphnia longispina* и *Conochilus unicornis*. Среди субдоминантов выделены *Eucyclops serrulatus* и *Ceriodaphnia megops*.

Согласно значениям индекса Серенсена, наиболее сходна фауна нежилых и повторно заселенных бобрами прудов (рис. 3). Видовой состав зоопланктона этих водоемов также сходен с фауной новых бобровых прудов. Возможно, во всех этих случаях идет формирование зоопланктонного сообщества в новых экологических условиях — либо при начале зоогенного влияния на гидробиоценоз, либо при затухании действия этого фактора.

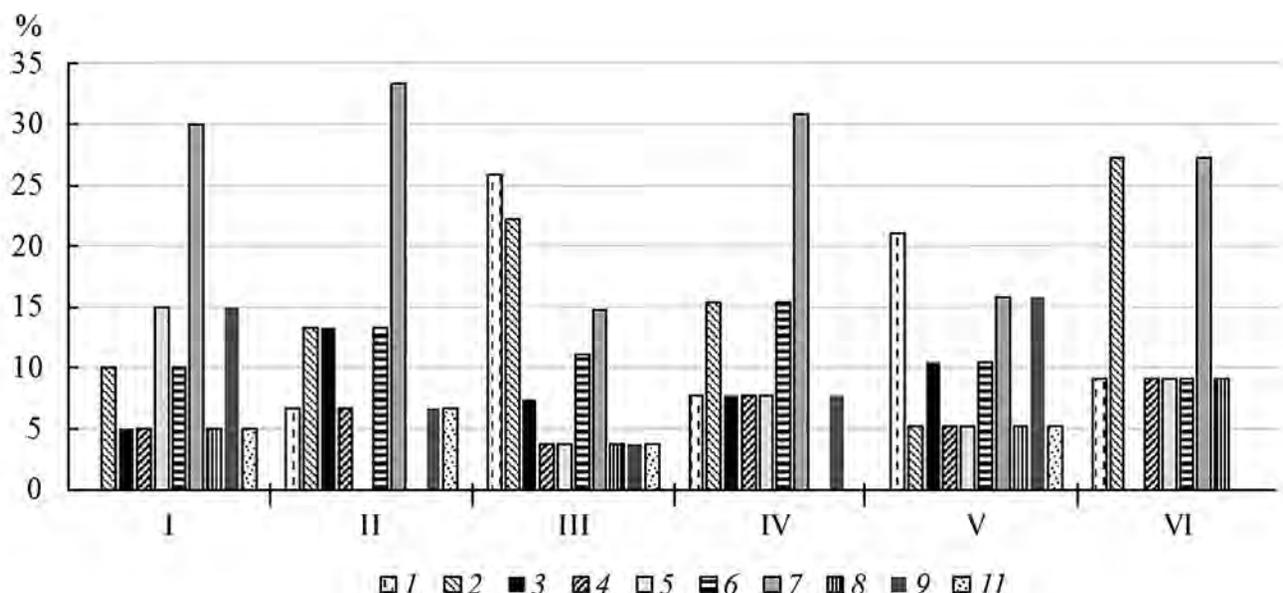


Рис. 2. Экологические группы зоопланктона бобровых прудов. 1 – свободноплавающие вертикаторы, 2 – плавающие и ползающие вертикаторы, 3 – тонкие фильтраторы, 4 – плавающие грубые фильтраторы, 5 – плавающие и прикрепляющиеся к субстрату, поверхностной пленке воды первичные, тонкие и грубые фильтраторы, 6 – плавающие первичные, тонкие и грубые фильтраторы, 7 – плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребаатели и детритофаги, 8 – ползающие, плавающие собиратели, эврифаги, 9 – плавающие активные хищники, эврифаги, 11 – плавающие активные хищники. *Группа 10 (плавающие хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса) не была найдена в исследуемых водоемах. Обозначения типов прудов здесь и на рис. 3: I – русловые пруды на реках с высокой поймой; II – пруды на реках с низкой поймой; III – многолетние пруды; IV – нежилые пруды; V – новые пруды; VI – пруды с повторным заселением.

Отдельный кластер представляют многолетние пруды на ручьях и пруды на реках с низкой поймой, которые формируются при длительном существовании значительных разливах и подтопления больших территорий. Наибольшие отличия в составе зоопланктоценозов отмечены для русловых прудов на реках с высокой поймой. Здесь специфичность условий связана как с накоплением аллохтонного и автохтонного веществ в бобровых прудах, так и с частичным промыванием этих прудов талыми водами в период половодья.

Самые высокие средние показатели численности и биомассы зоопланктона отмечены для существующих длительное время прудов на ручьях (табл. 1). Высокие значения количественных показателей здесь достигаются за счет *Serpeda* ювенильных стадий (25% общей численности), мелких форм ветвистоусых раков (43%) и коловраток (28%). Несколько менее обильны по количественным показателям зоопланктоценозы прудов на реках с низкой поймой, где также образуются обширные водоемы, существующие в ряду лет, и преобладают ювенильные *Serpeda* (58% общей численности), представители сем. *Chydoridae* (7%) и коловратки (15%). Зоопланктон прудов на реках с высокой поймой большей частью формируется крупными *Cladocera* (32% общей чис-

ленности): *Daphnia longispina* (16%) и *Polyphemus pediculus* (16%). Следует отметить, что показатели численности и биомассы зоопланктона нежилых прудов близки по значениям к таковым на участках рек, не подверженных деятельности бобров (табл. 1).

Самые высокие индексы видового разнообразия Шеннона и выравненности по Пиелу характерны для многолетних прудов на ручьях и прудов на реках с низкой поймой (табл. 1).

Наиболее высокие индексы сапробности отмечены для нежилых прудов и прудов, которые вновь заселялись бобрами, хотя весь спектр значений этого индекса в изученных прудах характеризует β-мезосапробные условия.

В течение ряда лет нами проводились наблюдения за поселением бобров, сформировавших каскад прудов вдоль насыпи бывшей узкоколейной железной дороги. Количественные и структурные показатели сообществ зоопланктона этих прудов значительно различались (табл. 1). Так, летом 2022 г. в старом пруду (пруд на ручье многолетний) биомасса почти не отличалась от таковой первого пруда, примыкающего к старому и отделенному от него плотиной с переливом, однако численность зоопланктонов в первом

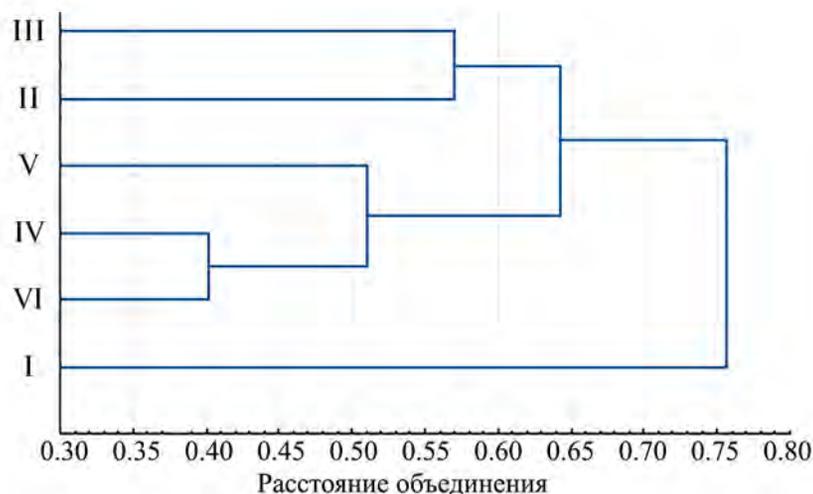


Рис. 3. Дендрограмма иерархической кластеризации видового состава зоопланктона разных бобровых прудов по индексу Серенсена.

Таблица 1. Количественные и структурные показатели зоопланктона бобровых прудов разных типов, каскада бобровых прудов и участков рек без зоогенной деятельности в июне 2022 г.

Водные объекты	N , тыс.экз./м ³	B , мг/м ³	Hn , бит/экз.	En	S
Бобровые пруды разных типов					
Русловые пруды с высокой поймой	22.0 ± 4.76	368.95 ± 67.90	1.61 ± 0.12	0.52 ± 0.03	1.76 ± 0.05
Пруды на реках с низкой поймой	65.20 ± 1.0	617.05 ± 5.02	2.64 ± 0.07	0.70 ± 0.03	1.76 ± 0.02
Пруды на ручьях многолетние	137.10 ± 27.60	990.20 ± 244.20	2.31 ± 0.15	0.76 ± 0.03	1.76 ± 0.03
Нежилые пруды	7.0 ± 0.27	26.31 ± 4.97	1.62 ± 0.06	0.63 ± 0.03	2.18 ± 0.03
Новые пруды	14.70 ± 0.99	285.20 ± 8.67	2.05 ± 0.24	0.63 ± 0.18	1.75 ± 0.02
Пруды с повторным заселением	29.0 ± 1.16	352.70 ± 26.0	2.23 ± 0.04	0.64 ± 0.01	2.04 ± 0.01
Каскад бобровых прудов					
Старый пруд	20.80 ± 3.60	273.70 ± 20.70	2.97 ± 0.12	0.78 ± 0.03	1.78 ± 0.06
Пруд 1	101.80 ± 17.0	297.60 ± 42.30	1.78 ± 0.02	0.69 ± 0.03	1.83 ± 0.03
Пруд 2	318.80 ± 46.0	2735.50 ± 444.80	2.57 ± 0.06	0.91 ± 0.02	1.64 ± 0.01
Пруд 3	34.60 ± 9.40	208.0 ± 124.40	1.86 ± 0.07	0.80 ± 0.05	1.80 ± 0.08
Новый пруд	18.30 ± 3.20	316.50 ± 29.30	2.30 ± 0.03	0.82 ± 0.15	1.78 ± 0.03
Участки рек без зоогенной деятельности					
Реки	6.86 ± 3.95	37.76 ± 22.05	1.43 ± 0.04	0.64 ± 0.04	1.73 ± 0.03

Даны среднее значение и его ошибка. N — численность зоопланктона, B — биомасса зоопланктона, Hn — индекс Шеннона, En — индекс Пиелу, S — индекс сапробности по Пантле–Букк.

пруду была выше в 4.9 раза (табл. 1). Зоопланктон старого пруда в 2022 г. был представлен большей частью веслоногими ракообразными — 48% по численности и 57% по биомассе, преобладали ювенильные *Sorperoda*. На втором месте по численности находились коловратки (30%), хотя их доля в биомассе была незначительной (2%). Среди представителей ветвистоусых отмечены

Chydorus sphaericus (2% общей численности и 1% биомассы), *Flavalona costata* Sars, 1862 (10% общей численности и 12.6% биомассы), *Biapertura affinis* Leydig, 1860 (4% общей численности и 5% биомассы), *Ceriodaphnia megops* (4% общей численности и 6% биомассы), *Daphnia longispina* (5% общей численности и 3% биомассы).

Основу биомассы пруда, следующего за основным (пруд 1), составляли науплии копепода (71% численности, 91% биомассы) и коловратки (26% численности) — *Euchlanis dilatata*, *Keratella irregularis* (Lauterborn, 1898), *Trichotria truncata* (Whitelegge, 1889), *Platytias quadricornis* (Ehrenberg, 1832).

Пруд 2 ограничивался с двух сторон бобровыми плотинами, его глубина была ~1 м, что позволяло лучше прогреться водной массе. Здесь отмечены самые высокие количественные показатели (табл. 1), большую часть которых приходилось на ветвистоусых раков — 64% по численности и 89% по биомассе. Наряду с крупными *Daphnia longispina* основу биомассы составляли мелкие представители родов *Ceriodaphnia* и *Chydorus* (24, 49 и 14% соответственно). Одновременно высокой по численности оставалась доля коловраток — 28%. По типу водообмена с соседними прудами второй пруд напоминал русловой, а его сообщество — пруды при зоогенном эвтрофировании (Крылов, 2005), о чем свидетельствовало развитие крупных первичных фильтраторов — *Daphnia longispina*. В пруду 3 отмечены невысокие количественные показатели зоопланктона, близкие к старому и первому пруду. Тем не менее, здесь по численности преобладали коловратки (54%), по биомассе — ветвистоусые раки (79%). Среди Cladocera дафнии были единичны, основную биомассу составляли представители родов *Ceriodaphnia* (65%) и *Chydorus* (13%). В 2022 г. на другой стороне насыпи сформировался новый пруд, и в весенний период здесь преобладали веслоногие ювенильных стадий (77% по численности и 75% по биомассе). Также в этот период отмечены представители ветвистоусых раков — *Daphnia longispina* и *Chydorus sphaericus*. В июне–июле среди экологических групп преобладали первичные фильтраторы (76% общей численности зоопланктона) и развивались плавающие активные хищники, эврифаги (16%), плавающие

и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги (3%) и вертикаторы (5%).

Если выделять экологические группы зоопланктона по типу питания, то в каскаде прудов от нового пруда к старому идет увеличение доли в видовом богатстве вертикаторов и сокращение доли первичных фильтраторов (рис. 4).

Самое высокое значение индекса Шеннона, которое характеризует олиготрофные условия развития сообщества, отмечено для старого пруда. Значения индекса Шеннона в первом и третьем прудах соответствуют эвтрофным условиям (Андроникова, 1996), второго и нового пруда — мезотрофным. Для рассматриваемых водоемов характерна высокая выравненность зоопланктона, о чем свидетельствует индекс Пиелу (табл. 1).

Количественные показатели долго существующих прудов в ряду лет могут изменяться. Так, в период наблюдений с 2017 по 2022 гг. численность зоопланктона старого пруда находилась в пределах от 20.8 до 1653.6 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.23 до 4.09 г/м³. Широкий диапазон значений связан с множеством факторов среды, но при этом среди таксономических групп по численности доминировали коловратки и веслоногие раки (24–85 и 1–30% соответственно). Веслоногие раки в начале лета в основном были представлены ювенильными особями, коловратки — видами *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832, *Euchlanis dilatata*, *Keratella irregularis*, *Trichotria truncata* и *Platytias quadricornis*. Хотя биомасса может различаться в ряду лет, но даже при высоких ее значениях она не формируется крупными дафниями, а существует за счет представителей родов *Ceriodaphnia*, *Chydorus* и других мелких форм.

Мониторинг экологических групп зоопланктона старого пруда в ряду лет показал в большинстве случаев преобладание по численности вертикаторов (группы 1 и 2) (табл. 2).

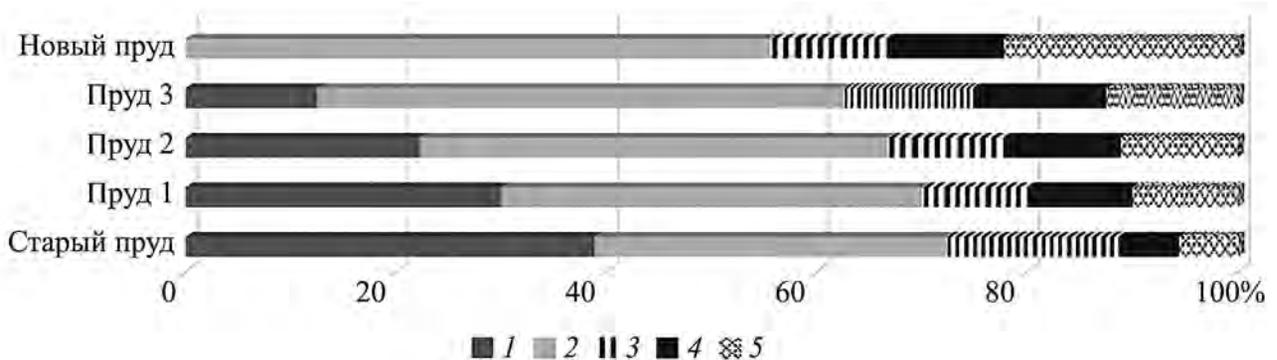


Рис. 4. Экологические группы зоопланктона каскада бобровых прудов в июне 2022 г. по типу питания. 1 — вертикаторы, 2 — первичные фильтраторы, 3 — вторичные фильтраторы, соскребатели, детритофаги, 4 — собиратели, эврифаги, 5 — хищники.

В 2019 и 2021 гг. значительного развития по численности достигали тонкие фильтраторы (группа 3), представленные науплиями *Soropoda*. По биомассе доминирующими группами в 2017 и 2022 гг. были ползающие, плавающие собиратели, эврифаги (группа 8), в 2018 и 2019 гг. — плавающие активные хищники, эврифаги (группа 9). В 2020 и 2021 гг. по биомассе преобладали плавающие первичные, тонкие и грубые фильтраторы (группа 6), но в большей степени в эту группу входили представители рода *Ceriodaphnia* — 33 и 10.3% общей численности в 2020 и 2021 гг. соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Протекание сукцессионных процессов в зоопланктоценозах малых рек и влияние на них зоогенного фактора описано в работе А.В. Крылова (2005). Классическая сезонная зоогенная сукцессия зоопланктона на зоогенно трансформированных участках рек идет от преобладания весной ювенильных веслоногих к развитию летом крупных ветвистоусых-фильтраторов и вертикаторов, питающихся в толще воды. Этот состав сообществ во многом сохраняется и в осенний период.

В целом, за период мониторинга зоогенных водоемов нами (Сиротина, 2019; Сиротин, Сиротина, 2022) во многих случаях отмечены те же тенденции, что и другими исследователями (Крылов, Завьялов, 1998; Крылов, 2002, 2005, 2008; Завьялов и др., 2005; Rosell et al., 2005; Крылов и др., 2016; Осипов и др., 2017; Czerniawski et al., 2017; Grudzinski et al., 2022), в частности, повышение биомассы и численности зоопланктона в зоогенно трансформированных водоемах по сравнению с участками, не подверженными деятельности бобра (Сиротина, 2019). Также выявлены изменения видового состава зоопланктона (доминирование крупных кладоцер), трофической структуры,

снижение видового разнообразия (Крылов, 2005). По мнению А.В. Крылова, бобровые пруды — это экотоны, для которых характерно поддержание системы на ранней или средней сукцессионной стадии, что сопровождается, кроме увеличения количественных показателей зоопланктона, повышением доли фильтраторов и вертикаторов, питающихся в толще воды. Кроме этого, в первый год увеличивается доля организмов, способных добывать пищу с субстрата (вторичных фильтраторов, фито-, детритофагов и эврифагов, вертикаторов). По мере старения прудов доля этих экологических групп снижается, их вытесняют крупные ветвистоусые — первичные фильтраторы. Это связано с тем, что частично взвешенное и оседающее на субстрате органическое вещество выедается фильтраторами (Крылов, 2005).

Эти закономерности отмечены нами для вновь формирующихся прудов и прудов руслового типа на участках рек с высокой поймой. Здесь весенний паводок повреждает плотину, но пруд восстанавливается бобрами и функционирует в ряду лет. Паводковые воды частично промывают эти участки русла, и система поддерживается на ранних стадиях сукцессии. В таких бобровых прудах развиваются крупные *Daphnia longispina* и *Polyphemus pediculus*.

Однако для прудов на ручьях и на реках с низкой поймой характерно наибольшее видовое богатство зоопланктона, преобладание коловраток и ветвистоусых раков среди таксономических групп. Кроме ювенильных особей *Soropoda*, обычных для всех прудов, в числе доминантов находятся коловратки и мелкие ветвистоусые. В многолетних прудах на ручьях среди экологических групп наиболее распространены вертикаторы, в прудах на реках с низкой поймой — плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги, что характерно для

Таблица 2. Доли (%) экологических групп в численности (*N*) и биомассе (*B*) зоопланктона старого пруда за период исследований

Группа	2017		2018		2019		2020		2021		2022	
	<i>N</i>	<i>B</i>										
1	39.64	7.22	65.72	32.81	22.09	15.20	84.75	29.34	22.92	0.25	0.05	0.01
2	8.11	4.98	0.26	0.53	2.08	0.83	—	—	4.06	0.03	23.07	1.42
3	15.31	6.07	—	—	33.22	17.79	12.92	21.90	38.54	0.48	11.54	0.23
4	16.75	11.61	15.78	18.82	20.07	18.73	0.86	2.59	10.44	6.17	17.31	16.13
5	—	—	—	—	—	—	—	—	2.83	27.04	0.96	16.35
6	0.91	5.59	0.14	1.34	0.69	5.80	0.38	35.63	5.27	33.19	8.65	7.47
7	—	—	0.26	0.59	0.73	1.75	0.09	0.57	1.62	0.43	12.50	15.54
8	2.92	40.29	—	—	0.35	4.43	—	—	1.22	9.64	1.97	24.12
9	15.45	11.52	17.84	45.91	20.42	22.16	0.11	0.78	12.30	21.62	23.95	18.73
II	0.91	12.72	—	—	0.35	13.31	0.89	9.19	0.80	1.15	—	—

Примечание. “—” — экологические группы отсутствовали.

участков водотоков при антропогенном эвтрофировании. Возможно, это связано с накоплением взвешенного и оседающего на дно органического вещества, количество которого повышается по мере старения пруда и не вымывается в условиях паводка.

Поскольку сообщество зоопланктона, формирующееся в значительных по площади разливах, меньше подвержено влиянию паводковых вод, промывающих бобровые пруды на реках с высоким руслом, здесь зафиксированы самые высокие значения индексов Шеннона и выравнинности Пиелу. Это, очевидно, связано с формированием более зрелых сообществ зоопланктонных организмов. В многолетнем ряду наблюдений за прудами на ручьях в летний период нами также отмечено преобладание по численности коловраток и веслоногих рачков, доминирование по численности среди экологических групп вертикаторов.

Бобры могут создавать сложные экологические комплексы — каскады прудов. При этом сообщества зоопланктона даже связанных между собой прудов могут значительно различаться по своим характеристикам и находиться на разных стадиях зоогенной сукцессии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бобровые пруды являются своеобразными рефугиумами, в которых более интенсивно развивается зоопланктон по сравнению с незарегулированными участками. В прудах разного типа формируются различающиеся по структуре и количественным характеристикам сообщества зоопланктона, наблюдаются особенности протекания сезонных и многолетних сукцессий. Во вновь формирующихся бобровых прудах и в русловых прудах с высокой поймой выявлена характерная при зоогенном эвтрофировании трансформация сообществ с развитием крупных ветвистоусых рачков. В многолетних прудах на ручьях и реках с низкой поймой развиваются мелкие ветвистоусые и коловраточный планктон, что обычно наблюдается при антропогенном эвтрофировании. Крупный разлив, существующий длительное время, уменьшает влияние зоогенного фактора и здесь происходит трансформация сообществ, сходная с процессами антропогенного эвтрофирования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проводилось на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.

Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. 1981. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону. Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоздат. С. 117.

Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А. и др. 2005. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука.

Зайцев В.А., Сиротина М.В., Мурадова Л.В., Ситникова О.Н. 2018. Бобры заповедника “Кологривский лес” // Бобры в заповедниках европейской части России. Великие Луки: ООО “Великолукская типография”. С. 125.

Кривенкова И.Ф. 2018. Значение фитофильного зоопланктона для экосистемы озера Кенон // Уч. записки ЗабГУ. Т. 13. № 1. С. 60.

Крылов А.В. 2002. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. Т. 33. № 5. С. 350.

Крылов А. В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука.

Крылов А.В. 2007. Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во науч. изданий КМК.

Крылов А.В. 2008. Влияние жизнедеятельности бобров на зоопланктон предгорной реки (Монголия). Биология внутр. вод. № 1. С. 78.

Крылов А.В. 2012. Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). М.: Тов-во науч. изданий КМК.

Крылов А.В., Завьялов Н.А. 1998. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber* L.) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюл. Москов. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 103. С. 3.

Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И. и др. 2010. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. № 1. С. 65.

<https://doi.org/10.1134/S1995082910010086>

Крылов А.В., Чалова И.В., Шевченко Н.С. и др. 2016. Экспериментальные исследования влияния продуктов жизнедеятельности бобров (*Castor fiber* L.) на формирование структуры зоопланктона (на примере развития двух разноразмерных видов ветвистоусых ракообразных // Сиб. экол. журн. № 4. С. 600.

Кулаков Д.В. 2018. Сезонные и межгодовые изменения зоопланктона реки Неман // Принципы экологии. № 2. С. 87.

<https://doi.org/10.15393/jl.art.2018.7582>

- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России Т. 1. 2010. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий 2. 1995. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Осипов В.В., Башинский И.В., Подшивалина В.Н. 2017. О влиянии деятельности речного бобра — *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) на биоразнообразии экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволжский экол. журн. № 1. С. 69. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-69-83>
- Подшивалина В.Н. 2021. Особенности распределения зоопланктона в зоне притоков водохранилищ средней Волги // Биология внутр. вод. № 5. С. 472. <https://doi.org/10.31857/S0320965221050156>
- Рохмистров В.Л., Наумов С.С. 1984. Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья. Географические аспекты рационального природопользования в Верхневолжском Нечерноземье: Межвузовский сб. науч. трудов. Ярославль: Ярослав. гос. пед. ин-т им. К.Д. Ушинского. С. 53.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. 1982. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ.
- Сиротин А.Л., Сиротина М.В. 2022. Структура зоопланктона разных биотопов малых рек Кологривского кластера заповедника “Кологривский лес” // Трансформация экосистем. № 5(4). С. 112. <https://doi.org/10.23859/estr-220311>
- Сиротина М.В. 2019. Изменения структуры сообществ зоопланктона бобровых прудов под воздействием зоогенного фактора // Всерос. науч.-практ. журн. “Вода. Химия и экология”. № 7–9. С. 72.
- Ситникова О.Н., Сиротина М.В., Мурадова Л.В. 2022. Зоогенная сукцессия фитоценозов на Кологривском кластере Государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына”. Экология родного края: проблемы и пути их решения: Матер. XVII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Кн. 2. Киров: ВятГУ.
- Хорошев А.В., Немчинова А.В., Авданин В.О. 2013. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области. Кострома: “Костромской гос. ун-т”.
- Чуйков Ю.С. 2000. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Чуйков Ю.С. 2018. Трофическая структура сообществ зоопланктона: история и некоторые итоги изучения // Астрахан. вестн. экологического образования. № 3(45). С. 175.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы современной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Шурганова Г.В., Макеев И.С., Кудрин И.А. и др. 2014. Современное состояние зоопланктона водотоков антропогенно нарушенных территорий г. Н. Новгорода. Экосистемы малых рек: Биоразнообразие, экология, охрана: Матер. II Всерос. (с междунар. участием) шк.-конф. Т. 2. Борок; Нижний Новгород: Филигрань. С. 413.
- Czerniawski R., Pilecka-Rapacz M. 2011. Summer zooplankton in small rivers in relation to selected conditions // Central European J. Biol. № 6(4). P. 659. <https://doi.org/10.2478/s11535-011-0024-x>
- Czerniawski R., Stugocki L., Kowalska-Górska M. 2017. Effects of beaver dams on the zooplankton assemblages in four temperate lowland streams (NW Poland) // Biologia. V. 72/4. P. 417. <https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0047>
- Grudzinski B., Fritz K., Golden H. et al. 2022. A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes // Global Ecol. Cons. V. 37. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02163>
- Kolarova N., Napiórkowski P. 2022. How do specific environmental conditions in canals affect the structure and variability of the zooplankton community? // Water. V. 14(6). <https://doi.org/10.3390/w14060979>
- Kuczyńska-Kippen N. 2020. Response of zooplankton indices to anthropogenic pressure in the catchment of field ponds // Water. № 12(3). <https://doi.org/10.3390/w12030758>
- Ould Rouis S., Mansouri H., Ould Rouis A., Bayanov N. 2022. Zooplankton community structure in the Hamiz Lake and its relationships with environmental factors // Applied Ecol. and Environ. Res. № 20(2). P. 1251. https://doi.org/10.15666/aecer/2002_12511268
- Pielou E. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theoretical Biol. V. 13. P. 131. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- Rosell F., Bozser O., Collen P., Parker H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Rev. V. 35. № 3–4. P. 248. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00067.x>
- Ruttner-Kolisko A. 1976. Proposed formula for calculating body volume of planktonic rotifers. A review of some problems in zooplankton production studies // J. Zool. V. 24. P. 419.
- Shannon C.E., Weaver W. 1963. The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press.
- Sládeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. V. 7. Beiheft. P. 1.
- Sörensen T. 1948. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Biol. krifter. Bd V. 4. Copenhagen: Videnskabernes Selskab Royal Academy. P. 1.

Structure of Zooplanktocenoses of Water Bodies of Zoogenic Origin of Different Types in a Specially Protected Natural Territory

A. L. Sirotin^{1,*}, M. V. Sirotina^{1,2}

¹*Kostroma State University, Kostroma, Russia*

²*“Kologrivsky Les” State Natural Reserve named after M.G. Sinitsyn, Kologriv, Russia*

**e-mail: lasirotin@gmail.com*

The features of the structure of zooplankton in beaver ponds and the course of successions in zooplanktocenoses have been studied in the territory of State Natural Reserve “Kologrivsky Les” named after M.G. Sinitsyn. Ponds are divided into groups according to the nature of the watercourse on which they are formed, the height of the floodplain, and the duration of existence. The seasonal succession of zooplankton for all types of ponds begins with the predominance of juvenile stages of Copepoda. In the summer, in newly formed ponds and ponds on rivers with high floodplains, a typical zoogenic transformation of communities is observed occurs with the development of large Cladocera. In long-term ponds on streams and rivers with low floodplains, the dominance of Rotifera and small Cladocera, characteristic of anthropogenic eutrophication, and the highest average values of abundance and biomass, indices of species diversity and evenness were noted.

Keywords: zooplankton, beaver ponds, small rivers, Kologrivsky Les Natural Reserve, succession

УДК 597.541:591.16(262.5)

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ МОРЯ НА РАЗВИТИЕ ШПРОТА (*Sprattus sprattus phalericus*) (PISCES: CLUPEIDAE), ОБИТАЮЩЕГО НА ЮГО-ЗАПАДНОМ ШЕЛЬФЕ КРЫМА

© 2024 г. Е. Б. Мельникова^{а,*}, А. В. Мельников^{б,**}

^аИнститут природно-технических систем, Севастополь, Россия

^бСевастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

*e-mail: helena_melnikova@mail.ru

**e-mail: mel.anat@mail.ru

Поступила в редакцию 04.12.2022 г.

После доработки 06.09.2023 г.

Принята к публикации 13.09.2023 г.

Проведено исследование изменения температуры поверхности моря (ТПМ) на юго-западном шельфе Крыма в 2000–2020 гг. Выявлен характер трендов изменения ТПМ. По характеру изменения среднегодовой температуры моря выделено три периода: 2000–2007, 2008–2013 и 2014–2020 гг. Рассмотрено влияние изменения среднегодовой ТПМ на развитие пелагических рыб холодолюбивого комплекса на примере черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso 1826). Выявлены изменения основных показателей популяций и их связь с изменением среднегодовой ТПМ. Наблюдаемое повешение температуры моря отрицательно отразилось на развитии популяции шпрота, средний возраст рыб сократился в 1.3 раза, в целом произошло омоложение популяции, уменьшились средние размеры и масса особей.

Ключевые слова: Черное море, изменения температуры, шпрот *Sprattus sprattus phalericus*, длина, масса, уравнения роста

DOI: 10.31857/S0320965224030083, **EDN:** ZPMMGH

ВВЕДЕНИЕ

За последние 20 лет экосистема Черного моря претерпела заметные структурные и режимные изменения, вызванные сочетанием различных факторов, главные из которых — рыболовство (пресс промысла) и изменение климата (потепление). Это нашло отражение в видовом составе, размерно-массовой и возрастной структурах, численности, пространственном распределении рыбного сообщества (Daskalov et al., 2002; Зуев и др., 2004; Шульман и др., 2007; Мельникова, 2011; Шляхов, Шляхова, 2011; Goulding et al., 2014).

Известно, что термический режим водного объекта регулирует жизненный цикл рыб на всех его этапах. Температура поверхности моря определяет зимние и весенние миграции рыб, сроки и продолжительность нереста, скорость и темп роста рыб, изменения в размерно-массовой и возрастной структурах, интенсивность питания. Известно (Яблоков, 1987; Sinovčić, 2004; Froese, 2006), что один из основных показателей

состояния популяций и степени их благополучия — размерно-возрастная структура, отражающая такие важные процессы жизнедеятельности, как скорость роста и увеличение размеров особей, интенсивность их воспроизводства, уровень смертности, скорость смены поколений. Размерно-возрастная структура зависит и от внутренних особенностей популяции, и от воздействия внешних климатических (температурных) факторов (Bellido et al., 2000; Зуев, Мельникова и др., 2004; Гиригосов и др., 2006; Мельникова, 2017; Шестаков, 2021).

По мнению многих исследователей (Полонский и др., 2000; Кляшторин, Любушкин, 2005; Oguz, 2005; Панов и др., 2020; Смирнова и др., 2021), один из главных факторов, влияющих на состояние пелагической экосистемы, — климатический и, прежде всего, изменение температуры. Температура определяет интенсивность циркуляции водных масс и тем самым влияет на продукционные процессы различных трофических уровней.

Сокращения: ТПМ — температура поверхности моря.

Актуальность исследования определяется необходимостью прогнозирования изменений ресурсного потенциала северо-западной части Черного моря с учетом климатического фактора. При этом изучение связи размерно-массовых и возрастных характеристик пелагических рыб с температурными параметрами среды обитания играет важную роль при составлении краткосрочных и долгосрочных оценок изменения состояния промысловых популяций и разработке мер для долгосрочной рациональной эксплуатации водных ресурсов.

Цель работы — определить изменения характеристик роста особей и параметров популяции черноморского шпрота, обитающего на юго-западном шельфе Крыма, с учетом воздействия температурного фактора в 2000–2020 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для проведения исследований послужил черноморский шпрот *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826) из траловых уловов (рыба была уже неживая) промысловых судов типов СЧС (средний черноморский сейнер) и МРТК (малый рыболовный траулер кормового траления) с юго-западного шельфа Крыма (рис. 1). Материал по черноморскому шпроту собирали в нерестовый сезон (ноябрь–март).

Во всех расчетах использовали стандартную длину (SL) тела рыб (от начала рыла до конца позвоночника), погрешность измерений 0.1 см.

При изучении размерной структуры результаты индивидуальных измерений группировали по размерным классам с интервалом длины 0.5 см. Для оценки возрастной структуры улова использовали размерно-возрастной ключ (Мельникова, 2011). Среднюю длину и средний популяционный возраст определяли как среднее взвешенное значение размерных (возрастных) групп.

Возраст рыб определяли по отолитам, согласно стандартным методикам (Правдин, 1966).

При описании линейного и массового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Рикер, 1979):

$$L = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)}) \text{ и } W = W_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})^b, \quad (1)$$

где L_{∞} — асимптотическая длина; W_{∞} — асимптотическая масса; k — константа скорости роста;

t_0 — возраст рыбы, когда ее длина и масса в рассматриваемой модели равны нулю; b — показатель степени зависимости “масса–длина”.

Индексы роста линейных (ϕ) и массовых (ϕ') показателей рассчитывали по формулам (Pauly et al., 1988):

$$\phi = \lg k + 2 \lg L_{\infty}; \quad \phi' = \lg k + (2 \lg W_{\infty})/3. \quad (2)$$

Размерно-массовые соотношения находили по формуле:

$$W = aSL^b, \quad (3)$$



Рис. 1. Карта-схема Черного моря (п-ов Крым), штриховкой дан район исследования.

где W — общая масса тела, г; SL — стандартная длина рыбы, см; a — коэффициент, связанный с формой тела; b — показатель роста (показатель аллометрического роста).

Информация о температуре воды в районе исследования получена из Севастопольского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, также дополнительно ТПМ в районе исследования определяли, используя спутниковые данные.²

Достоверность различий средних показателей по длине, массе рыб, возрастному составу популяций определяли с помощью t -критерия Стьюдента. Достоверность линий трендов рассчитывали с помощью критерия Пирсона χ -квадрат. Нормальность распределений экспериментальных данных оценивали методом Шапиро–Уилка.

Математическую обработку результатов проводили с помощью программ Microsoft Excel v. 5.0, Statistica v. 6.0, SigmaPlot v. 12.5, Surfer v. 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Температура воды. Температура воды — важный показатель, определяющий продуктивность всех компонентов экосистемы Черного моря, включая развитие рыб. Многолетняя изменчивость ТПМ за последние два десятилетия (2000–2020 гг.) характеризовалась значительной вари-

абельностью среднегодовых значений. Общую направленность многолетних изменений, интенсивность и амплитуду изменений среднегодовых температурных характеристик поверхности моря в рассматриваемый период иллюстрирует рис. 2. Из линии тренда видно, что за последние 20 лет наблюдалась общая тенденция повышения среднегодовых значений ТПМ по сравнению со средней многолетней. Получена (уравнение тренда на рис. 2) средняя скорость повышения ТПМ за 20 лет в прибрежных водах юго-западного Крыма ($k = 0.055 \pm 0.017^\circ\text{C}/\text{год}$). Отличие угла наклона тренда от нуля статистически достоверно (t -критерий, $p > 95\%$). Расчеты, проведенные с использованием теста Шапиро–Уилка, подтвердили нормальность отклонения среднегодовых значений температуры от линии тренда (тест SW, $n = 21$, $\alpha = 0.05$). Экспериментальные данные изменения ТПМ статистически не отличаются от теоретической линии тренда (критерий χ^2 , $\alpha < 0.05$).

Анализ изменений ТПМ показывает, что условно 20-летний период можно по характеру изменения температуры разбить на три периода: период I (2000–2007 гг.), когда линия, отображающая изменения среднегодовой ТПМ, располагалась почти во все годы ниже, и среднегодовая ТПМ ($15.2 \pm 0.208^\circ\text{C}$) была на 0.3°C ниже, чем средняя за 20 лет ($15.5 \pm 0.128^\circ\text{C}$), амплитуда колебаний температуры была наибольшей — 1.5°C ; период II (2008–2013 гг.), когда линия, отображающая изменения среднегодовой ТПМ, почти ежегодно колебалась в положительную и отрица-

Температура, $^\circ\text{C}$

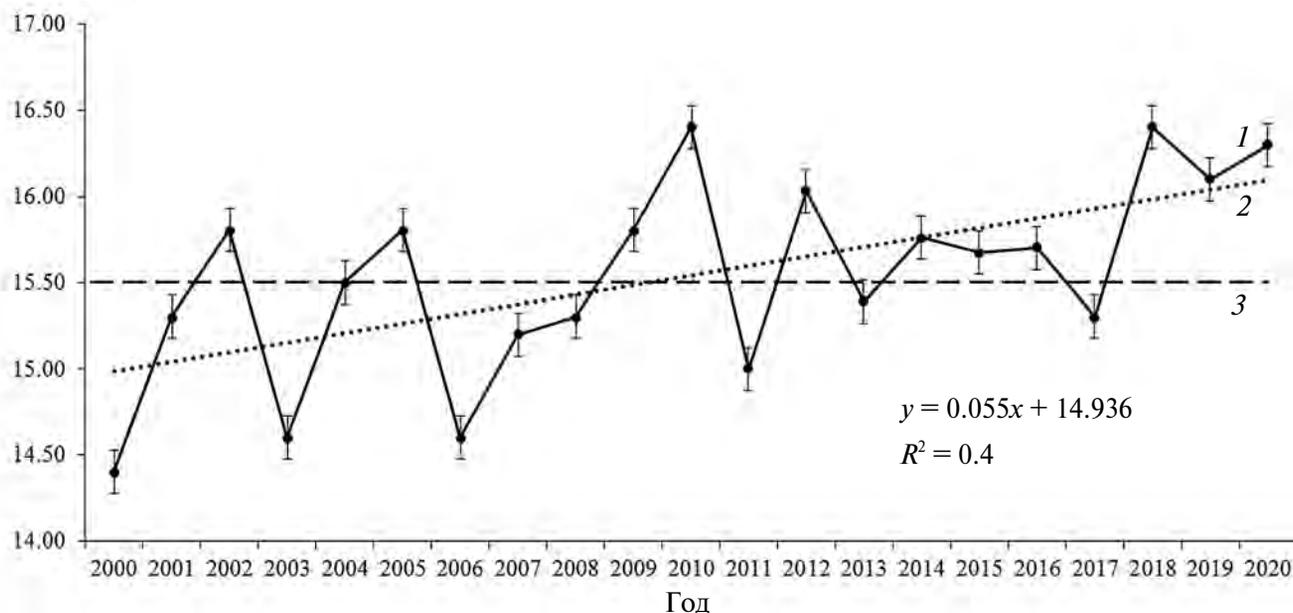


Рис. 2. Изменения среднегодовой температуры воды (T_{cp}) за период с 2000 по 2020 гг. (1), среднеквадратические отклонения, линия тренда (2), среднемноголетняя ТПМ за период исследования (3).

тельную сторону от средней двадцатилетней температуры, среднегодовая ТПМ (15.7 ± 0.190 °С) в этот период была на 0.2 °С выше относительно средней за 20 лет. Также размах колебаний температуры снижался до 1.4 °С; период III (2014–2020 гг.), в этот период линия, отображающая изменение среднегодовой ТПМ, находилась (кроме 2017 г.) выше, среднегодовая ТПМ (15.9 ± 0.48 °С) была на 0.3 °С выше, чем средняя за весь период наблюдений. На фоне общего повышения ТПМ размах колебаний в этот период уменьшился до 1.1 °С (табл. 1).

Для рассматриваемых временных периодов также были найдены линии трендов, которые позволили определить среднегодовые усредненные изменения ТПМ. Уравнения линий трендов приведены в табл. 1. Из уравнения трендов видно, что самый большой коэффициент при параметре “ x ” $k = 0.114$ °С/год, характеризующий угол наклона линии тренда, наблюдается в 2014–2020 гг. В этот период повышение среднегодовой ТПМ было наибольшим. Усредненное повышение ТПМ возросло с 0.231 °С (период I) до 0.684 °С (период III) (табл. 1). Повышение ТПМ в течение периода III было значительнее, чем в периоды II и I (в 2.2–3.0 раза), т. е. в последние годы (2014–2020 гг.) повышение ТПМ происходит более высокими темпами.

Для выявления связи тенденций изменения температурного режима морской среды на юго-западном шельфе Крыма и особенностей развития рыб холодолюбивого комплекса было проведено сопоставление изменений среднегодовых значений температуры воды (как в целом за последние 20 лет, так и отдельно по периодам (2000–2007; 2008–2013 и 2014–2020 гг.)) с параметрами роста черноморского шпрота.

Размерно-массовая структура. В исследованный период (2000–2020 гг.) промысловую часть популяции шпрота представляли рыбы длиной 5.0 – 11.0 см. В ее основе были особи длиной 6.0 – 8.0 см (69.1%). Рыбы длиной >9.0 см встречались единично. Средняя длина рыбы в исследуемый период достигала 6.5 ± 0.782 см, средняя масса — 3.08 ± 0.705 г, средний возраст — 1.2 ± 0.413 (табл. 2). При изучении динамики размерно-массовой структуры использовали показатели по длине и массе шпрота, усредненные за отдельные периоды — 2000–2007, 2008–2013 и 2014–2020 годы (табл. 2). Размерное распределение рыб каждого из возрастных классов в каждом из исследуемых временных периодов достоверно нормальное (тест SW, $n = 100 \div 500$, $\alpha = 0.05$). На протяжении последних 20 лет размерно-массовая структура черноморского шпрота не оставалась постоянной (табл. 2). В рассматриваемые

Таблица 1. Основные показатели изменения ТПМ для исследуемых периодов

Параметр	Период исследования		
	I	II	III
T_{cp} , °С	15.2 ± 0.208	15.7 ± 0.190	15.9 ± 0.148
Min–max, °С	14.4–15.9	15.0–16.4	15.3–16.4
Повышение T за год, °С/год	0.033	0.044	0.114
Усредненное повышение T за период исследования, °С	0.231	0.308	0.684
Уравнения трендов	$y = 0.033x + 15.0$	$y = 0.044x + 15.41$	$y = 0.114x + 15.44$

Примечание. T_{cp} – среднегодовая температура. В уравнениях линий трендов “ x ” – текущий номер года в исследуемый период. Здесь и в табл. 2: период I — 2000–2007, период II — 2008–2013, период III — 2014–2020.

Таблица 2. Динамика возрастной и размерно-массовой структур черноморского шпрота в 2000–2020

Параметр	Период исследования		
	I	II	III
Усредненная T , °С	15.2 ± 0.208	15.7 ± 0.190	15.9 ± 0.148
Доля, %:			
годовиков	62.8 ± 5.644	84.13 ± 2.356	93.3 ± 1.438
двухгодовиков	34.7 ± 5.278	15.6 ± 1.441	6.6 ± 2.070
трехгодовиков	2.5 ± 1.761	0.27 ± 0.433	0.1 ± 0.286
Средний возраст, год	1.4 ± 0.482	1.16 ± 0.181	1.07 ± 0.232
Средняя длина, см	7.2 ± 0.903	6.4 ± 0.752	6.0 ± 0.324
Средняя масса особи, г	3.65 ± 0.863	2.82 ± 0.622	2.76 ± 0.513

периоды прослеживается тенденция снижения средней длины и массы шпрота. Средняя длина рыбы за период (2000–2020 гг.) достоверно уменьшилась в 1.2 раза ($с\ 7.2 \pm 0.903\ см\ до\ 6.0 \pm 0.324\ см$) (t -критерий, $p > 95\%$), средняя масса — в 1.32 раза ($с\ 3.65 \pm 0.863\ г\ до\ 2.76 \pm 0.513\ г$) (t -критерий, $p > 95\%$). Снижение размеров и массы особенно четко проявилось в последние годы (2014–2020 гг.). Анализ размерно-возрастной структуры показал, что это связано с относительным увеличением (в 1.5 раза) доли мелких особей в стаде (t -критерий, $p > 95\%$).

Зависимость массы от длины тела хорошо аппроксимируется следующими уравнениями: для 2000–2007 гг. — $W = 0.0085SL^{2.95}$; 2008–2013 гг. — $W = 0.009SL^{2.82}$; 2014–2020 гг. — $W = 0.0102SL^{2.78}$ (табл. 3). Невысокие показатели степени $b < 3$ свидетельствуют, что среднегодовая длина шпрота в процессе развития увеличивается несколько быстрее, чем среднегодовые поперечные размеры, то есть рыба, имеющие большую длину, характеризуется более вытянутой формой и более медленным темпом наращивания массы. При этом степени b в этих уравнениях последовательно уменьшаются от периода I до периода III. Учитывая связь параметра b с упитанностью (Vagenal, Tesch, 1978, Рикер, 1979), можно констатировать, что наименьшее значение показателя степени b у шпрота в 2014–2020 гг. при самой высокой ТПМ 15.9 °C свидетельствует о снижении упитанности черноморского шпрота с повышением температуры.

Асимптотическая масса W_∞ черноморского шпрота с увеличением температурных показате-

Таблица 3. Параметры уравнений линейного и массового роста черноморского шпрота

Параметр	Период исследования		
	I	II	III
L_∞	11.5	11.3	11.0
k	0.345	0.321	0.311
t_0	-1.123	-0.85	-0.53
W_∞	11.441	9.026	8.011
φ	1.659	1.613	1.576
φ'	0.243	0.144	0.095
a	0.0085	0.009	0.0102
b	2.95	2.82	2.78
R^2	0.90	0.86	0.85

Примечание. L_∞ — асимптотическая длина; W_∞ — асимптотическая масса; k — константа скорости роста; t_0 — возраст рыбы, когда ее длина и масса в рассматриваемой модели равны нулю; b — показатель степени зависимости масса—длина; a — коэффициент, связанный с формой тела.

телей ТПМ от 15.2 °C (2000–2007 гг.) до 15.9 °C (2014–2020 гг.) уменьшилась в 1.4 раза (табл. 3).

Рост рыбы. Рост рыб тесно связан с температурой окружающей среды, что проявляется в изменчивости параметров уравнений роста Берталанфи. В составленных уравнениях роста Берталанфи для популяции шпрота коэффициент k , характеризующий скорость линейного и массового роста, оказался самым низким ($k = 0.311$) в 2014–2020 гг. при ТПМ 15.9 °C, по сравнению с другими периодами (табл. 2, 3). Уменьшение коэффициента k в периоды, характеризующиеся более высокими среднегодовыми ТПМ, свидетельствует об отрицательном влиянии температуры на скорость роста шпрота. Это можно объяснить тем, что шпрот бореально-атлантический реликт и относится к холодолюбивым видам.

Черноморский шпрот в исследуемый период при более высокой среднегодовой температуре 15.9 °C (2014–2020 гг.) достигает 80%-ной предельной длины 9 см в возрасте 5 лет, при более низкой температуре 15.2 °C (2000–2007 гг.) — в более раннем возрасте (3–3.5 года) (рис. 3). Соответственно, значения индексов линейного (φ) и массового (φ') роста у черноморского шпрота уменьшаются и достигают наименьших значений $\varphi = 1.576$, $\varphi' = 0.095$ в период 2014–2020 гг. с более высокой ТПМ (табл. 2, 3).

Получены зависимости предельной длины L_∞ от среднегодовой ТПМ в исследуемые периоды (рис. 4). Среднее значение асимптотической длины за 2000–2020 гг. было $11.2 \pm 0.582\ см$. Анализ линий трендов показал, что асимптотическая длина шпрота за исследуемый период 2000–2020 гг. уменьшалась (рис. 4). Выявлена отрицательная корреляционная связь между изменениями L_∞ и ТПМ ($r = -0.86$, $p < 0.001$). Наибольшую скорость уменьшения наблюдали в период 2014–2020 гг. (угол наклона тренда $k = -0.15\ см/год$) по сравнению с 2000–2007 и 2008–2013 гг. ($k = -0.13$ и $k = -0.14\ см/год$ соответственно) (рис. 4).

Согласно результатам анализа показателей линейного L_∞ , k , φ и массового φ' роста, повышение ТПМ отрицательно сказывается на состоянии популяции черноморского шпрота — скорость роста замедляется, рыба мельчает.

Возрастная структура. Черноморский шпрот относится к числу короткоживущих видов рыб. Максимальная продолжительность его жизни у крымского побережья не превышает трех лет, средняя — полтора года. Вследствие этого возрастная структура черноморского шпрота достаточно быстро реагирует на изменение условий среды.

В период исследований наряду с изменениями размерно-массовых характеристик шпрота, изменялась и возрастная структура. Возрастной состав

популяции шпрота у крымского побережья представлен тремя годовыми классами (поколениями): годовиками, двух- и трехгодовиками. Четырехгодовики встречались единично и не каждый год (табл. 2).

Наиболее многочисленный возрастной класс — годовики. В среднем за весь период исследований 2000–2020 гг. их доля достигала 80.1%, увеличиваясь с повышением среднегодовой ТПМ от 62.8 (2000–2007 гг.) до 93.3% (2014–2020 гг.). Второй по численности возрастной класс — двухгодовики; их доля в популяции в среднем за 2000–2020 гг. не превышала 19.0%, варьируя от 34.7% (2000–2007 гг.) до 6.6% (2014–2020 гг.). На трехгодовиков приходится лишь ~1% общей численности.

Средний возраст черноморского шпрота в целом за весь период исследований был 1.2 года. Исследования показали, что с возрастанием среднегодовой ТПМ средний возраст снизился с 1.4 (2000–2007 гг.) до 1.07 года (2014–2020 гг.), в среднем за весь период — в 1.3 раза (табл. 2).

В целом за период 2000–2020 гг. произошло сокращение относительной численности трехгодовиков в 25 раз (t -тест $\alpha < 0.05$, $p > 95\%$), двухгодовиков — в > 5 раз и возрастание относительной численности годовиков в 1.5 раза (t -тест $\alpha < 0.05$,

$p > 95\%$). Отсюда следует, что изменения возрастной структуры шпрота выразились в последовательном снижении доли старших возрастов и увеличении младших. Таким образом, на фоне наблюдаемого потепления (увеличения ТПМ) происходит омолаживание популяции шпрота, что ведет в целом к уменьшению средних размеров и массы особей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Относительная холодолюбивость шпрота определила изменение его биологического ритма в Черном море и обусловила размножение в позднюю осень и зимние месяцы. Проведенные ранее исследования (Гирагосов и др., 2006; Климова и др., 2021) показали, что более половины всех индивидуальных икротетаний шпрота на юго-западном шельфе Крыма приходится на температурный интервал 8–9°C. Эта особенность икротетания шпрота сохранилась и в исследуемый период (Мельникова, 2017).

Следует отметить, что для размерно-массовой и возрастной структур вида характерна как популяционная, так и пространственно-временная специфичность, вызванные тем, что биологические показатели вида меняются в соответствии

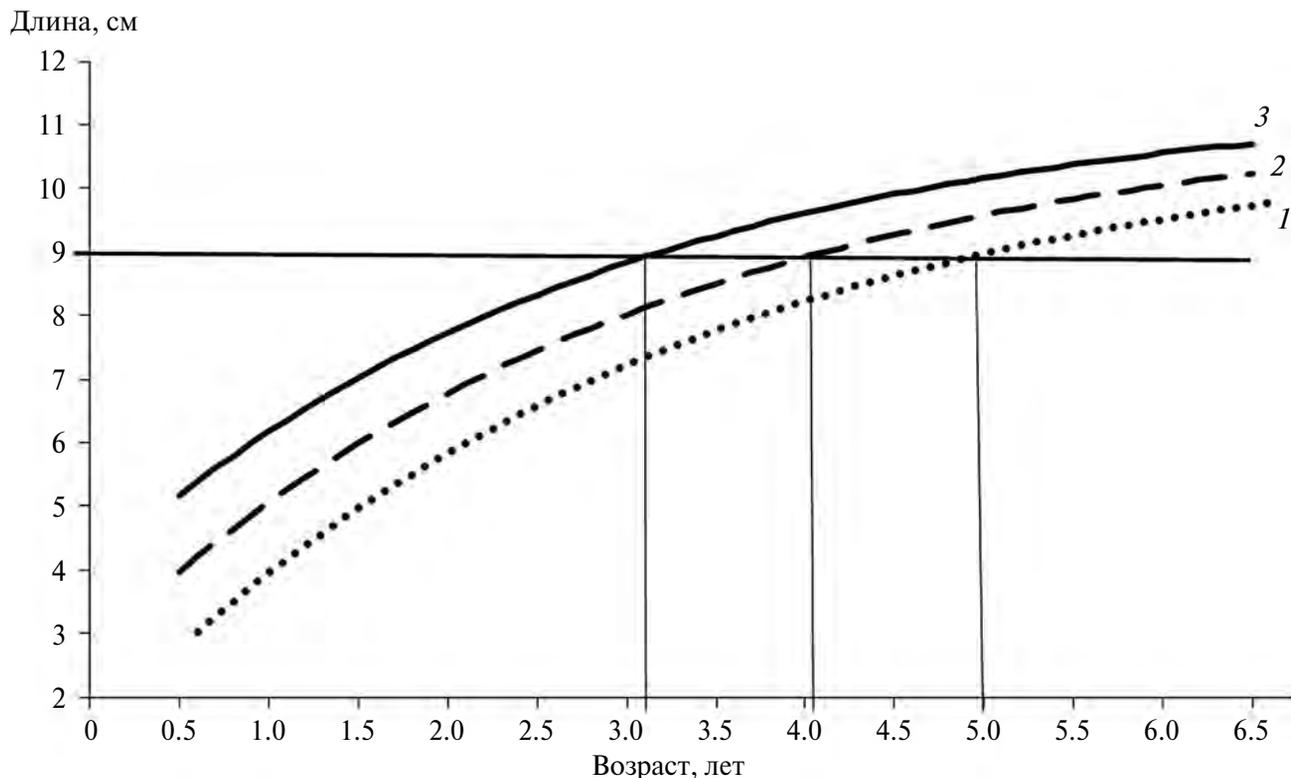


Рис. 3. Рост черноморского шпрота, обитающего в прибрежных водах юго-западного Крыма. 1 — 2014–2020 гг.; 2 — 2008–2013 гг.; 3 — 2000–2007 гг.

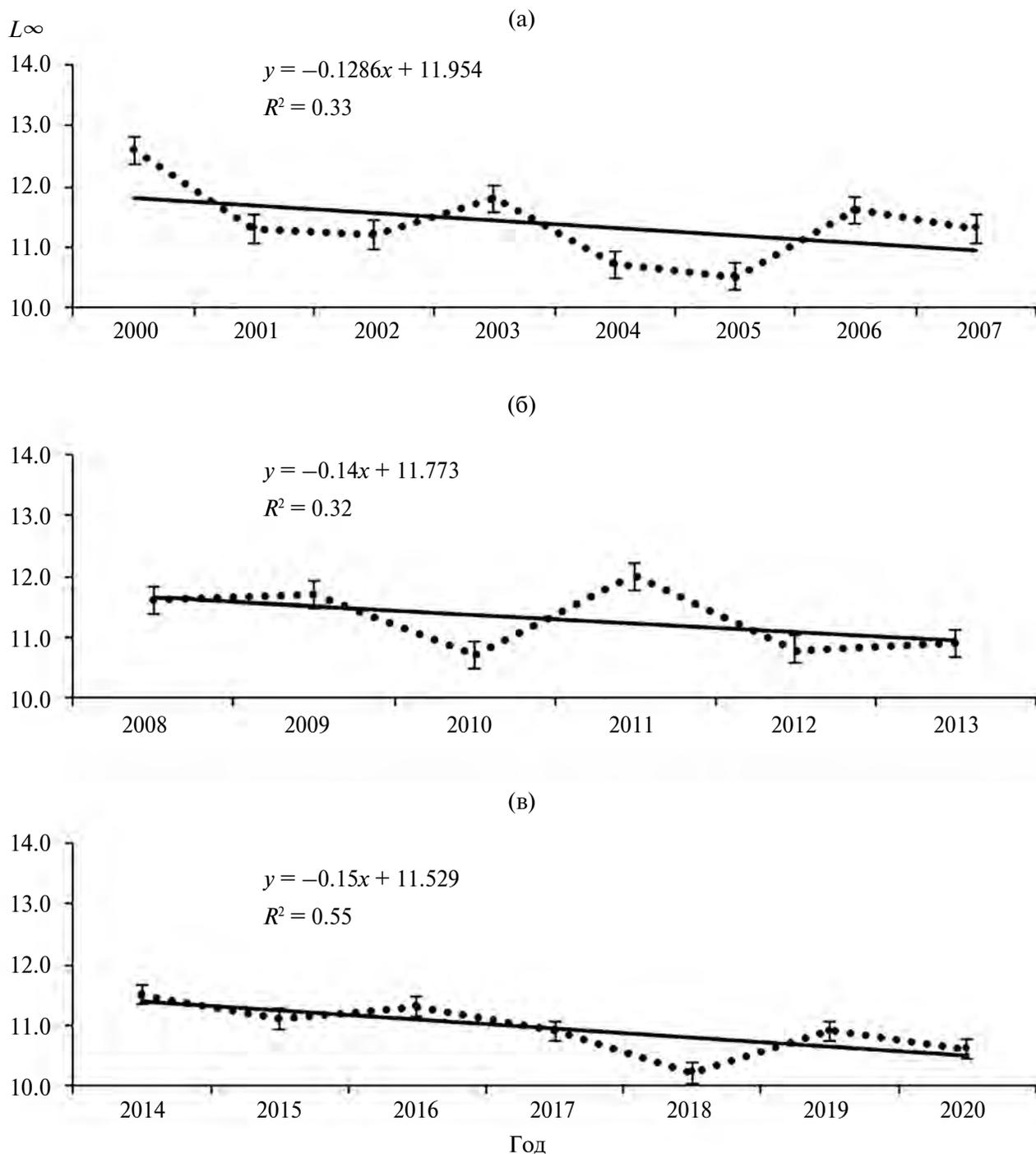


Рис. 4. Изменение асимптотической длины черноморского шпрота в 2000–2020 годы: а — 2000–2007 гг., б — 2008–2013 гг., в — 2014–2020 гг. Точками показаны расчетные значения L_{∞} соответствующего года.

с изменениями среды обитания (Никольский, 1974; Bellido et al., 2000; Sinovčić, 2004; Froese, 2006; Goulding et al., 2014). Вследствие этого, с учетом тенденций климатических изменений, анализ временной изменчивости размерно-массовой и возрастной структур рыб позволяет выявить направления адаптивных изменений биологических параметров вида.

Проведенные исследования показали, что в 2000–2020 гг. среднегодовая ТПМ повышалась в среднем со скоростью $0.055^{\circ}\text{C}/\text{год}$. Это отразилось на изменении размерно-массовых параметров холодолюбивого шпрота. Как и ранее (Зуев и др., 2002), в наших исследованиях максимальная продолжительность жизни шпрота у крымского побережья ≤ 3 года, средняя — 1.5. При

этом, в 2000–2020 гг. у шпрота отмечено снижение среднего возраста, средней длины и средней массы в 1.3, 1.2 и в 1.32 раза соответственно.

Анализ литературных данных показал, что аналогичная тенденция изменения длины шпрота наблюдали и в других регионах Черного моря. Так, если в 1991 г. минимальная длина шпрота в уловах из восточных районов Черного моря достигала 7.2 см, то в 2002–2003 гг. — 6.4 см; в 2006–2008 гг. в западной части Черного моря — 6.0 см, в 2014 г. — 5.5 см и в 2017–2019 гг. — 4.5 см (Sahin, 1999; Satilmis et al., 2014; Yankova et al., 2011, Özsandıkcı, 2020; Dagtekin et al., 2022). Таким образом, за 20 лет длина шпрота, встречаемая в черноморских уловах, сократилась в 1.6 раза, увеличилась доля младших возрастных групп, что отмечено и в наших исследованиях.

Заметное изменение в возрастной структуре промыслового стада шпрота в 1996–2012 гг. отмечали В.Д. Дахно и О.А. Перевалов (2013). Они установили, что в 1996–2000 гг. в мае–июне доминировали двух–четырёхлетки, в 2001–2012 гг. — двух–трехлетки, в отдельные годы — сеголетки–двухлетки. Тенденция снижения средней длины и массы наиболее многочисленных возрастных групп (от сеголетков до трехлеток) особенно четко проявляется в последнее десятилетие. По нашему мнению, это указывает на ухудшение условий обитания популяции шпрота, в частности, на ухудшение условий нагула холодолюбивого шпрота, поскольку интенсивный прогрев прибрежных мелководий моря в летний период приводит к существенному сокращению нагульного ареала, усилению пищевой конкуренции с теплолюбивым комплексом рыб, увеличению численности хищных рыб теплолюбивого средиземноморского комплекса (ставриды, луфаря) и конкурента в питании хамсы.

По данным Т.И. Глушенко (2011), в рационе рыб старших возрастных групп в 2009–2010 гг. практически отсутствовали холодолюбивые организмы, представлявшие категорию “основной пищи” в предыдущие годы. По нашим данным (табл. 1), в 2008–2013 гг. среднегодовая ТПМ возросла по сравнению с предыдущим периодом 2000–2007 гг. на 0.5°C. Возможно, это отрицательно сказалось на организмах холодолюбивого комплекса, о которых указывала Глушенко (2011), и на состоянии популяции холодолюбивого шпрота.

В работе (Шляхов, Шляхова, 2011) показана тенденция к прогрессирующему снижению средней массы особей шпрота в траловом промысле от 1976–1980 гг. к современным годам (2005–2009 гг.). Для характеристики массового роста шпрота вычислены параметры зависимости “масса–длина”. В 1976–1980 гг. степенной коэффициент b был в среднем более трех (при средне-

месячных значениях 2.96–3.28). В 1990–1994 гг. значения коэффициента b варьировали в более широком диапазоне — от 2.80 до 3.45, а в 2005–2009 гг. его среднемесячные значения уменьшились и стали <3.00.

Уменьшение параметра b в соотношении “масса–длина” при повышении ТПМ регистрировали также в южных и западных районах Черного моря. Так, в 1991 г. в юго-восточной части Черного моря у шпрота наблюдали положительный аллометрический рост — $b = 3.46$ (Sahin, 1999). В дальнейшем (2002–2003 гг.) с повышением ТПМ уменьшился параметр роста — $b = 3.00$ (Satilmis et al., 2022). В 2004–2005 гг. авторы работы (Kalayci et al., 2007) отмечали отрицательный аллометрический рост — $b = 2.87$. В 2006–2008 гг. в болгарских водах Черного моря Янкova (Yankova et al., 2011) показала дальнейшее уменьшение этого параметра ($b = 2.73$), что свидетельствует о снижении упитанности. Приведенные выше данные, характеризующие состояние популяции шпрота, согласуются с нашими оценками для периодов 2000–2007 и 2008–2013 гг. Среди множества факторов, способных повлиять на размерную и массовую структуры уловов шпрота, авторы указывали на климат, кормовую базу и рыболовство, хотя следует отметить, что эти факторы взаимосвязаны. Также, по мнению авторов, наибольшее воздействие первых двух факторов (климата и кормовой базы) может проявляться в массовом росте, сезонной и межгодовой динамике его показателей (средней массы особей, жирности и упитанности), а последнего (рыболовства) — в изменениях размерной (и возрастной) структуры уловов. Все эти результаты подтверждают полученные нами выводы об отрицательном влиянии повышения ТПМ, наблюдаемого в последние годы, на биологическое состояние популяции черноморского шпрота — скорость роста замедляется, рыба мельчает.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлен характер трендов изменения ТПМ на юго-западном шельфе Крыма. В среднем за период 2000–2020 гг. ТПМ повышалась со скоростью 0.055°C/год. Показано, что 20-летний период по характеру изменения ТПМ можно разбить на три периода: 2000–2007, 2008–2013 и 2014–2020. Наблюдаемое повышение среднегодовой ТПМ отрицательно сказалось на росте черноморского шпрота, относящегося к холодолюбивому комплексу рыб. Так, в период 2014–2020 гг. по сравнению с периодом 2000–2007 гг. средняя длина черноморского шпрота уменьшилась в 1.2 раза, средняя масса — в 1.32 раза, средний возраст — в 1.3 раза, снизились значения индексов линейного и массового роста. Выявлена отрицательная корреляционная связь ($r = -0.86$) между измене-

нием ТПМ и предельной длиной. В 2000–2020 гг. на фоне наблюдаемого потепления происходило снижение в популяции шпрота доли старших возрастных групп и увеличение младших, средний возраст популяции шпрота сократился в 1.3 раза (с 1.4 до 1.07 года). В целом, произошло омоложение популяции шпрота, уменьшились средние размеры и масса особей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания Института природно-технических систем “Фундаментальные исследования процессов в климатической системе, определяющих пространственно-временную изменчивость морской среды и прилегающих территорий в широком диапазоне масштабов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиригосов В.Е., Зуев Г.В., Репетин Л.Н.* 2006. Изменчивость репродуктивного потенциала черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) связи с температурными условиями среды // Морский экологический журнал. № 4. С. 5.
- Глуценко Т.И.* 2011. Питание и оценка рациона черноморского шпрота в 2009–2010 годах // Тр. ЮГНИРО. Т. 49. С. 34.
- Дахно В.Д., Перевалов О.А.* 2013. Современное состояние стада черноморского шпрота, обитающего в российской части Черного моря // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 4(56). С. 644.
- Зуев Г.В., Мельникова Е.Б., Салехова Л.П. и др.* 2002. Новый подход к изучению возрастной структуры черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) (Pisces: Clupeidae) // Морск. экол. журн. Т. 1. № 1. С. 90.
- Зуев Г.В., Мельникова Е.Б., Репетин Л.Н. и др.* 2004. Влияние температуры воды на выживание молоди и формирование промыслового запаса черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso); (Pisces: Clupeidae) // Мормельников. экол. журн. Т. 3. № 2. С. 45.
- Климова Т.Н., Вдович И.В., Аннинский Б.Е. и др.* 2021. Влияние некоторых абиотических и биотических факторов на нерест европейского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Черном море в ноябре 2016–2017 гг. // Океанология. Т. 61. № 1. С. 67. <https://doi.org/10.31857/S0030157421010081>
- Кляшторин Л.Б., Любушкин А.А.* 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: ВНИРО.
- Мельникова Е.Б.* 2011. Определение возрастного состава уловов в условиях промысла // Рыбогосподарська наука України. № 1. С. 27.
- Мельникова Е.Б.* 2017. Использование интенсивности свечения гидробионтов в нерестовый период шпрота для оценки пополнения промысловых стад молодь // Тр. ВНИРО. Т. 166. С. 109.
- Никольский Г.В.* 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Панов Б.Н., Спиридонова Е.О., Пятинский М.М., Стыцук Д.Р.* 2020. О роли температурного фактора в поведении и эффективности промысла черноморского шпрота // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 3. № 1. С. 106. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_1_106
- Полонский А.Б., Воскресенская Е.Н., Башарин Д.В.* 2000. О влиянии океана на изменчивость температуры Европейского и Средиземноморского регионов // Морск. гидрофиз. журн. № 5. С. 30.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Рикер У.Е.* 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Смирнова Л.Л., Кошкарров А.А., Сизова О.С.* 2021. Развитие сообществ обрастания на антропогенных поверхностях в прибрежных водах Черного моря // Биология внутр. вод. № 5. С. 461. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040136>.
- 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>
- Шляхов В.А., Шляхова О.В.* 2011. Динамика структуры траловых уловов шпрота на украинском шельфе Черного моря и воздействие на нее природных факторов и рыболовства // Тр. ЮГНИРО. Т. 49. С. 12.
- Шульман Г.Е., Никольский В.Н., Юнева Т.В. и др.* 2007. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Черного моря // Морск. экол. журн. Т. 6. № 4. С. 18.
- Яблоков А.В.* 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк.
- Vagenal T.B., Tesch F.W.* 1978. Age and growth // Methods for assessment of fish production in fresh waters. Oxford: Blackwell Scientific Publ. P. 101.
- Bellido J.M., Pierce G.J., Romero J.L., Millan M.* 2000. Use of frequency analysis methods estimate growth of anchovy in the Gulf of Cadis (SW Spain) // Fish. Res. V. 48. P. 107. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00183-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00183-1)
- Bertalanffy L.Von.* 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II) // Human Biol. V. 10. P. 181.
- Dagtekin M., Genc Y., Kasapoglu N. et al.* 2022. Length-weight relationships of 28 fish species caught from demersal trawl survey in the Middle Black Sea, Turkey // Turk. J. Zool. V. 46. P. 67. <https://doi.org/10.3906/zoo-2109-21>
- Daskalov G.M.* 2002. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 225. P. 53. <https://doi.org/10.3354/meps225053>

- Froese R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations // J. Appl. Ichthyol. V. 22. P. 241. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
- Goulding I.C., Stobberup K.A., O'Higgins T. 2014. Potential economic impacts of achieving good environmental status in Black Sea fisheries // Ecol. Soc. V. 19. № 3. <https://doi.org/10.5751/ES-06817-190332>
- Kalayci F., Samsun N., Bilgin S. & Samsun O. 2007. Length weight relationship of 10 fish species caught by bottom trawl and midwater trawl from the Middle Black Sea, Turkey // Turkish J. Fish. and Aquat. Sci. V. 7. № 1. P. 33.
- Oguz T. 2005. Black Sea ecosystem response to climatic teleconnections // Oceanography. V. 18. Iss. 2. P. 122. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2005.47>
- Özsandıkçı U. 2020. Estimation of exploitable sprat (*Sprattus sprattus* Linnaeus, 1758) biomass along Black Sea Coasts of Turkey (Samsun Region): This paper is dedicated to the memory of Sedat GÖNENER // J. New Results in Sci. (JNRS). V. 9. Iss. 3. P. 1.
- Pauly D., Moreau J., Prein M. 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // ICLARM Conf. Proc. V. 15. P. 469.
- Sahin T. 1999. Some biological characteristics of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso, 1826) on the Eastern Black Sea coast // Turk. J. Zool. V. 23. Iss. 5. P. 249.
- Satilmis H.H., Sumer C., Ozdemir S., Bayrakli B. 2014. Length-weight relationships of the three most abundant pelagic fish species caught by mid-water trawls and purse seine in the Black Sea // Cah. Biol. Mar. V. 55. P. 259.
- Sinovič G. 2004. Growth and length-weight relationship of the juvenile anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the nursery ground (Zrmanja River estuary-eastern Adriatic Sea) // J. Appl. Ichthyol. V. 20. Iss. 1. P. 79. <https://doi.org/10.1046/j.0175-8659.2003.00517.x>
- Yankova M., Pavlov D., Raykov V. et al. 2022. Length-weight relationships of ten fish species from the Bulgarian Black Sea waters // Turk. J. Zool. V. 35. P. 265. <https://doi.org/10.3906/zoo-0912-44>

Influence of Sea Surface Temperature Changes on the Development of Sprat (*Sprattus sprattus phalericus*) (Pisces: Clupeidae) Living on the South-Western Shelf of Crimea

E. B. Melnikova^{1, *}, A. V. Melnikov^{2, **}

¹Institute of Natural and Technical Systems, Sevastopol, Crimea

²Sevastopol State University, Sevastopol, Crimea

*e-mail: helena_melnikova@mail.ru

**e-mail: mel.anat@mail.ru

A study of changes in sea surface temperature (SST) on the South-Western shelf of the Crimea in 2000–2020 was conducted. The equations of trends in the change of SST are found. It is shown that according to the nature of changes in the average annual sea temperature, three periods can be divided: 2000–2007, 2008–2013 and 2014–2020. The influence of changes in the average annual SST on the development of pelagic fish of the cold-waters complex (on the example of the Black Sea sprat) is considered. Changes in the main parameters of populations and their relationship with the change in the average annual SST were found. It was found that the observed increase in sea temperature negatively affected the development of the sprat population, the average age of the population decreased by 1.3 times, in general, the population was rejuvenated, the average size and weight of individuals decreased.

Keywords: Black Sea, temperature changes, sprat, length, mass, growth equations

УДК 574.5

СПОСОБНОСТЬ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ оз. БАЙКАЛ К ПОГЛОЩЕНИЮ И ВЫВЕДЕНИЮ ЧАСТИЦ МИКРОПЛАСТИКА С РАЗНОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ

© 2024 г. С. А. Бирицкая^а, Е. М. Долинская^а, М. А. Масленникова^а, Л. Б. Бухаева^а,
В. А. Пушница^а, Я. К. Ермолаева^а, А. В. Лавникова^а, Д. И. Голубец^а, С. А. Назарова^б,
Д. Ю. Карнаухова^{а*}, Е. А. Зилов^а

^аИркутский государственный университет, Иркутск, Россия

^бЗоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: karnaukhovdmiriii@gmail.com

Поступила в редакцию 10.10.2022 г.

После доработки 29.11.2023 г.

Принята к публикации 01.12.2023 г.

Исследования загрязнения оз. Байкал частицами микропластика начаты совсем недавно. Почти все работы сосредоточены на оценке загрязнения поверхностных вод, однако влияние микропластика на байкальские организмы остается неизученным. В лабораторных условиях проведен эксперимент с участием трех видов брюхоногих моллюсков — палеарктических *Lymnaea stagnalis* (L., 1758) и *Radix auricularia* (L., 1758) и байкальского эндемика *Benedictia baicalensis* (Gerstfeldt, 1859). В эксперименте использовали два типа микропластика: фрагменты полистирола и волокна полиэстера, приготовленные самостоятельно в лабораторных условиях. Частицы пластика вместе с кормовой смесью размещали в аквариумах с моллюсками. В результате эксперимента получено 386 препаратов с экскрементами моллюсков (144 препарата для *Radix auricularia*, 176 для *Lymnaea stagnalis* и 67 для *Benedictia baicalensis*). Эксперимент с последним видом проводили только с фрагментами микропластика. Все препараты анализировали по степени флуоресценции. Данные статистически обрабатывали с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Выявлено, что моллюски исследованных видов способны поглощать частицы микропластика и выводить их из организма. Скорость выведения частиц микропластика из организма моллюска может носить видоспецифичный характер, а также зависит от морфологической структуры частиц микропластика.

Ключевые слова: микропластик, брюхоногие моллюски, волокна микропластика, фрагменты микропластика, загрязнение воды, оз. Байкал

DOI: 10.31857/S0320965224030098, **EDN:** ZPKIQE

Озеро Байкал занимает первое место по объему воды среди всех пресноводных озер мира, в нем сосредоточено ~20% всех запасов пресной озерной воды. Однако озеро подвергается высокой антропогенной нагрузке, и воды озера загрязнены микропластиком. Изучение загрязнения оз. Байкал частицами микропластика началось совсем недавно — первые исследования были проведены в 2015 г. (Meuer et al., 2022), а первые опубликованные данные появились лишь в 2020 г. (Karnaukhov et al., 2020). Загрязнение вод оз. Байкал микропластиком, вероятно, сопоставимо с загрязнением Великих американских озер, хотя количество населения, проживающего вблизи последних, превышает таковое в водосборном бассейне оз. Байкал почти в 10 раз (Piña et al., 2021). Наблюдения, проведенные на оз. Байкал, сосредоточены на количественных оценках за-

грязнения поверхностных вод и касаются только летнего периода, за исключением единичного исследования льда озера (Karnaukhov et al., 2022). Накопление частиц микропластика в донных отложениях и влияние частиц на жизнедеятельность различных групп гидробионтов исследованы слабо (в основном неопубликованные данные и тезисы). Поскольку в водоемах частицы микропластика концентрируются именно в донных отложениях, наибольшей опасности подвержены бентосные беспозвоночные, такие как моллюски, ракообразные, личинки амфибиотических насекомых (Annenkov et al., 2021; Moore et al., 2022). При этом, многие бентосные организмы используют как модельные объекты и индикаторы различных типов загрязнений (Климова и др., 2020; Ehlers et al., 2020).

В оз. Байкал насчитывают ~150 видов брюхоногих моллюсков, из них 117 эндемики (Русинек и др., 2012). Брюхоногие моллюски в озере представляют одну из доминантных по биомассе и субдоминантную по численности группу организмов (Русинек и др., 2012). Учитывая это, цель настоящей работы — изучить процессы поглощения и выведения частиц микропластика с разной морфологической структурой (фрагменты полистирола и волокна полиэстера) тремя видами брюхоногих моллюсков.

В лабораторных экспериментах использовали следующих брюхоногих моллюсков-соскреба-телей: широко распространенных в Палеарктике *Radix auricularia* (L., 1758) и *Lymnaea stagnalis* (L., 1758), а также байкальского эндемика *Benedictia baicalensis* (Gerstfeldt, 1859). Вид *R. auricularia* населяет открытую литораль оз. Байкал совместно с байкальскими эндемиками (Schniebs et al., 2022), *L. stagnalis* встречается в мелководных заливах озера. Данные виды выбраны из-за сходных стратегий питания, а также достаточно крупных размеров, удобных для проведения лабораторных экспериментов. В исследовании участвовало по 20 особей моллюсков *R. auricularia* и *L. stagnalis*, их разделяли на две равные группы (по 10 особей) для участия в экспериментах с двумя разными типами микропластика, моллюски *B. baicalensis* (13 особей) участвовали в эксперименте только с фрагментами микропластика. Моллюсков первых двух видов собирали вручную в летнее время (июнь 2021 г.): *R. auricularia* у береговой линии в районе пос. Большие Коты (Южный Байкал), *L. stagnalis* у береговой линии в заливе р. Ангара (в районе пос. Молодежный). Моллюсков *B. baicalensis* ловили в летнее время с помощью ловушки, установленной на глубине 30 м в районе пос. Большие Коты. Лабораторные условия для содержания моллюсков приближали к естественным, во всех аквариумах воду аэрировали, соблюдали световой режим дня и ночи, обеспечивали постоянный уровень температуры: 15 °С для особей *R. auricularia* и *L. stagnalis*, и 6 °С для *B. baicalensis*. В экспериментах использовали байкальскую бутилированную воду. До начала экспериментов моллюсков акклиматизировали в течение 7 сут и не кормили в течение 24 ч.

Все эксперименты проводили по методике, описанной в работе (Ehlers et al., 2020). К началу экспериментов готовили специальную смесь для кормления, состоящую из 0.15 г пищи (корм в виде хлопьев из водорослей спирулина, нори и хлорелла для аквариумных рыб), 0.15 г желатина и 5 мг микропластика. Смесь наносили на предметное стекло. Частицы микропластика для эксперимента готовили самостоятельно в лабораторных условиях. Фрагменты полистирола получали из флуоресцентной канцелярской линейки, волокна полиэстера — из флуоресцентных швейных ниток (наименования полимеров определены

по данным от производителей). Фрагменты микропластика просеивали через мелкодисперсное сито, верхняя граница размеров фрагментов микропластика была 160 мкм. Максимальный размер волокон микропластика достигал 2000 мкм.

Эксперимент длился в течение 7 сут, каждого моллюска во время эксперимента содержали в индивидуальном аквариуме с подключенной аэрацией и постоянной температурой воды. В первые сутки в 9:00 моллюски получали подготовленную пищу, в 13:00 воду в аквариумах заменили на чистую. Далее моллюсков в течение всего эксперимента не кормили. В 15:00 и 17:00 были собраны фекалии моллюсков для подготовки препаратов. Затем экскременты собирали в 9:00, 11:00, 13:00, 15:00 и 17:00 на 2-е, 3-и и 4-е сут; и в 15:00 на 7-е сут эксперимента. После каждого сбора фекалий воду в аквариумах заменяли на чистую.

Экскременты моллюсков изымали из аквариума с помощью пинцета и помещали на предметное стекло. Затем со стекла удаляли лишнюю воду, покрывали экскременты глицерином и накрывали покровным стеклом. Всего за время эксперимента было подготовлено 386 препаратов с экскрементами моллюсков. Каждый из полученных препаратов фотографировали на цифровую камеру для оценки наличия микропластика в препаратах и степени его флуоресценции. Степень флуоресценции подразделяли на сильную, среднюю, слабую, либо полностью отсутствующую по визуальной оценке яркости флуоресценции (рис. 1) в соответствии с методикой (Ehlers et al., 2020).

Для оценки остаточного количества микропластика в организме животных моллюсков по окончании эксперимента фиксировали в 96%-ном спирте, затем их мягкие ткани растворяли в индивидуальных пробирках при помощи 36.6%-ной перекиси водорода и фильтровали через фильтровальную бумагу. Полученные фильтры исследовали под флуоресцентным микроскопом при увеличении $\times 100$. Количество микропластика подсчитывали во всех 53 препаратах с фильтрами.

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программного обеспечения “RStudio”. Для корреляционного анализа использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R_s).

В эксперименте с улитками *R. auricularia* было получено 144 препарата с экскрементами моллюсков (73 — с фрагментами полистирола, 71 — с волокнами полиэстера). В эксперименте с фрагментами микропластика флуоресценция чаще всего была средней или слабой, в эксперименте с волокнами в большинстве случаев отсутствовала (табл. 1). В эксперименте с особями *L. stagnalis* исследовали 175 препаратов (91 с фрагментами микропластика, 84 с волокнами). У этого вида и в эксперименте с фрагментами, и в экспери-

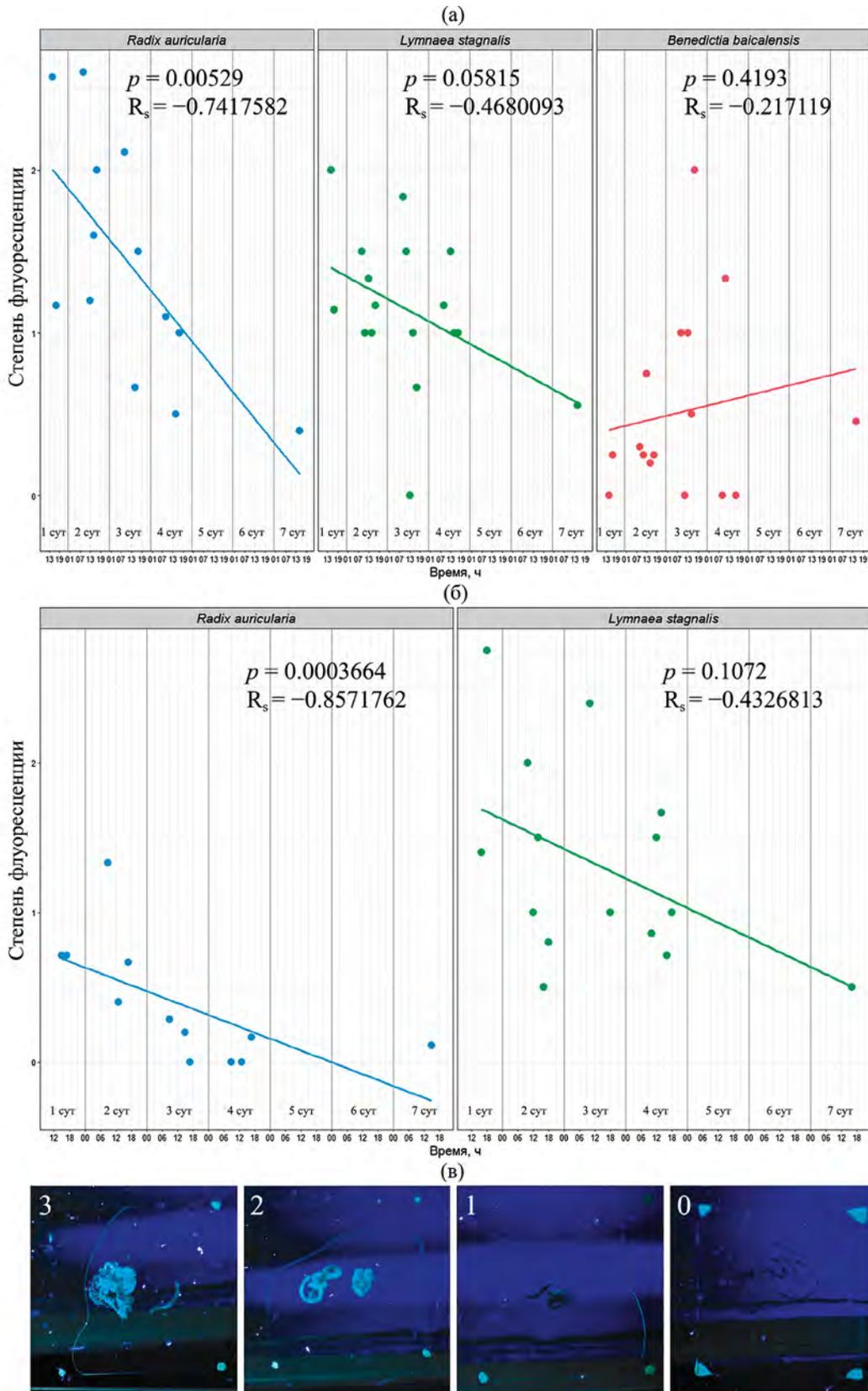


Рис. 1. Корреляционный анализ данных эксперимента по выведению фрагментов (а) и волокон (б) микропластика (R_s — коэффициент корреляции) и степень флуоресценции полученных препаратов (в): 3 — сильная, 2 — средняя, 1 — слабая, 0 — отсутствует).

менте с волокнами в основном наблюдали слабую флуоресценцию. За время эксперимента с *B. baicalensis* (67 препаратов) в большинстве случаев флуоресценция отсутствовала (табл. 1).

Корреляционный анализ показал статистически достоверную отрицательную связь между количеством частиц микропластика в фекалиях моллюсков и течением времени только у особей *R. auricularia* ($R_s = -0.74$, $p = 0.005$) (рис. 1а). Для *L. stagnalis* получена недостоверная отрицательная корреляция ($R_s = -0.47$, $p = 0.058$), а для *B. baicalensis* корреляция была положительна и недостоверна ($R_s = 0.2$, $p = 0.42$), что, возможно, связано с особенностями эндемичного вида. У *B. baicalensis* как у эндемика холодноводного водоема могут замедляться процессы метаболизма, по сравнению с двумя относительно теплолюбивыми видами. В опытах с волокнами микропластика для особей *R. auricularia* выявлена достоверная отрицательная корреляция ($R_s = -0.86$, $p = 0.0004$), а для особей *Lymnaea stagnalis* — отрицательная и недостоверная ($R_s = -0.43$, $p = 0.11$) (рис. 1).

Следует отметить, что в эксперименте, проведенном с особями *R. balthica* (L., 1758) были получены аналогичные результаты (Ehlers et al., 2020). Моллюски воспринимали частицы микропластика (фрагменты полистирола, волокна полиакрила) в качестве пищи и выводили их из организма естественным путем. По визуальной оценке флуоресценции частиц микропластика в препаратах с экскрементами моллюсков, количество микропластика в ходе эксперимента постепенно уменьшалось. После растворения моллюсков, участвовавших в эксперименте, в их организме также были обнаружены остаточные частицы микропластика.

Исследования, проведенные с участием моллюсков разных размеров и стратегий питания, собранных в полевых условиях, свидетельствуют, что брюхоногие моллюски аккумулируют в своем организме больше частиц микропластика, чем двусторчатые (Naji et al., 2018). В моллюсках, собранных в их естественных условиях обитания, были обнаружены частицы микропластика раз-

ных размеров и типов (Naji et al., 2018). Большая часть микропластика состояла из волокон (>50%) и фрагментов (26%). Из выделенных трех размерных групп микропластиков наибольший процент приходился на микропластики наименьшего размера — от 10 до 25 мкм, что вполне логично, если учитывать последние исследования. Например, в оз. Байкал зарегистрирован высокий уровень загрязнения частицами микропластика мелкого размера (до 330 мкм), который ранее не учитывали (Moore et al., 2022). По результатам другого исследования (Abidli et al., 2019), в брюхоногих моллюсках, на примере видов *Bolinus brandaris* (L., 1758) и *Hexaplex trunculus* L., 1758, в естественных условиях чаще всего встречаются именно волокна микропластика, однако их размер существенно больше — от 0.1 до 1 мм. Следует отметить, что обнаружение в моллюсках волокон микропластика не зависит от уровня урбанизации и управления отходами на отдельных территориях, они встречаются в моллюсках, обитающих в водоемах и Африки, и Германии (Akindele et al., 2019).

Таким образом, самым часто встречаемым типом пластика в моллюсках из естественных мест обитания можно назвать именно волокна. Однако результаты нашего исследования после растворения моллюсков показали, что волокна полностью вывелись (табл. 2), за исключением случая, где наблюдали одно волокно размером 1100 мкм. На это могло повлиять несколько факторов: недостаточно большое количество волокон в пище, приготовленной для моллюсков; слишком большой размер волокон, из-за чего их поглощалось мало; либо за счет своей продолговатой формы они легко покидали организм (по сравнению с фрагментами, которые могли повреждать стенки желудочно-кишечного тракта). С учетом данного анализа и проведенных экспериментов, вероятно, для дальнейших лабораторных экспериментов следует выбирать волокна (и частицы микропластика в целом) меньшего размера, либо проводить эксперименты, ранжируя частицы по размерам с учетом как наиболее мелких фракций, так и наиболее крупных. Также, в дальнейшем

Таблица 1. Степень флуоресценции микропластика у разных видов брюхоногих моллюсков

Тип МП	Таксон	Степень флуоресценции				Всего препаратов
		сильная	средняя	слабая	отсутствует	
Ф	<i>Radix auricularia</i>	12	25	24	12	73
	<i>Lymnaea stagnalis</i>	3	25	53	10	91
	<i>Benedictia baicalensis</i>	0	8	17	42	67
В	<i>Radix auricularia</i>	2	7	13	49	71
	<i>Lymnaea stagnalis</i>	13	20	34	18	85

Примечание. МП — микропластик, Ф — фрагменты, В — волокна.

следует уделить внимание процессам накопления и фрагментирования частиц микропластика, поскольку из-за процесса фрагментации поглощенные более крупные частицы будут измельчены, и в таком виде смогут проникнуть сквозь стенки пищеварительного тракта и накопиться в тканях (Mateos-Cárdenas et al., 2020; Annenkov et al., 2021). Это может привести к длительному воздействию микропластика на моллюска, которое может вызвать негативные физиологические последствия для организма (Horton et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные лабораторные эксперименты показали, что брюхоногие моллюски исследованных видов способны поглощать частицы микропластика, воспринимая их в качестве пищи (не исключено, что это может быть результатом неизбирательного поглощения), и выводить их из организма естественным путем. Частицы микропластика присутствовали в фекалиях через 4 ч с момента кормления микропластиком, на 2-е сут при отсутствии кормления количество частиц по оценке степени флуоресценции было максимальным, далее с каждым днем уменьшалось. По визуальной оценке, в препаратах с экскрементами моллюсков хорошо прослеживалось уменьшение количества микропластика с течением времени. Однако статистический анализ подтвердил эти наблюдения только

для вида *Radix auricularia* ($R_s = -0.74, p = 0.005$), что может свидетельствовать о видоспецифичном характере скорости выведения частиц микропластика и невозможности экстраполировать полученные результаты даже на близкородственные виды. Учитывая полученные коэффициенты корреляции, данное утверждение носит предположительный характер и нуждается в дальнейшей проверке. После окончания опытов в теле моллюсков оставались фрагменты микропластика. По-видимому, времени, выделенного для эксперимента, было недостаточно для полного выведения частиц из организма, причем, различные по морфологической структуре частицы выводятся с разной скоростью.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Проекта Министерства науки и высшего образования РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Климова Я.С., Чуйко Г.М., Песня Д.С. и др. 2020. Биомаркеры окислительного стресса пресноводных двустворчатых моллюсков (обзор) // Биология внутр. вод. № 6. С. 612.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220060091>
- Русинек О.Т., Тахтеев В.В., Ходжер Т.В. и др. 2012. Байкаловедение. Новосибирск: Наука.

Таблица 2. Количество микропластика, оставшегося в мягких тканях моллюсков разных видов (в частицах)

№ моллюска	Фрагменты			Волокна	
	<i>Radix auricularia</i>	<i>Lymnaea stagnalis</i>	<i>Benedictia baicalensis</i>	<i>Radix auricularia</i>	<i>Lymnaea stagnalis</i>
1	200	449	859	0	0
2	158	318	660	0	0
3	405	299	683	0	0
4	244	207	935	0	0
5	467	1263	659	0	0
6	498	636	1173	0	0
7	203	1353	1235	0	0
8	135	1155	781	0	1
9	69	707	924	0	0
10	453	1789	839	0	0
11	—	—	958	—	—
12	—	—	693	—	—
13	—	—	427	—	—
Среднее значение	283	818	833	0	0.1
Ошибка среднего	±49.6	±170.5	±61.1	0	±0.1

Примечание. “—” — данные отсутствуют.

- Abidli S., Lahbib Y., el Menif N.T.* 2019. Microplastics in commercial molluscs from the lagoon of Bizerte (Northern Tunisia) // *Mar. Pollut. Bull.* V. 142. P. 243. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.03.048>
- Akindele E.O., Ehlers S.M., Koop J.H.E.* 2019. First empirical study of freshwater microplastics in West Africa using gastropods from Nigeria as bioindicators // *Limnologia.* V. 78. e125708. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125708>
- Annenkov V.V., Danilovtseva E.N., Zelinskiy S.N. et al.* 2021. Submicro- and nanoplastics: How much can be expected in water bodies? // *Environ. Pollut.* V. 278. e116910. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116910>
- Ehlers S.M., Maxein J., Koop J.H.E.* 2020. Low-cost microplastic visualization in feeding experiments using an ultraviolet light-emitting flashlight // *Ecol. Res.* V. 35. P. 265. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12080>
- Horton A.A., Newbold L.K., Palacio-Cortés A.M. et al.* 2020. Accumulation of polybrominated diphenyl ethers and microbiome response in the great pond snail *Lymnaea stagnalis* with exposure to nylon (polyamide) microplastics // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* V. 188. e109882. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109882>
- Il'ina O.V., Kolobov M.Y., Il'inskii V.V.* 2021. Plastic pollution of the coastal surface water in the middle and southern Baikal // *WARE.* V. 48(1). P. 56. <https://doi.org/10.1134/S0097807821010188>
- Karnaukhov D., Biritskaya S., Dolinskaya E. et al.* 2020. Pollution by macro- and microplastic of large lacustrine ecosystems in Eastern Asia // *Pollut. Res.* V. 36(2). P. 440.
- Karnaukhov D., Biritskaya S., Dolinskaya E. et al.* 2022. Distribution features of microplastic particles in the Bolshiye Koty Bay (Lake Baikal, Russia) in winter // *Pollution.* V. 8(2). P. 435. <https://doi.org/10.22059/POLL.2021.328762.1159>
- Mateos-Cárdenas A., O'Halloran J., van Pelt F.N.A.M. et al.* 2020. Rapid fragmentation of microplastics by the freshwater amphipod *Gammarus duebeni* (Lillj.) // *Sci. Rep.* V. 10. e12799. P. 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69635-2>
- Meyer M.F., Ozersky T., Woo K.H. et al.* 2022. A unified dataset of collocated sewage pollution, periphyton, and benthic macroinvertebrate community and food web structure from Lake Baikal (Siberia) // *Limnol. Oceanogr. Lett.* V. 7. P. 62. <https://doi.org/10.6073/pasta/9554b7f19ddd4a614e854f18be978dca>
- Moore M.V., Yamamuro M., Timoshkin O.A. et al.* 2022. Lake-wide assessment of microplastics in the surface waters of Lake Baikal, Siberia // *Limnology.* V. 23. P. 265. <https://doi.org/10.1007/s10201-021-00677-9>
- Naji A., Nuri M., Vethaak A.D.* 2018. Microplastics contamination in molluscs from the northern part of the Persian Gulf // *Environ. Pollut.* V. 235. P. 113. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.12.046>

The Ability of Gastropods of Lake Baikal to the Feeding and Excretion of Microplastic Particles with Different Morphological Structures

S. A. Biritskaya¹, E. M. Dolinskaya¹, M. A. Maslennikova¹, L. B. Bukhaeva¹,
V. A. Pushnitsa¹, Ya. K. Ermolaeva¹, A. V. Lavnikova¹, D. I. Golubets¹, S. A. Nazarova²,
D. Yu. Karnaukhov^{1,*}, E. A. Silow¹

¹Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

²Zoological Institute Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Studies of the pollution of Lake Baikal with microplastic particles have been started quite recently. Almost all research is focused on the assessment of surface water pollution, while the impact of microplastics on Baikal organisms remains unexplored. We conducted a laboratory experiment involving three species of gastropod mollusks, the Palearctic *Lymnaea stagnalis* (L., 1758) and *Radix auricularia* (L., 1758), as well as the Baikal endemic *Benedictia baicalensis* (Gerstfeldt, 1859). Two types of microplastics were used in the experiment: fragments of polystyrene and polyester fibers, prepared independently in the laboratory. These plastic particles, along with the food mixture, were placed in aquariums with mollusks. In total, as a result of the experiment, 386 preparations with mollusk excrement were obtained, of which 144 preparations were for the *Radix auricularia* species, 176 for the *Lymnaea stagnalis* species, and 67 for the *Benedictia baicalensis* species, the experiment with the latter species was carried out only with microplastic fragments. All preparations were analyzed according to the degree of fluorescence. The data were statistically processed using Spearman's rank correlation coefficient. The data obtained allowed us to conclude that gastropods of these species are able to absorb microplastic particles and remove them from the body. However, the rate of removal of microplastic particles from the body of a mollusk is species-specific, and also directly depends on the morphological structure of microplastic particles.

Keywords: microplastics, gastropods, microplastic fibers, microplastic fragments, water pollution, Lake Baikal

УДК 57.04:579.6

ВЫДЕЛЕНИЕ, ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОМИЦЕТА *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 С АЛЬГИЦИДНОЙ АКТИВНОСТЬЮ

© 2024 г. Н. Г. Медведева^{а,*}, Т. Б. Зайцева^а, И. Л. Кузикова^а,
О. Г. Тимофеева^а, И. С. Чернов^а

^аСанкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: ngmedvedeva@gmail.com

Поступила в редакцию 15.05.2023 г.

После доработки 26.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Новый штамм микромицета SR–1.3, обладающий альгицидными свойствами, выделен из воды оз. Сестрорецкий разлив в период активной вегетации цианобактерий. По совокупности морфолого-культуральных характеристик и результатов секвенирования ITS региона ДНК штамм SR–1.3 идентифицирован как *Penicillium chrysogenum*. Штамм SR–1.3 проявлял альгицидную активность по отношению к цианобактериям и зеленым водорослям. Отмечен дозозависимый и видоспецифичный характер альгицидного действия штамма *P. chrysogenum* SR–1.3. Наибольшую чувствительность к воздействию штамма SR–1.3 проявили цианобактерии. При содержании в среде 10% объема культуральной жидкости или фильтрата штамма микромицета отмечен 100%-ный лизис цианобактерий. Альгицидный эффект штамма SR–1.3 в отношении зеленых водорослей достигал 30–70% в зависимости от культуры. По уровню чувствительности к альгицидному воздействию SR–1.3 тест-объекты можно расположить в ряд *Planktothrix agardhii* > *Microcystis aeruginosa* > *Aphanizomenon flos-aquae* = *Anabaena cylindrica* > *Scenedesmus quadricauda* > *Oocystis parva*. Ингибирующее действие мицелия штамма SR–1.3 на рост цианобактерий и зеленых водорослей не превышало 3–6%. На основании полученных результатов сделан вывод о непрямом механизме альгицидного действия *P. chrysogenum* SR–1.3 путем экскреции в среду метаболитов, ингибирующих и/или лизирующих клетки цианобактерий и зеленых водорослей. При культивировании токсигенных штаммов *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii* на среде, содержащей экзотоксины штамма SR–1.3, концентрации микроцистинов в среде снижались по сравнению с контрольными вариантами в 3.3 и 1.8 раза соответственно. Выявлено свойство *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 удалять из среды культивирования высокотоксичный микроцистин-LR. Установлено снижение содержания MC-LR с 1.2 мкг/мл до 0.79 за 48 ч в процессе культивирования штамма SR–1.3 на среде с микроцистином.

Ключевые слова: микромицет, цианобактерии, зеленые водоросли, альгицидные свойства, микроцистины, биодеградация

DOI: 10.31857/S0320965224030103, **EDN:** ZPFWIG

ВВЕДЕНИЕ

Проблема массового развития цианобактерий, в том числе токсигенных, — актуальная проблема для водоемов Северо-Запада России, в том числе для оз. Сестрорецкий разлив. Данное озеро расположено в черте г. Санкт-Петербурга в непосредственной близости от Финского залива. Площадь его поверхности 1100 га, средняя глубина 1.6 м. Озеро используют в рекреационных целях, уровень его трофности соответствует гипертрофному водоему (Chernova et al., 2016). Ежегодно в периоды активной вегетации цианобактерий от-

мечают доминирование в планктоне токсигенных видов цианобактерий рода *Microcystis*, *Planktothrix agardhii* и *Aphanizomenon flos-aquae*. В разные годы в озере детектировано до 14 вариантов микроцистинов, в том числе высокотоксичный микроцистин MC-LR (Chernova et al., 2016; Воякина и др., 2020).

Микроцистины, относящиеся к циклогептапептидам, — широко распространенные и часто встречающиеся цианотоксины во всем мире. Микроцистины гепатотоксичны, способствуют развитию онкологических заболеваний (Zhou et al., 2021). Согласно рекомендациям ВОЗ, концентрация наиболее токсичного MC-LR в питьевой воде

Сокращения. Хл *a* — хлорофилл *a*.

не должна превышать 1 мкг/л (Cyanobacterial..., 2020). В водоемах концентрации микроцистинов обычно ≤ 10 мкг/л, хотя в ряде случаев детектированы сверхвысокие концентрации $\geq 18\,000$ мкг/л (Chorus, Bartram, 1999; Koreivienė et al., 2013).

Благодаря циклической структуре, микроцистины устойчивы к физико-химическим воздействиям и могут сохраняться в водоемах месяцами (Rastogi et al., 2014; Li et al., 2017).

Основным механизмом разрушения микроцистинов в природных условиях является биодеструкция (Christoffersen et al., 2002). Имеются многочисленные данные о способности природных микробных сообществ деградировать микроцистины, в том числе MC-LR (Dziga et al., 2017; Lezcano et al., 2018; Medvedeva et al., 2021; Медведева и др., 2023). В условиях микрокосма установлено, что деструкция MC-LR автохтонной микробиотой происходит в образцах воды разнотипных водоемов Северо-Запада РФ, различающихся размерами, глубиной, уровнем трофности (от мезо- до гипертрофного) – озерах Сестрорецкий разлив, Нижнее Суздальское и Ладожское (Медведева и др., 2023).

Из природных объектов выделены микроорганизмы, способные ингибировать рост или лизировать клетки цианобактерий, а также деструктировать микроцистины. Большинство этих исследований посвящено бактериальным культурам (Massey et al., 2020; Medvedeva et al., 2021; Kong et al., 2022).

По исследованию процессов микологического контроля процессов роста цианобактерий и деградации микроцистинов имеются лишь единичные работы. К настоящему времени известно только 18 видов грибов, обладающих альгицидной активностью, и 6 видов, способных удалять микроцистины из растворов за счет сорбции или деструкции (Mohamed et al., 2021; Kong et al., 2022). В связи с этим, выделение из объектов окружающей среды новых штаммов грибов, обладающих альгицидными свойствами и/или способных к биодegradации микроцистинов, будет важным для понимания роли микобиоты в контроле процессов массового развития цианобактерий в природных объектах, а также использования выделенных штаммов для разработки биотехнологических способов борьбы с “цветением” водоемов и детоксикации водных объектов, загрязненных токсичными метаболитами цианобактерий.

В настоящем исследовании были поставлены следующие задачи: выделить из образца воды оз. Сестрорецкий разлив и идентифицировать штамм микромицета, обладающий альгицидными свойствами и способный биодegradировать микроцистин-LR; исследовать спектр альгицидного действия выделенного штамма; изучить механизм альгицидного (прямое/непрямое) воз-

действия штамма на культуры цианобактерий и зеленых водорослей; исследовать способность выделенного штамма удалять микроцистин-LR из среды культивирования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выделение и идентификация штамма микромицета. Штамм микромицета выделяли из образца воды, отобранного в оз. Сестрорецкий разлив в июле 2022 г. в период активной вегетации цианобактерий. Пробу воды объемом 1 л отбирали с поверхности воды и фильтровали через сетку с размером ячеек 85 мкм. Биомассу лиофилизировали и использовали для определения содержания внутриклеточных микроцистинов.

Штамм микромицета выделяли традиционным методом посева на плотную среду Чапека (2% глюкозы), содержащую стрептомицин (100 мкг/мл) в качестве селективного агента.

Идентификацию штамма SR–1.3 проводили по морфолого-культуральным признакам (Sutton et al., 1998) и методом секвенирования ITS-региона ДНК. Морфологию клеток изучали под световым микроскопом МИКМЕД-6 ЛЮМ-LED (ЛОМО, Россия) при увеличении 1000 \times . ДНК выделяли при помощи набора реактивов DiaGen (Диа-М, Россия) согласно рекомендациям производителя. ITS1–5.8S–ITS2 регион амплифицировали с помощью праймеров ITS1 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3') и ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'). Процедура амплификации и секвенирования геномной ДНК описана ранее (Kuzikova et al., 2017). Нуклеотидную последовательность ITS региона определяли на генетическом анализаторе ABI 3500xl (Applied Biosystems) в Центре коллективного пользования научным оборудованием “Геномные технологии, протеомика и клеточная биология” Всероссийского научно-исследовательского института сельскохозяйственной микробиологии. Последовательности ITS-региона штамма *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 сравнивали с соответствующими последовательностями типовых штаммов, имеющихся в базе данных GenBank, с использованием анализа BLAST в NCBI.¹ Для конструирования филогенетического дерева использовали программу MEGA-X и метод Maximum Likelihood (Kumar et al., 2018). Эволюционные расстояния рассчитывали методом maximum composite likelihood. Для оценки поддержки кластеров был выполнен Bootstrap-анализ с 1000 повторов.

Культивирование штамма SR–1.3. Штамм SR–1.3 культивировали в колбах Эрленмейера объемом 250 мл с 50 мл жидкой среды Чапека (2% глюкозы) в темновых условиях на ротаторном шейкере

¹ <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>

Certomat BS-1 при 230 об./мин, температуре $25 \pm 1^\circ\text{C}$. В качестве посевного материала использовали культуральную жидкость штамма SR–1.3 (10%), полученную культивированием споровой суспензии гриба (титр $2\text{--}3 \times 10^6$ кл./мл) в течение 3 сут в указанных выше условиях.

Культивирование цианобактерий и зеленых водорослей. В качестве тест-культур использовали цианобактерии *Anabaena cylindrica* Lemm. (HPDP), *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Bornet & Flahault (CALU 1033), *Microcystis aeruginosa* Kütz. (CALU 973), *Planktothrix agardhii* Gom Anagnostidis et Komarek (CALU 1113) и зеленые водоросли *Oocystis parva* W. & G.S. West (CALU 391), *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Vreb. (CALU 1248). Все культуры, за исключением штамма *Anabaena cylindrica*, предоставленного нам Институтом гидробиологии НАН Украины, получены из Ресурсного центра “Культивирование микроорганизмов” Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета (Россия).

Цианобактерии и зеленые водоросли культивировали на среде BG11 в условиях, описанных ранее (Зайцева, Медведева, 2022). Рост цианобактерий и зеленых водорослей контролировали по содержанию Хл *a*. Экстракцию Хл *a* из клеток тест-культур проводили 90%-ным ацетоном при температуре 4°C в течение 24 ч. Содержание Хл *a* рассчитывали по формуле Хл *a* (мг/л) = $(11.85 \times A_{664}) - (1.54 \times A_{647}) - (0.08 \times A_{630})$ (Jeffrey, Humphrey, 1975). Оптические плотности ацетоновых экстрактов при длинах волн 630, 647 и 664 нм определяли на спектрофотометре Genesys 10UV scanning (Thermo Spectronic, США).

Изучение альгицидных свойств штамма SR–1.3. Клетки цианобактерий и зеленых водорослей экспоненциальной фазы роста вносили в 250 мл колбы Эрленмейера, содержащие 100 мл среды BG11, в количествах, соответствующих 0.197 ± 0.012 мг/л Хл *a*.

Для определения альгицидного эффекта штамма SR–1.3 в колбы опытных вариантов вносили культуральную жидкость (10% объема), нативный раствор (0.5, 1.0, 5.0 и 10% объема) и отмытую биомассу микроциста, количество которой соответствовало 10% культуральной жидкости (0.09 ± 0.01 г а.с.б./колба)². Колбы с цианобактериями и зелеными водорослями без внесения штамма SR–1.3 использовали в качестве контрольных (Контроль 1). В качестве Контроля 2 была тест-культура без внесения штамма SR–1.3 с добавлением среды Чапека (10% по объему). Для уравнивания объемов среды во все колбы, за исключением вариантов с 10% культуральной жидкости и нативного раствора, вносили соответствующие объемы среды BG11.

В процессе культивирования ежедневно отбирали пробы для определения содержания Хл *a*.

Альгицидный эффект (*A*, %) рассчитывали по формуле:

$$A, \% = 100 \times (C_k - C_0) / C_k,$$

где C_k и C_0 – концентрации Хл *a* в контрольных и опытных вариантах соответственно.

Для определения влияния фильтрата микроциста SR–1.3 на содержание в среде микроцистинов, синтезируемых токсигенными штаммами *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii*, цианобактерий выращивали в течение 96 ч в описанных выше условиях на среде BG11, содержащей фильтрат SR–1.3 в концентрации 10% объема. В качестве контрольных использовали культуры цианобактерий, выращенные на среде BG11 без внесения фильтрата.

Получение сырца микроцистина-LR (MC-LR). Для получения сырца MC-LR штамм *Microcystis aeruginosa* CALU 973 культивировали в представленных выше условиях в течение 14 сут. Биомассу цианобактерий отделяли центрифугированием (6000 об./мин) и лиофилизировали. Размороженную биомассу (1 г) смешивали с 20 мл 80%-ного водного метанола и обрабатывали ультразвуком (частота 40 КГц) в ультразвуковой ванне DA-963 (КНР) в течение 1 ч. Полученную смесь центрифугировали 10 мин при $+4^\circ\text{C}$. Супернатант концентрировали на роторном испарителе при 40°C и разбавляли 20 мл дистиллированной воды. Полученный сырец MC-LR хранили при -20°C .

Определение микроцистинов. Количественное содержание микроцистинов определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии – масс-спектрометрии с использованием масс-спектрометра высокого разрешения (30000) LTQ Orbitrap XL (Thermo Fisher Scientific, Сан-Хосе, США) с жидкостным хроматографом серии LC-20 Prominence (Shimadzu, Japan). Для извлечения целевых соединений из клеток применяли экстракцию 75%-ным водным раствором метанола под действием ультразвука. Внеклеточные микроцистины выделяли методом твердофазной экстракции на картриджах Oasis HLB (60 mg, Waters, Milford, Massachusetts, USA). Идентификацию и количественное определение проводили согласно установленным временам удерживания (с ошибкой ≤ 0.3 мин), точным значениям *m/z* ионов $[M + H]^+$ (точность определения масс ≤ 5 ppm) (Медведева и др., 2023).

Удаление MC-LR штаммом SR–1.3 из среды культивирования. Культивирование штамма SR–1.3 проводили в описанных выше условиях. Сырец MC-LR вносили в питательную среду в виде водного раствора, создавая концентрацию 1.2 мкг MC-LR/мл. Питательную среду без

² абсолютно сухая биомасса

внесения микромицета использовали в качестве абиотического контроля. Прирост биомассы штамма SR–1.3 определяли массовым методом. Инкубирование проводили в течение 7 сут при 25°C и 230 об./мин. По окончании процесса биомассу отделяли центрифугированием, в супернатанте определяли количество MC-LR.

Статистическая обработка результатов. Статистическую значимость различий при попарном сравнении вариантов оценивали с помощью U-критерия Манна–Уитни, для множественных сравнений использовали тест Краскела–Уолиса, различия считали значимыми при $p < 0.05$. В таблицах и на графиках полученные данные представлены как среднее значение (\pm стандартное отклонение) ($M \pm SD$) трех независимых повторов каждого варианта с тремя параллельными повторностями в каждом ($n = 3$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В пробе биомассы из образца воды, отобранной в период массового развития цианобактерий в оз. Сестрорецкий разлив определено содержание микроцистинов в количестве 2.86 мкг/л. Всего зарегистрировано семь структурных вариантов микроцистинов, в том числе высокотоксичный MC-LR:

Микроцистин, мкг/л	Содержание
MC-LR	0.180
[D-Asp ³]MC-LR	0.123
[D-Asp ³]MC-RR	1.934
[D-Asp ³]MC-YR	<0.001
MC-RR	0.569
MC-YR	0.048
MC-WR	0.004
Всего	2.86

В наибольшем количестве (66%) в пробе сохранился деметилированный вариант [D-Asp³]MC-RR.

Из отобранного образца воды выделен штамм SR–1.3, который на плотной питательной среде Чапека с 2% глюкозы через 7 сут при температуре 25°C образует низкие, бархатистые колонии диаметром 35–37 мм. Колонии с серовато-голубоватым центром и белой периферической частью. Экссудат от ярко-желтого до желто-коричневого цвета. Наблюдается выделение растворимого желтого пигмента. Гифы септированные. Конидиеносцы 200–300 мкм, с тонкими гладкими стенками. Конидии от эллиптических до шаровидных, гладкие, 2.6–3.9 мкм.

С помощью метода секвенирования показано, что последовательность ITS штамма SR–1.3 имеет максимальное сходство (100%) с ближайшими типовыми штаммами микромицетов рода *Penicillium* — *P. tardochrysogenum* strain CBS 132200 и *P. chrysogenum* strain CBS 306.48. (рис. 1). По совокупности морфолого-культуральных свойств и результатов секвенирования рДНК изолят SR–1.3 идентифицирован как *Penicillium chrysogenum*.

Штамм SR–1.3 проявлял альгицидную активность по отношению к исследуемым цианобактериям и зеленым водорослям. Следует отметить, что статистически значимых различий в росте тест-культур в вариантах Контроль 1 и Контроль 2 не выявлен ($p > 0.05$).

При внесении в среду культивирования BG11 10% (по объему) культуральной жидкости или фильтрата штамма микромицета альгицидный эффект в отношении цианобактерий и зеленых водорослей через 48 ч достигал 100 и 30–70% соответственно. Статистически значимых различий между альгицидными эффектами культуральной жидкости или фильтрата штамма SR–1.3 не выявлено ($p > 0.05$). Ингибирующее действие мицелия микромицета на рост всех тест-культур было значительно ниже и не превышало 3–6% ($p < 0.05$) (рис. 2).

Величина и характер альгицидного эффекта (ингибирование роста или лизис) фильтрата штамма SR–1.3 зависели от его концентрации и вида тест-культуры (рис. 3). Наиболее чувствительными к воздействию компонентов фильтрата микромицета оказались токсигенные штаммы цианобактерий *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii*. Внесение в среду BG11 5% и 10% фильтрата штамма SR–1.3 приводило к 100%-ному лизису клеток этих цианобактерий. Аналогичный эффект отмечен и для двух других цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena cylindrica* при внесении в среду культивирования 10%-ного фильтрата выделенного штамма. В меньшей концентрации (1%) фильтрат либо не оказывал статистически значимого влияния на рост цианобактерий (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena cylindrica*), либо приводил к ингибированию роста (*Microcystis aeruginosa*) или лизису клеток цианобактерий (*Planktothrix agardhii*) (рис. 4).

В случае с зелеными водорослями *Oocystis parva* и *Scenedesmus quadricauda* литическое действие фильтрата штамма SR–1.3 наблюдали только при его высокой концентрации — 10%. Однако в этом случае полного лизиса клеток не происходило, содержание Хл *a* по сравнению с контрольными вариантами было 16 и 20% соответственно.

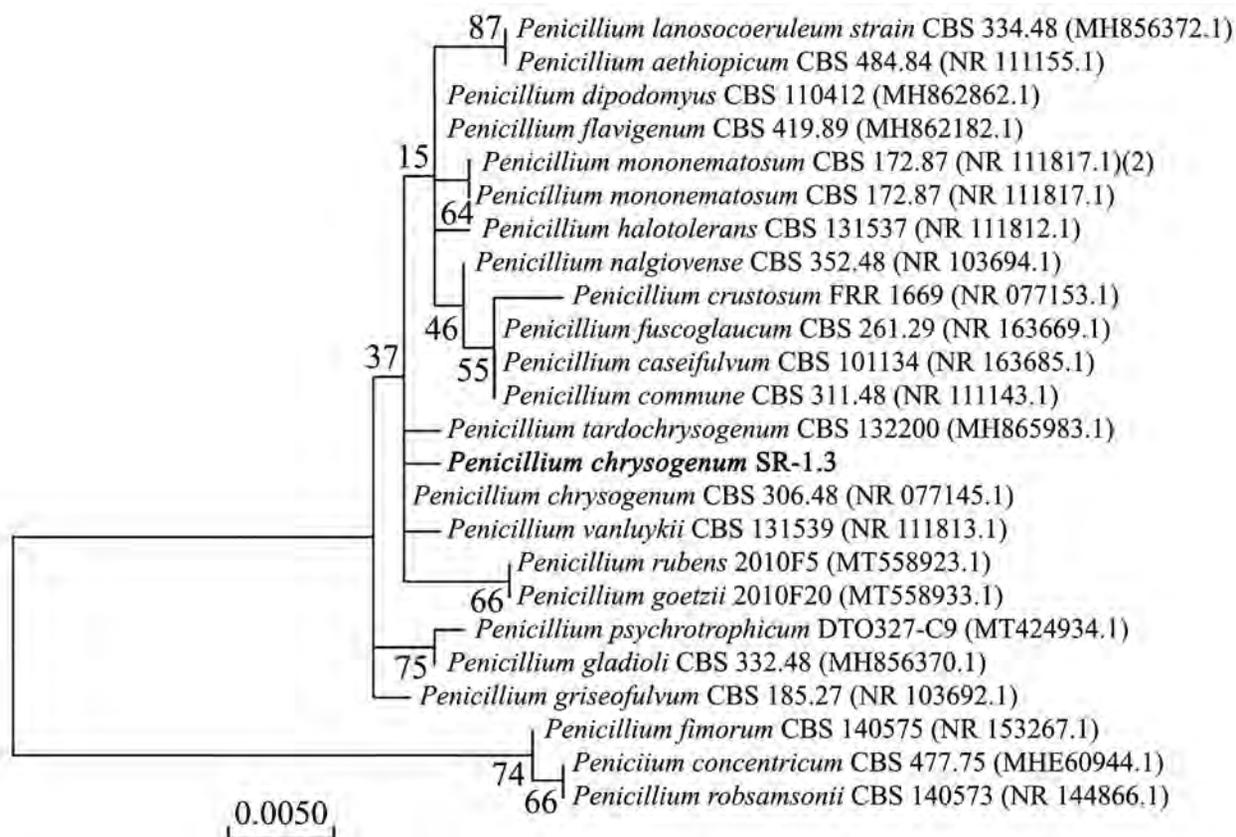


Рис. 1. Филогенетическое дерево для штамма *Penicillium chrysogenum* SR–1.3, построенное на основе последовательностей ITS-региона с использованием метода Maximum Likelihood.

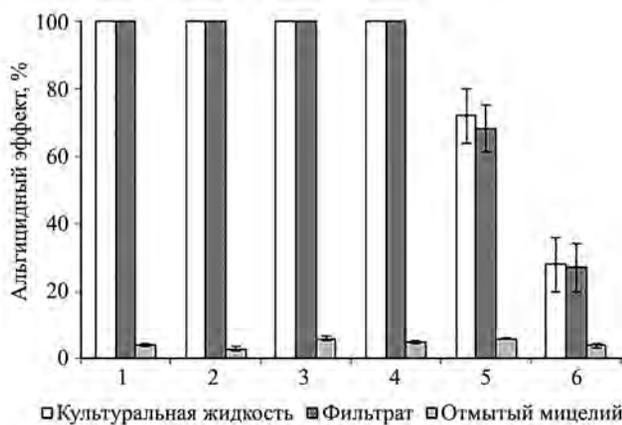


Рис. 2. Альгицидный эффект штамма SR–1.3 в отношении тест-культур после 48 ч культивирования. Здесь и на рис. 3, 1 – *Microcystis aeruginosa*; 2 – *Planktothrix agardhii*; 3 – *Aphanizomenon flos-aquae*; 4 – *Anabaena cylindrica*; 5 – *Oocystis parva*; 6 – *Scenedesmus quadricauda*. Здесь и далее результаты представлены как $M \pm SD$ трех независимых биологических повторностей.

Хл *a*, % контроля

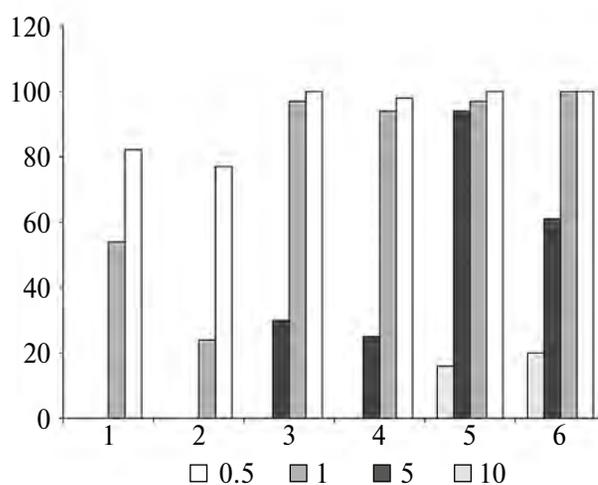


Рис. 3. Влияние фильтрата штамма SR–1.3 (0.5; 1.0; 5.0 и 10.0% объема) на тест-культуры (1–6) после 96 ч культивирования.

При меньшем содержании фильтрата (1 и 5%) содержание Хл *a* в клетках зеленых водорослей статистически достоверно не отлича-

лось от контрольного варианта у *Oocystis parva* и было ниже на 40% ($p < 0.05$) у *Scenedesmus quadricauda* при содержании фильтрата 5%.

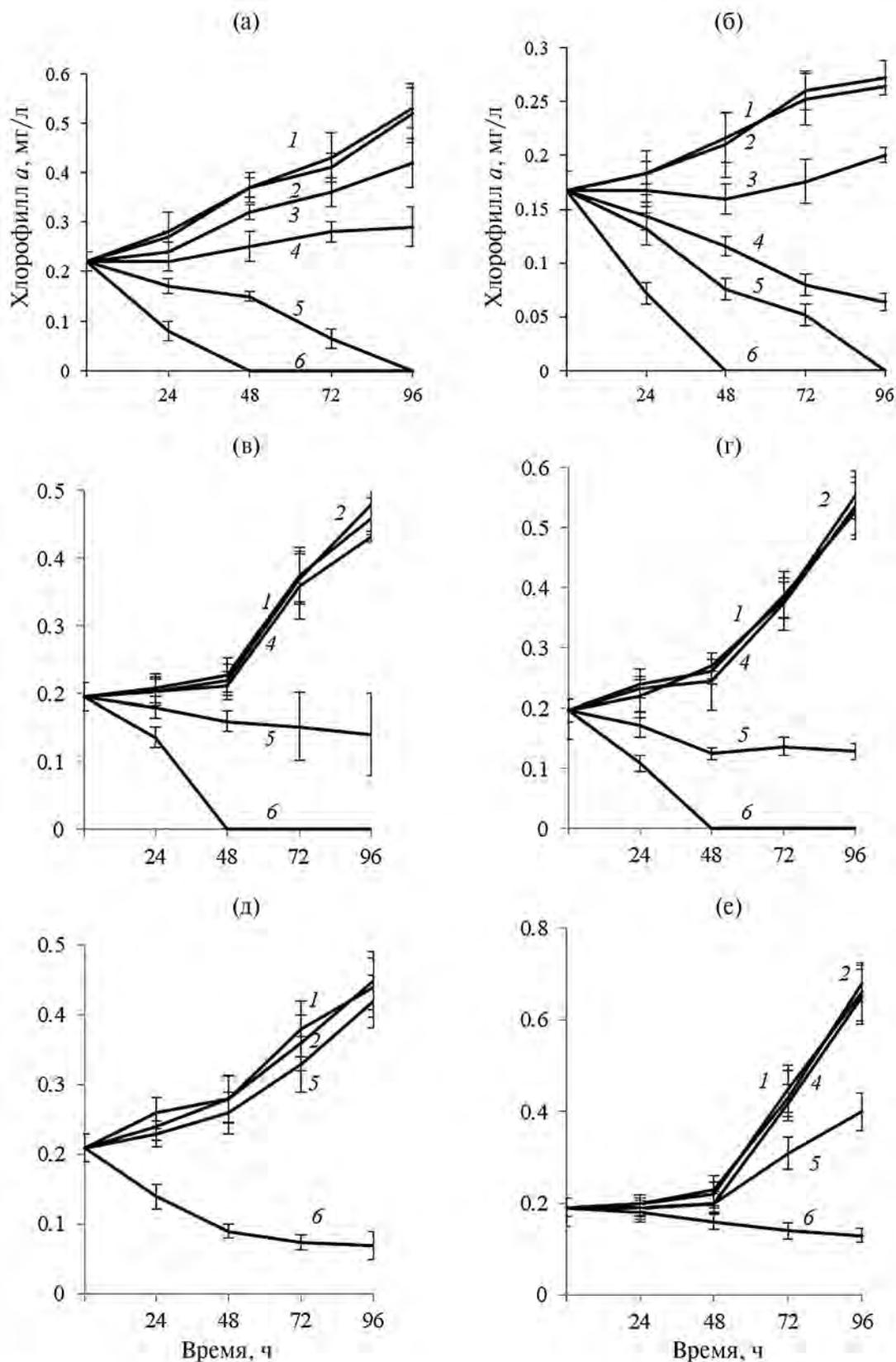


Рис. 4. Влияние фильтрата штамма SR-1.3 на рост тест-культур: а — *Microcystis aeruginosa*; б — *Planktothrix agardhii*; в — *Aphanizomenon flos-aquae*; г — *Anabaena cylindrica*; д — *Oocystis parva*; е — *Scenedesmus quadricauda*. 1 — Контроль 1; 2 — Контроль 2; 3 — 0.5% объема; 4 — 1.0%; 5 — 5.0%; 6 — 10.0%.

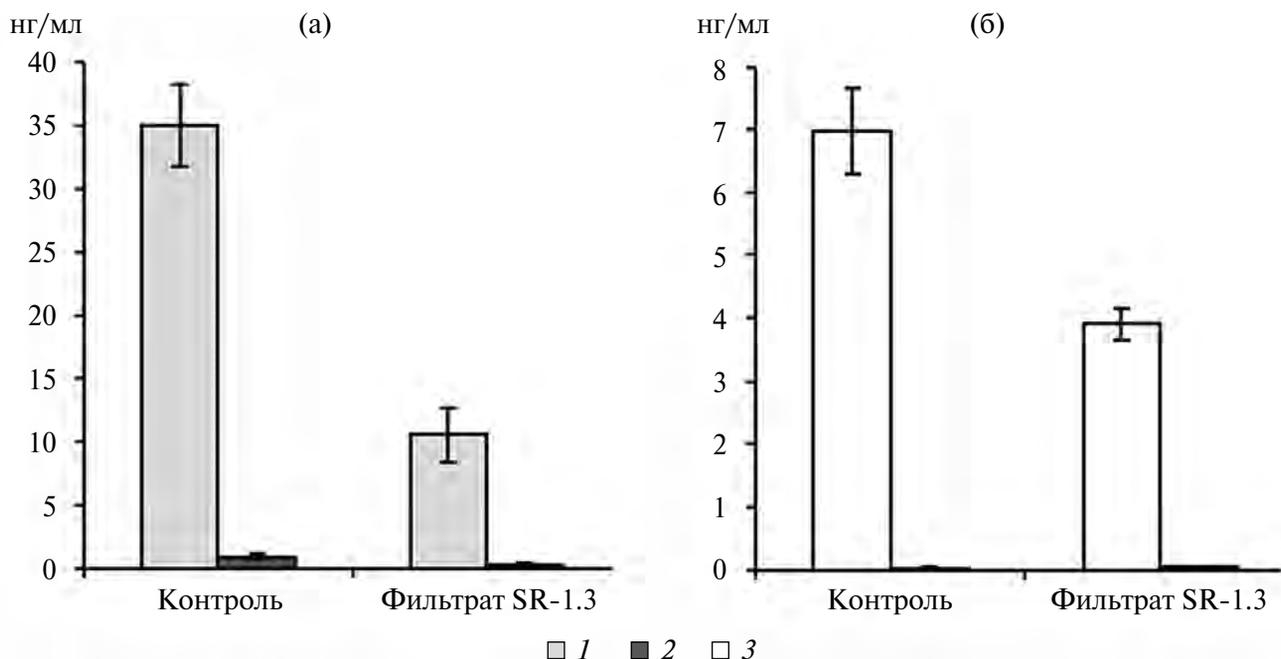


Рис. 5. Влияние фильтрата штамма SR–1.3 на содержание микроцистинов, нг/мл (ось ординат) в средах культивирования *Microcystis aeruginosa* 973 (а) и *Planktothrix agardhii* 1113 (б). 1 – MC-LR, 2 – dm-MC-LR, 3 – dm-MC-RR.

Фильтрат микромицета *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 оказывал влияние не только на рост токсигенных цианобактерий *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii*, но и на содержание микроцистинов в среде (рис. 5).

При культивировании токсигенного штамма *Microcystis aeruginosa* при добавлении фильтрата штамма SR–1.3 в количестве 10% содержание двух вариантов микроцистинов – MC-LR и его деметилированной формы dm-MC-LR – снизилось по сравнению с контрольным вариантом (без фильтрата микромицета) в >3 раза. При культивировании другого токсигенного штамма *Planktothrix agardhii* также отмечено снижение содержания основного токсина dm-MC-RR, продуцируемого штаммом. Его концентрация в среде, содержащей фильтрат штамма SR–1.3, снизилась по сравнению с контролем в 1.8 раза. Содержание другого детектированного в среде варианта токсина dm-MC-LR было невелико (0.3–0.4 нг/мл), и статистически достоверной разницы между опытным и контрольным вариантами не выявлено ($p > 0.05$).

Результаты исследования процессов удаления микроцистина-LR штаммом *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 представлены на рис. 6. Концентрация MC-LR статистически значимо не изменялась ($p > 0.05$) в абиотическом контроле (без клеток микромицета), что свидетельствует о биологической природе убыли микроцистина (рис. 6). В условиях роста культуры *P. chrysogenum* SR–1.3 отмечено снижение содержания MC-LR

на 33.6% за 48 ч культивирования. При дальнейшем инкубировании концентрация токсина статистически значимо не изменялась. Следует отметить, что в исследуемой концентрации 1.2 мкг/мл микроцистин-LR не оказывал влияния на рост микромицета SR–1.3 (рис. 6, линии 3 и 4).

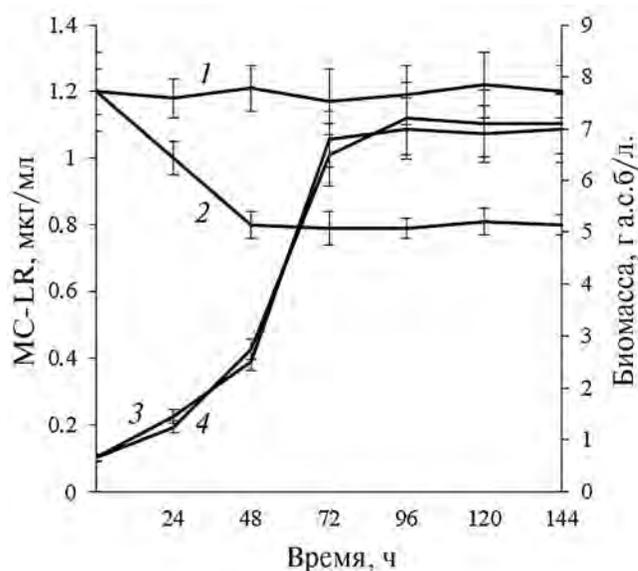


Рис. 6. Изменение концентрации MC-LR в среде культивирования *Penicillium chrysogenum* SR–1.3. 1 – абиотический контроль; 2 – мицелий штамма SR–1.3; 3 – рост штамма SR–1.3 на среде Чапека; 4 – рост штамма SR–1.3 на среде Чапека с 1.2 мкг/мл MC-LR.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из образца воды, отобранного из оз. Сестрорецкий разлив, в период активной вегетации цианобактерий и содержащего семь структурных вариантов микроцистинов в количестве 2.86 мкг/л, выделен штамм аскомицета *Penicillium chrysogenum* SR–1.3, проявляющий альгицидные свойства и способный удалять из среды высокотоксичный микроцистин MC-LR. Ранее было известно только об одном штамме *P. chrysogenum* с альгицидными свойствами, выделенном из сельскохозяйственных прудов Китая. При внесении культуральной жидкости этого гриба в количестве 3.85–6.25% в среду культивирования *Microcystis aeruginosa* через 6 сут отмечено ингибирование роста цианобактерий на 69.56% по сравнению с контролем (Han et al., 2021). Выделенный нами штамм *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 продемонстрировал более высокую альгицидную активность: в концентрации фильтрата 5% объема через 4 сут штамм SR–1.3 полностью лизировал клетки цианобактерий *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii* и на 70–75% разрушал клетки *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena cylindrica*.

По альгицидной активности штамм SR–1.3 уступает аскомицету *Trichoderma citrinoviride* Bissett, способному полностью лизировать клетки *Microcystis aeruginosa* через 24 ч и базидиомицетам *Lopharia spadicea* (Pers.) Voldin, *Phanerochaete chrysosporium* Burds, *Trichaptum abietinum* (Dicks.) Ryvarden, альгицидная активность которых достигала 100% за 39–48 ч (Jia et al., 2010; Mohamed et al., 2010; Wang et al., 2010; Zeng et al., 2015).

Альгицидное воздействие *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 не является специфическим, поскольку происходит подавление роста и лизис как у исследуемых цианобактерий, так и у зеленых водорослей *Oocystis parva* и *Scenedesmus quadricauda*. В отличие от штамма SR–1.3, дрожжи *Aureobasidium pullulans*, аскомицет *Trichoderma citrinoviride*, лизируя 100% клеток *Microcystis aeruginosa*, не оказывали ингибирующего действия на зеленые и диатомовые водоросли родов *Chlorella* и *Nitzschia* (Mohamed et al., 2014, 2020).

Ингибирующее действие альгицидных микроорганизмов (бактерий, грибов) на цианобактерии и водоросли может происходить как в результате прямого контакта клеток (прямое воздействие), так и путем выделения в среду метаболитов, обладающих ингибирующими или лизирующими свойствами (непрямое воздействие). Контактный лизис клеток цианобактерий *Microcystis aeruginosa* выявлен у базидиальных грибов *Irpex lacteus* (Han et al., 2011), *Phanerochaete chrysosporium* (Zeng et al., 2015), *Trichaptum abietinum* (Jia et al., 2010). Большинство других альгицидных грибов оказывают ингибирующее действие на рост или лизис цианобактерий посредством секреции внеклеточ-

ных соединений, которые токсичны для их клеток. Эти соединения представлены литическими ферментами (целлюлаза, β -глюканаза, протеазы и др.) (Jia et al., 2010; Dai et al., 2018; Han et al., 2020; Mohamed et al., 2020), антибиотиками (цефалоспорин, пенициллин) (Redhead, Wright, 1978; Han et al., 2021) и другими неидентифицированными метаболитами грибов, вызывающими лизис цианобактериальных клеток.

Выделение штаммом SR–1.3 в среду экзаметаболитов с альгицидными свойствами выявлено при его культивировании на среде Чапека. Низкий (3–6%) альгицидный эффект на цианобактерии и водоросли отмытого от среды Чапека мицелия штамма SR–1.3, по-видимому, объясняется тем, что выделение им экзаметаболитов в среду BG11 было незначительным. Факт, что альгицидное действие мицелия штамма SR–1.3 существенно ниже ингибирующего воздействия фильтратов культуральной жидкости, может свидетельствовать о непрямом воздействии штамма SR–1.3 на клетки цианобактерий и зеленых водорослей путем экскреции в среду метаболитов, тормозящих рост и вызывающих их лизис. В рамках настоящей работы выделение и идентификацию альгицидных метаболитов *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 не проводили, это будет предметом наших дальнейших исследований. Однако известно, что штаммы *P. chrysogenum* — продуценты пенициллинов, которые могут ингибировать рост и вызывать лизис клеток *Microcystis aeruginosa* (Han et al., 2021). Очевидно, спектр альгицидных метаболитов *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 наряду с противобактериальными антибиотиками (возможно, пенициллинового ряда), будет включать и соединения, ингибирующие рост эукариотических зеленых водорослей.

Важное свойство альгицидных микроорганизмов — их способность влиять на процессы токсинообразования цианобактериями и накопление токсинов в среде, а также деградировать алго-токсины. Известно, что альгицидные метаболиты аскомицета *P. chrysogenum* и базидиомицета *Phanerochaete chrysosporium* ингибируют экспрессию генов синтеза микроцистинов у *Microcystis aeruginosa* — *mscA*, *mscB* и *mscD*, что приводит к снижению продуктивности синтеза микроцистина (Zeng et al., 2020; Han et al., 2021).

В настоящей работе показано, что при культивировании токсигенных штаммов *M. aeruginosa* и *Planktothrix agardhii* на среде, содержащей экзаметаболиты штамма SR–1.3, концентрации микроцистинов (MC-LR, dm-MC-LR, dm-MC-RR) в среде снижаются по сравнению с контрольными вариантами в 3.3 и 1.8 раза соответственно. Вопрос, чем вызвано такое снижение — уменьшением продуктивности синтеза микроцистинов клетками цианобактерий и/или снижением

их биомассы в среде — остается открытым и требует дальнейших исследований.

В нашем исследовании показано, что штамм *Penicillium chrysogenum* SR–1.3 способен в процессе культивирования снижать содержание токсичного микроцистина-LR в среде в течение первых 48 ч эксперимента с 1.2 мкг/мл до 0.79 мкг/мл. На данном этапе исследований мы не можем объяснить почти полное прекращение снижения концентраций MC-LR в среде культивирования штамма SR–1.3 через 48 ч. Для этого необходимо провести изучение влияния MC-LR на физиологию микромицета SR–1.3. По нашим данным, MC-LR вызывает у микромицетов рода *Penicillium* окислительный стресс даже при отсутствии ингибирования их роста (Kuzikova et al., 2023). Вопрос о механизме снижения концентрации MC-LR в среде (биодеструкция и/или биоаккумуляция) в присутствии *P. chrysogenum* SR–1.3 остается открытым.

Ранее была показана способность деградировать микроцистины зигомицетом *Mucor hiemalis* (Esterhuizen-Londt et al., 2017), аскомицетом *Trichoderma citrinoviride* (Mohamed et al., 2014) и базидиомицетами *Schizophyllum commune*, *Phanerochaete chrysosporium*, *Trichaptum abietinum* (Jia et al., 2010, 2011, 2012; Zhang, Xie, 2012; Zeng et al., 2020). Следует отметить, что из их числа только три культуры — *Trichoderma citrinoviride*, *Trichaptum abietinum* и *Phanerochaete chrysosporium* обладают альгицидными свойствами по отношению к цианобактериям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из воды оз. Сестрорецкий разлив выделен штамм *Penicillium chrysogenum* SR–1.3, обладающий альгицидными свойствами и способный удалять из среды культивирования высокотоксичный микроцистин-LR. Ингибирование роста и лизис цианобактерий и зеленых водорослей обусловлены экзометаболитами, выделяемыми штаммом SR–1.3 в среду. Определение возможного механизма снижения концентрации микроцистина-LR в среде в присутствии *P. chrysogenum* SR–1.3 (биодеструкция и/или биоаккумуляция) требует дополнительных исследований. Способность *P. chrysogenum* SR–1.3 ингибировать рост и лизировать клетки цианобактерий, а также снижать концентрацию растворенного в среде микроцистина-LR позволяет рассматривать его в качестве кандидата для дальнейших исследований в процессах биоконтроля в водных объектах массового развития цианобактерий, в т. ч. токсигенных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 23-24-00140.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воякина Е.Ю., Русских Я.В., Чернова Е.Н., Жаковская З.А. 2020. Токсичные цианобактерии и их метаболиты в водоемах Северо-Запада России // Теоретическая и прикладная экология. Т. 1. С. 124.
- Зайцева Т.Б., Медведева Н.Г. 2022. Влияние биогенных элементов на рост нитчатых цианобактерий — возбудителей “цветения” воды — и синтез ими метаболитов // Биология внутр. вод. № 3. С. 290.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222030196>
- Медведева Н.Г., Зайцева Т.Б., Кузикова И.Л., Чернова Е.Н. 2023. Биодеструкция микроцистина-LR автохтонной микробиотой разнотипных водных объектов Северо-Запада России // Изв. РАН. Серия биол. № 3. С. 687.
<https://doi.org/10.31857/S1026347022600820>
- Chernova E., Russkikh I., Voyakina E., Zhakovskaya Z. 2016. Occurrence of microcystins and anatoxin-a in eutrophic lakes of Saint Petersburg, Northwestern Russia // Oceanol. Hydrobiol. V. 45. № 4.
<https://doi.org/10.1515/ohs-2016-0040>
- Chorus I., Bartram J. 1999. Toxic cyanobacteria: a guide to their public health consequences monitoring and management. London: CRC Press.
- Christoffersen K., Lyck S., Winding A. 2002. Microbial activity and bacterial community structure during degradation of microcystins // Aquat. Microb. Ecol. V. 27. № 2. P. 125.
<https://doi.org/10.3354/ame027125>
- Cyanobacterial toxins: microcystins. 2020. Background document for development of WHO Guidelines for drinking-water quality and Guidelines for safe recreational water environments. Geneva: World Health Organization 2020 (WHO/HEP/ECH/WSH/2020.6). Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO.
- Dai W., Chen X., Wang X. et al. 2018. The Algicidal fungus *Trametes versicolor* F21a eliminating blue algae via genes encoding degradation enzymes and metabolic pathways revealed by transcriptomic analysis // Front Microbiol. V. 9. P. 826.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00826>
- Dziga D., Maksylewicz A., Maroszek M. et al. 2017. The biodegradation of microcystins in temperate freshwater bodies with previous cyanobacterial history // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 145. P. 420.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.07.046>
- Esterhuizen-Londt M., Hertel S., Pflugmacher S. 2017. Uptake and biotransformation of pure commercial microcystin-LR versus microcystin-LR from a natural cyanobacterial bloom extract in the aquatic fungus *Mucor hiemalis* // Biotechnol. Lett. V. 39. № 10. P. 1537.
<https://doi.org/10.1007/s10529-017-2378-2>
- Jeffrey S.W., Humphrÿ G.E. 1975. Newspectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c, and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochim. and Physiol. Pflanz. Bd. V. 167. № 2. P. 191.
[https://doi.org/10.1016/s0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/s0015-3796(17)30778-3)
- Jia Y., Du, J., Song F. et al. 2012. A fungus capable of degrading microcystin-LR in the algal culture of

- Microcystis aeruginosa* PCC7806 // Appl. Biochem. Biotechnol. V. 166. № 4. P. 987.
<https://doi.org/10.1007/s12010-011-9486-6>
- Jia Y., Han G., Wang C. et al. 2010. The efficacy and mechanisms of fungal suppression of freshwater harmful algal bloom species // J. Hazard. Mater. V. 183. № 1–3. P. 176.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2010.07.009>
- Jia Y., Wang C., Zhao G. et al. 2011. The possibility of using cyanobacterial bloom materials as a medium for white rot fungi // Lett. Appl. Microbiol. V. 54. № 2. P. 96.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-765x.2011.03178.x>
- Han G., Feng X., Jia Y. et al. 2011. Isolation and evaluation of terrestrial fungi with algicidal ability from Zijin Mountain, Nanjing, China // J. Microbiol. V. 49. № 4. P. 562.
<https://doi.org/10.1007/s12275-011-0496-4>
- Han G., Ma H., Ren S. et al. 2020. Insights into the mechanism of cyanobacteria removal by the algicidal fungi *Bjerkandera adusta* and *Trametes versicolor* // Microbiol. Open.
<https://doi.org/10.1002/mbo3.1042>
- Han S., Zhou Q., Lilje O. et al. 2021. Inhibition mechanism of *Penicillium chrysogenum* on *Microcystis aeruginosa* in aquaculture water // J. Clean. Prod. V. 299. Article 126829.
<https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2021.126829>
- Kong Y., Wang Y., Miao L. et al. 2022. Recent Advances in the Research on the Anticyanobacterial Effects and Biodegradation Mechanisms of *Microcystis aeruginosa* with Microorganisms // Microorganisms. V. 10. Article 1136.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms10061136>
- Koreivienė J., Belous O., Kasperovičienė J. 2013. Variations of microcystins in freshwater ecosystems // Bot. Lith. V. 19(2). P. 139.
<https://doi.org/10.2478/botlit-2013-0017>
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGAX: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. V. 35. № 6. P. 1547.
<https://dx.doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Kuzikova I., Safronova V., Zaytseva T., Medvedeva N. 2017. Fate and effects of nonylphenol in the filamentous fungus *Penicillium expansum* isolated from the bottom sediments of the Gulf of Finland // J. Mar. Syst. V. 171. P. 111
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.06.003>
- Kuzikova I., Zaytseva T., Chernova E. et al. 2023. Algicidal activity and microcystin-LR destruction by a novel strain *Penicillium* sp. GF3 isolated from the Gulf of Finland (Baltic Sea) // Toxins. V. 15. P. 607.
<https://doi.org/10.3390/toxins15100607>
- Lezcano M.Á., Quesada A., El-Shehawy R. 2018. Seasonal dynamics of microcystin-degrading bacteria and toxic cyanobacterial blooms: interaction and influence of abiotic factors // Harmful Algae. V. 71. P. 19.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2017.11.002>
- Li J., Li R., Li J. 2017. Current research scenario for microcystins biodegradation — a review on fundamental knowledge, application prospects and challenges // Sci. Total Environ. V. 595. P. 615.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.285>
- Massey I.Y., Yang F.A. 2020. Mini review on microcystins and bacterial degradation // Toxins. V. 12(4). P. 268.
<https://doi.org/10.3390/toxins12040268>
- Medvedeva N.G., Kuzikova I.L. 2021. Microcystin-LR degradation by indigenous bacterial community of Rybinsk reservoir // IOP Conference Ser. “Earth and Environmental Science”. V. 834. № 1. Article 012066.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/834/1/012066>
- Mohamed Z.A., Alamri S., Hashem M., Mostafa Y. 2020. Growth inhibition of *Microcystis aeruginosa* and adsorption of microcystin toxin by the yeast *Aureobasidium pullulans*, with no effect on microalgae // Environ. Sci. Pollut. Res.
<https://doi.org/10.1007/s11356-020-09902-x>
- Mohamed Z.A., Hashem M., Alamri S.A. 2014. Growth inhibition of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and degradation of its microcystin toxins by the fungus *Trichoderma citrinoviride* // Toxicon. V. 86. P. 51.
<https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2014.05.008>
- Mohamed Z.A., Hashem M., Alamri S. et al. 2021. Fungal biodegradation and removal of cyanobacteria and microcystins: potential applications and research needs // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 28. № 28. P. 37041.
<https://doi.org/10.1007/s11356-021-14623-w>
- Rastogi R.P., Sinha R.P., Incharoensakdi A. 2014. The cyanotoxin-microcystins: current overview // Rev. Environ. Sci. Biotechnol. V. 13. P. 215.
<https://doi.org/10.1007/s11157-014-9334-6>
- Redhead K., Wright S.J. 1978. Isolation and properties of fungi that lyse blue-green algae // Appl. Environ. Microbiol. V. 35. № 35. P. 962.
<https://doi.org/10.1128/AEM.35.5.962-969.1978>
- Sutton D.A., Fothergill A.W., Rinaldi M.G. 1998. Guide to clinically significant fungi. Baltimore: Williams & Wilkins.
- Wang Q., Su M., Zhu W. et al. 2010. Growth inhibition of *Microcystis aeruginosa* by white-rot fungus *Lopharia spadicea* // Water Sci. Technol. V. 62. № 2. P. 317.
<https://doi.org/10.2166/wst.2010.214>
- Zeng G., Gao P., Wang J. et al. 2020. Algicidal Molecular Mechanism and Toxicological Degradation of *Microcystis aeruginosa* by White-Rot Fungi // Toxins. V. 12(6). P. 406.
<https://doi.org/10.3390/toxins12060406>
- Zeng G., Wang P., Wang Y. 2015. Algicidal efficiency and mechanism of *Phanerochaete chrysosporium* against harmful algal bloom species // Algal Res. V. 12. P. 182.
<https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.08.019>
- Zhang Y., Xie H.F. 2012. Study on biodegradation of microcystin-LR by white-rot fungus *S. commune* // Environ. Pollut. Control J. V. 34. P. 56.
- Zhou C., Chen H., Zhao H., Wan Q. 2021. Microcystin biosynthesis and toxic effects // Algal. Res. V. 55. Article 102277.
<https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102277>

Isolation, Identification and Characterization of the Algicidal Micromycete *Penicillium chrysogenum* SR–1.3

N. G. Medvedeva^{1,*}, T. B. Zaytseva¹, I. L. Kuzikova¹, O. G. Timofeeva¹, I. S. Chernov¹

¹St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Scientific Research Centre
for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

*e-mail: ngmedvedeva@gmail.com

A novel strain SR–1.3 with algicidal properties and the ability to remove microcystin-LR was isolated from the water of Lake Sestroretskij Razliv during the active cyanobacteria vegetation. Based on the morphological and cultural characteristics and the results of sequencing of the ITS DNA region strain SR–1.3 was identified as *Penicillium chrysogenum*. The SR–1.3 strain exhibited algicidal activity against cyanobacteria and green algae. A dose-dependent and species-specific nature of the algicidal action of the *P. chrysogenum* SR–1.3 strain has been established. Cyanobacteria showed the highest sensitivity to strain SR–1.3. The complete lysis (100%) of cyanobacteria cells was observed when 10% (vol.) of the culture liquid or the micromycete filtrate were added to the medium. The algicidal effect of strain SR–1.3 on green algae was 30–70%, depending on the culture. According to the level of sensitivity to the algicidal effect SR–1.3, the test cultures can be arranged in the series *Planktothrix agardhii* > *Microcystis aeruginosa* > *Aphanizomenon flos-aquae* = *Anabaena cylindrica* > *Scenedesmus quadricauda* > *Oocystis parva*. The inhibitory effect of the strain SR-1.3 mycelium on the cyanobacteria and green algae growth did not exceed 3–6%. Based on the obtained results a conclusion was made about the indirect mechanism of the algicidal action of *P. chrysogenum* SR–1.3 by excretion into the medium of metabolites that inhibit and/or lyse cells of cyanobacteria and green algae. When toxigenic strains of *M. aeruginosa* and *P. agardhii* were cultivated on a medium containing exometabolites of strain SR–1.3, the concentrations of microcystins in the medium decreased by 3.3 and 1.8 times, respectively, compared with control variants. The ability of *P. chrysogenum* SR–1.3 to remove highly toxic microcystin-LR from the cultivation medium was revealed. The MC-LR content was found to decrease from 1.2 µg/ml to 0.79 µg/ml over 48 hours during the cultivation of strain SR–1.3 on medium with microcystin.

Keywords: micromycete, cyanobacteria, green algae, algicidal properties, microcystins, biodegradation

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*Pelophylax ridibundus*) В ВОДОЕМАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

© 2024 г. М. Я. Чеботина^а*, В. П. Гусева^а, Д. Л. Берзин^а

^аИнститут экологии растений и животных Уральского отделения

Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

*e-mail: Chebotina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 10.11.2023 г.

Принята к публикации 15.11.2023 г.

Исследовано накопление радионуклидов ^{90}Sr , ^{134}Cs и ^{137}Cs озерной лягушкой (*Pelophylax ridibundus* Pall., 1771), обитающей в водоемах Среднего Урала. Отмечена вариабельность размерно-массовых показателей и концентраций радионуклидов в животных на обследованной территории. В отдельных представителях амфибий выявлены повышенные концентрации ^{137}Cs и ^{134}Cs по сравнению со средними значениями. На большом статистическом материале установлено достоверное снижение концентрации ^{90}Sr в лягушках с увеличением сырой массы тела. Анализ полученных данных по концентрациям ^{90}Sr и ^{137}Cs в лягушках разного пола не выявил достоверных различий в накоплении обоих радионуклидов между самцами и самками, а также в накоплении ^{90}Sr полосатыми (*striata*) и бесполосыми амфибиями. Показано, что поступление радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs из воды в организм животных значительно больше, чем из грунта, с увеличением концентрации радионуклида в среде обитания коэффициенты их перехода в организм животных снижаются.

Ключевые слова: озерная лягушка, радионуклиды ^{90}Sr , ^{134}Cs и ^{137}Cs , концентрация, гидробионты, Средний Урал

DOI: 10.31857/S0320965224030111, **EDN:** ZPCERQ

ВВЕДЕНИЕ

Интерес к озерным лягушкам (*Pelophylax ridibundus* Pall., 1771) как объекту научных исследований в значительной степени вызван их использованием для производства пищевой продукции в ряде стран мира (Китай, Вьетнам, Франция, Бельгия, Корея, Италия, Испания, Голландия и др.), где этих амфибий активно культивируют в искусственных и природных водоемах. Мировой вылов животных достигает сотни тысяч тонн в год (Otoniy et al., 2012; Желанкин, 2020). Обеспечение радиационной чистоты продукции из природных водоемов — важное условие использования амфибий для пищевых целей. Кроме того, важность их исследования объясняется тем, что лягушки служат комплексными индикаторами экологического состояния окружающей среды, поскольку большинство их видов обитает и в водной, и в наземной среде. Кожа лягушек обладает высокой чувствительностью из-за ее проницаемости для воды, газов, а также радиоактивных и химических загрязнителей, присутствующих в среде обитания.

Проблема накопления радионуклидов озерной лягушкой в Уральском регионе представляет осо-

бый интерес в связи с широким использованием радионуклидов и ионизирующих излучений в различных областях производственной деятельности человека, вследствие чего возможно неконтролируемое поступление их в окружающую среду, в том числе в природные водоемы. На территории Уральского региона расположены крупнейшие в стране энергетические объекты (ПО «Маяк», Белоярская атомная электростанция), произошла тяжелейшая радиационная катастрофа, оставившая после себя Восточно-Уральский радиоактивный след, проводились массовые подземные технологические взрывы, испытания ядерного оружия, сосредоточено производство и хранение ядерных боеприпасов, перерабатывается ядерное горючее, ведется добыча и первичная переработка урана и тория. Кроме того, регион испытывает загрязнение от природных радиоактивных источников. На фоне радиоактивного загрязнения окружающей среды в Уральском регионе регистрируют сильное загрязнение тяжелыми металлами. В связи с этим, в ряде промышленных центров и более удаленных территорий происходит загрязнение атмосферного воздуха, поверхностных и подземных вод, почв, растет заболеваемость

мость населения (Первушкина, 1998; Уткин и др., 2004; Калинин и др., 2020).

Для решения радиоэкологических проблем, возникших с развитием атомной промышленности на Урале, в ряде крупных городов (Екатеринбург, Челябинск, Озерск и др.) созданы научные центры для систематического наблюдения за состоянием окружающей среды в регионе и проведения фундаментальных научных исследований по данной проблеме. Результатом этих исследований служат монографии (Отдаленные..., 2000; Мокров, 2002, 2003; Уткин и др., 2004; Смагин, 2013; Киселев и др., 2016 и др.) и большое количество статей, опубликованных в научных журналах. Объектами исследований в работах служили различные природные среды (вода, воздух, почвы, грунты), представители растительного и животного мира (наземные и водные растения, лишайники, мышевидные грызуны, рыбы, планктон, скот и пр.), а также человек. В то же время радиоэкологические исследования озерной лягушки в Уральском регионе единичны и ограничиваются нашими работами (Берзин и др., 2020; Чеботина и др., 2021).

Озерная лягушка, один из широко распространенных чужеродных видов амфибий, случайно попала в водоемы Уральского региона и расселилась на значительной его территории. Считается, что на Урале озерная лягушка появилась в 70-е годы прошлого столетия (Топоркова и др., 1979; Вершинин, 2007а). Экологические особенности этого вида изучены и описаны в работах (Иванова, 1995; Вершинин, Иванова, 2006; Иванова, Жигальский, 2011). Благодаря высокой экологической пластичности, озерная лягушка широко распространена в водных экосистемах различных географических зон мира. Излюбленным местом ее обитания служат зоны подогрева водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций, где создаются благоприятные условия для жизни и размножения в течение всего года. Однако в условиях умеренных широт она благополучно живет и размножается при более низких температурах.

Цель работы — дать сравнительную оценку накопления радионуклидов ^{90}Sr , ^{134}Cs и ^{137}Cs озерной лягушкой *P. ridibundus*, обитающей в водных объектах Среднего Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работу проводили в конце июля 2014–2019 гг. Материалом служили озерные лягушки, вода, водные растения, грунт в водных объектах Среднего Урала в пределах Свердловской обл. В их числе — водоем-охладитель Белоярской АЭС (БАЭС) (Белоярское водохранилище), водоемы-охладители Рефтинской и Верхнетагильской ГРЭС

(Рефтинское и Верхнетагильское водохранилища), Верх-Нейвинское водохранилище, р. Тагил и другие более мелкие водные экосистемы (рис. 1). Ниже приведена краткая характеристика крупных водоемов.

Белоярское водохранилище — водоем-охладитель Белоярской АЭС (БАЭС) — образовано в 1959–1963 гг. путем зарегулирования русла р. Пышма в 75 км от ее истока. Протяженность водоема ~20 км, ширина на уровне АЭС ~3 км. Глубина по фарватеру р. Пышма 15–20 м, средняя глубина 8–9 м. Площадь зеркала водоема ~47 км². Белоярская атомная электростанция расположена на левом берегу водохранилища в 7 км от плотины. Пущена в эксплуатацию в 1964 г., первый и второй энергоблоки станции к настоящему времени уже выведены из эксплуатации. Сейчас на БАЭС находятся в эксплуатации два энергоблока — третий (работает с 1980 г.) и четвертый (пущен в 2014 г.). За время работы первых трех энергоблоков основной путь поступления радионуклидов в Белоярское водохранилище — промливневый канал (ПЛК), куда сбрасывают дебалансные воды станции (воды, прошедшие спецводоочистку, воды спецпрачечных, душевых, талые и ливневые воды с территории станции). Кроме того, в канал поступают воды с соседнего предприятия Института реакторных материалов (ИРМ), где работает экспериментальный реактор. Из растений в канале преобладают рдест гребенчатый и кладофора, реже встречаются ряска, рдест курчавый и элодея. Планктон представлен 30 видами фито- и 10 видами зоопланктона. В канале много мальков рыб, кроме того, встречаются карась, лещ, чебак, окунь, отмечено обилие озерных лягушек, особенно в период размножения.

Рефтинское водохранилище — водоем-охладитель Рефтинской ГРЭС, крупнейшей тепловой электростанции России, расположенной в 100 км северо-восточнее г. Екатеринбург. Площадь водоема 25.3 км², максимальная и средняя длины 14 и 4 км, максимальная и средняя глубины 22 и 5 м соответственно. Рефтинское водохранилище создано в 1968 г. на р. Рефт, левого притока р. Пышма. Водоохранилище используют для технического водоснабжения Рефтинской ГРЭС. Температура воды в период наибольшего прогрева превышает естественную на 4.3–4.8°C, а перепад температур в различных частях водоема из-за сброса подогретой воды может достигать 10°C. Особенности экологии озерной лягушки, интродуцированной в Рефтинское водохранилище, описаны в работах (Большаков, Иванова, 2013; Иванова, 2017).

Верхнетагильское водохранилище образовано в 1960 г. в районе слияния рек Тагил и Вогулка. Площадь зеркала водоема 3.5 км², средняя глубина 3.8 м, максимальная глубина 5 м. Водоохранилище служит в качестве водоема-охлади-

теля Верхнетагильской ГРЭС. Подогретую воду используют для обеспечения горячей водой населения и предприятий г. Верхний Тагил. По характеру теплового баланса Верхнетагильское водохранилище относится к категории водоемов с сильным перегревом, поскольку температура воды в нем постоянно превышает температуру воды в естественных водоемах на $\geq 6^\circ\text{C}$. Озерная лягушка была завезена в водохранилище из Краснодарского края в 80-х годах прошлого столетия при зарыблении водоема белым амуром (Топоркова и др., 1979; Вершинин, 2007а).

Верх-Нейвинское водохранилище — искусственно созданный в 1762 г. пруд в верховьях р. Нейва. Водоохранилище расположено в юго-западной части Уральского электрохимического комбината Свердловской обл. Его площадь 13 км², средняя и максимальная глубины — 3 и 9 м соответственно. Пруд питается стоком мелких рек длиной ≤ 10 км. На северо-западном

берегу водоема находятся объекты транспортного и промышленного назначения: железнодорожная станция Верх-Нейвинск, подъездные пути и промплощадка Верх-Нейвинского завода (ныне — филиал “Производство сплавов цветных металлов” АО “Уралэлектромедь”), а также насосная станция. По юго-восточной границе Верх-Нейвинского завода расположена плотина пруда, здесь из него вытекает р. Нейва. Восточный берег водоема занят лесами, за которыми простирается цепь гор Верх-Исетского горного массива. В водоеме много заболоченных мест. Преобладающие виды рыб — щука, плотва, окунь, лещ, налим, карась.

В процессе выполнения работы лягушек ловили при помощи водного сачка, после чего усыпляли с помощью эфира. Растения и рыбу отбирали в трех повторностях, каждая из которых была 2–3 кг. Грунт отбирали пробоотборником на глубину 0–5 см. Пробы воды по 70 л в каждой



Рис. 1. Карта района исследований. 1 — Белоярское водохранилище, промливневый канал (ПЛК) БАЭС; 2 — зона сброса подогретой воды из систем охлаждения атомной электростанции в Белоярское водохранилище; 3 — водоем в лесу за четвертым энергоблоком БАЭС; 4 — Рефтинское водохранилище, прибрежная часть водоема напротив Рефтинской ГРЭС; 5 — Рефтинское водохранилище, теплый канал; 6 — Рефтинское водохранилище, канал напротив гидроузла; 7 — Верхнетагильское водохранилище в районе ГРЭС; 8 — р. Тагил за плотиной Верхнетагильского водохранилища; 9 — изолированный водоем ниже плотины недалеко от точки 8; 10 — Верх-Нейвинское водохранилище в районе железнодорожного вокзала; 11 — небольшой водоем между сбросными каналами Уральского электрохимического комбината.

точке наблюдений подкисляли соляной кислотой. После отбора все пробы транспортировали в лабораторию. Лягушек взвешивали, определяли длину, массу тела, пол и принадлежность к морфе *striata*. Все пробы после высушивания и озоления при температуре 500°C анализировали на содержание в них радионуклидов. Концентрацию ^{90}Sr в пробах золы определяли радиохимическим методом (Трапезников и др., 2008). Радиометрию полученных осадков проводили на малофоновой установке УМФ-2000 (Россия) в трех повторностях при статистической ошибке счета 10–15%. Концентрацию ^{134}Cs , ^{137}Cs определяли с помощью многоканальных γ -анализаторов фирмы “Canberra-Packard” и “ORTEC” (США) при ошибке измерений ≤ 10 –20%. При проведении радиометрии на ^{90}Sr каждую лягушку анализировали отдельно, на ^{134}Cs и ^{137}Cs — две-три пробы объединяли по половому признаку для повышения точности определений.

В процессе статистической обработки данных коэффициенты корреляции Пирсона и коэффициенты вариации рассчитывали с помощью пакета прикладных программ “Statistica v. 6.0”, StatSoft, 2001, США, лицензия № АХХR003A622407FAN8. Различия считали значимыми на уровне $p < 0.05$.

Среднюю квадратическую ошибку вычисляли с использованием таблиц Л.Б. Стрелкова (1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Получены морфометрические показатели и коэффициенты вариации для озерных лягушек из различных мест обитания (табл. 1). В большинстве точек наблюдений озерные лягушки характеризовались близкими показателями длины (70–86 мм) и массы тела (53–62 г), за исключением животных из двух небольших почти изолированных водоемов (точки 3 и 9), где их масса тела была заметно больше (94–102 г). Возможно, это связано с благоприятными условиями жизни лягушек в указанных водоемах (отсутствием быстрого течения воды и штормовых волн, хорошим прогревом воды при небольшой глубине водоема, обильной пищевой базой и пр.).

Выявлены индивидуальные и средние значения концентраций радионуклидов в лягушках, отобранных на исследуемых территориях Среднего Урала (рис. 2). Средние уровни концентраций ^{90}Sr в лягушках различных местообитаний близки между собой (5.6–11.5 Бк/кг сухой массы), тогда как индивидуальные показатели в некото-

Таблица 1. Характеристика озерной лягушки в точках отбора проб

Точки	Координаты		<i>n</i>		Длина тела, мм	Сырая масса тела, г
	с.ш.	в.д.	♀	♂		
1	56°51'10"	61°18'16"	11	32	$\frac{79.4 \pm 1.3}{57.1-93.5^*}$ (11)	$\frac{56.6 \pm 2.7}{21.5-105.5}$ (34)
2	56°49'53"	61°19'03"	11	39	$\frac{75.2 \pm 1.2}{48.2-86.4}$ (11)	$\frac{50.9 \pm 1.7}{19.1-80.8}$ (24)
3	56°53'11"	61°16'33"	3	18	$\frac{95.5 \pm 1.9}{86.0-118.1}$ (13)	$\frac{102.2 \pm 6.8}{190.1-75.6}$ (33)
4	57°10'13"	61°72'71"	9	33	$\frac{70.6 \pm 4.8}{57.4-90.0}$ (14)	$\frac{55.1 \pm 5.0}{15.0-96.6}$ (31)
5	57°06'18"	61°42'21"	34	20	$\frac{86.2 \pm 1.6}{60.1-115.2}$ (15)	$\frac{62.4 \pm 3.1}{26.0-130.2}$ (43)
6	57°06'25"	61°45'49"	18	13	$\frac{73.3 \pm 2.0}{55.2-100.1}$ (15)	$\frac{39.2 \pm 3.4}{14.4-92.6}$ (53)
7	57°21'21"	59°58'03"	21	15	$\frac{77.3 \pm 1.4}{56.0-92.1}$ (12)	$\frac{53.7 \pm 2.4}{19.1-79.9}$ (29)
8	57°22'43"	59°57'46"	12	21	$\frac{85.6 \pm 3.2}{63.5-140.1}$ (14)	$\frac{58.7 \pm 3.2}{31.2 \pm 108.0}$ (31)
9	57°23'06"	59°57'41"	2	12	$\frac{72.8 \pm 8.3}{10.1-110.8}$ (39)	$\frac{94.4 \pm 8.3}{12.0-113.1}$ (31)
10	57°15'27"	60°07'04"	12	23	$\frac{86.3 \pm 2.2}{60.1-115.0}$ (11)	$\frac{66.6 \pm 3.8}{23.9-118.9}$ (25)
11	57°18'58"	60°05'01"	4	46	$\frac{81.3 \pm 1.1}{67.2-102.1}$ (11)	$\frac{53.6 \pm 2.8}{30.6-121.3}$ (33)

Примечание. Над чертой — среднее и его ошибка, под чертой — размах колебаний признака, в скобках — коэффициент вариации, %, * — разброс данных; *n* — количество особей, экз.

рых водоемах характеризуются заметной вариативностью. К последним относятся, в основном, крупные водоемы – прибрежная часть Рефтинского водохранилища около ГРЭС (точка 4), побережье Верхнетагильского водохранилища вблизи ТЭЦ (точка 7), береговая часть Верх-Нейвинского водохранилища в районе железнодорожного вокзала (точка 10), примыкающий к Белоярской АЭС район Белоярского водохранилища (точки 1

и 2). Коэффициенты вариации концентраций ^{90}Sr в лягушках для указанных точек наблюдений находятся в пределах 60–75%. Содержание радионуклида в лягушках, обитающих в мелких водоемах и каналах, как правило, более однородно, а коэффициенты вариации характеризуются более низкими значениями (24–32%).

Аналогичную ситуацию наблюдали для ^{137}Cs . Средние значения концентраций радионуклида

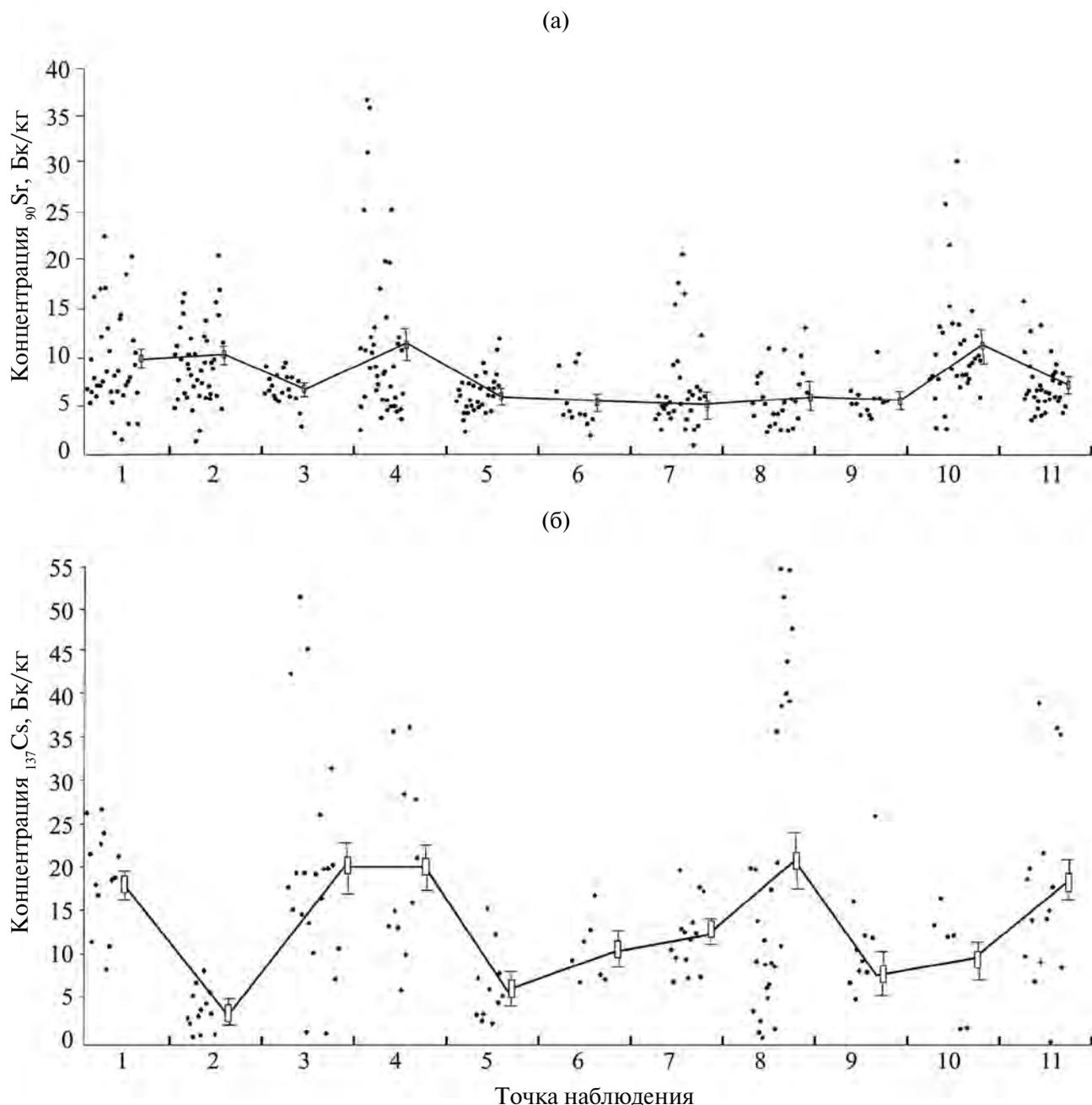


Рис. 2. Индивидуальные и средние концентрации ^{90}Sr (а) и ^{137}Cs (б) у лягушек, отобранных на исследуемых территориях Среднего Урала.

в лягушках различных мест наблюдений варьировали от 4.3 до 21.1 Бк/кг. Высокая вариабельность показателей отмечена для точек 3 (водоем в лесу за четвертым энергоблоком БАЭС), 4 (прибрежная часть Рефтинского водохранилища напротив ГРЭС), 8 (р. Тагил за плотиной Верхнетагильского водохранилища) и 11 (водоем между сбросными каналами Уральского электрохимического комбината). Коэффициенты вариации ^{137}Cs в этих точках наблюдений имели наиболее высокие показатели (51–62%).

На фоне общей картины, характеризующей средние уровни концентраций радионуклидов в лягушках исследованной территории, у отдельных особей амфибий отмечены повышенные концентрации ^{137}Cs и ^{134}Cs . В частности, одна лягушка в точке 1 содержала 45 000 Бк/кг ^{137}Cs , в другой лягушке из точки 8 обнаружено 52 904 Бк/кг радиоцезия. У этих двух особей отмечено повышенное содержание ^{134}Cs (441 и 320 Бк/кг соответственно). Повышенная концентрация ^{137}Cs (6914 Бк/кг) выявлена также у особи из Верх-Нейвинского водохранилища (точка 10), у трех особей из Реф-

тинского водохранилища напротив ГРЭС (101, 229 и 912 Бк/кг) (точка 4) и у особи с аномальным внешним видом и массой тела 11 г, отловленной в районе базы отдыха “Кедровая роща” на правом берегу Белоярского водохранилища (155 Бк/кг).

На большом статистическом материале установлено достоверное снижение концентрации ^{90}Sr в лягушках с увеличением сырой массы тела ($p < 0.0002$) (рис. 3). Для ^{137}Cs такую связь установить не представилось возможным, поскольку в процессе радиометрии часть проб лягушек объединяли для увеличения точности определений.

Анализ полученных данных по концентрациям ^{90}Sr и ^{137}Cs в лягушках разного пола на обследованной территории Среднего Урала не выявил достоверной разницы ($p > 0.05$) в накоплении радионуклидов между самцами и самками (6.7 ± 0.8 и 8.5 ± 0.6 для ^{90}Sr и 12.7 ± 1.2 Бк/кг и 15.1 ± 1.0 Бк/кг для ^{137}Cs соответственно).

В связи с частой встречаемостью на Урале полосатых особей лягушек (*striata*) в некоторых точках наблюдений (точки 5–8) получены данные

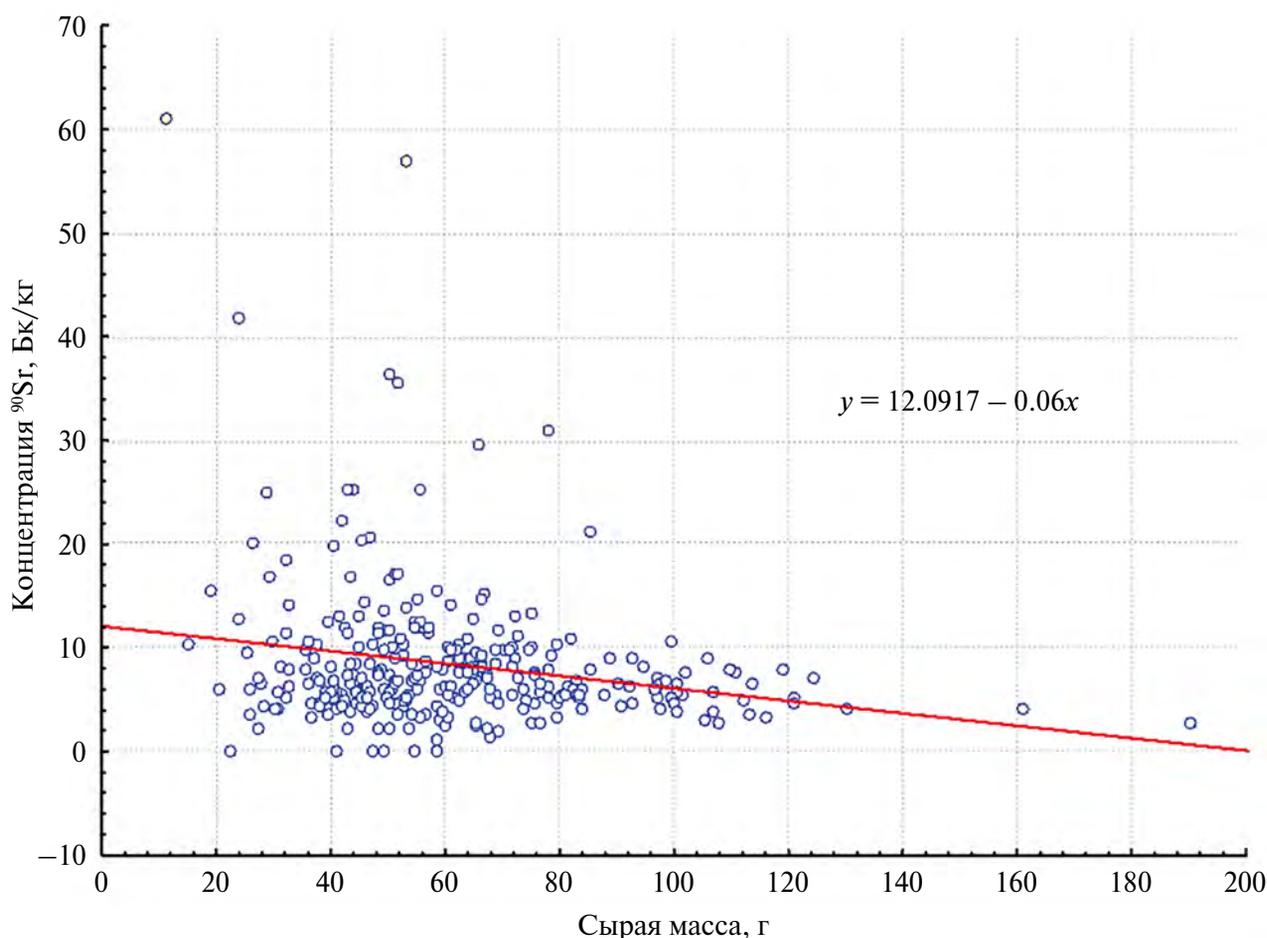


Рис. 3. Зависимость концентрации ^{90}Sr от сырой массы лягушек.

о накоплении ^{90}Sr в животных, различающихся по этому признаку. В выборке, представленной 54 особями, не выявлены достоверные различия между полосатыми (5.6 ± 0.5 Бк/кг) и бесполосыми (5.4 ± 0.4 Бк/кг) особями ($p > 0.05$).

Сравнительный анализ концентраций ^{90}Sr и ^{137}Cs в компонентах водных экосистем обследованной территории на Среднем Урале (табл. 2) свидетельствует о вариации этих показателей в различных точках наблюдений. В некоторых местах отмечены повышенные уровни содержания того или иного радионуклида в том или ином компоненте водного биоценоза. В частности, повышенные концентрации обоих радионуклидов в воде отмечены в промливневом канале БАЭС (точка 1), а также ^{137}Cs в Верхнетагильском водохранилище в районе ГРЭС (точка 7). В этих же точках зарегистрированы повышенные концентрации ^{137}Cs в грунте и растениях. В двух точках наблюдений (точки 1 и 5) содержание исследуемых радионуклидов в лягушках в среднем превышало таковое в рыбах.

Получены коэффициенты перехода ^{90}Sr и ^{137}Cs в организм лягушек из воды и грунта в зависимости от содержания радионуклида в среде обитания (рис. 4). Для оценки коэффициентов перехода радионуклида из воды (Бк/л) или грунта (Бк/кг) в организм лягушки использовали отношение средней концентрации того или иного радионуклида в сухой массе амфибии в каждой точке наблюдений к его концентрации в воде или грунте. Из рис. 4 видно, что исследованные радионуклиды поступают из воды в организм амфибий.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В плане обсуждения роли озерной лягушки как объекта радиэкологических исследований следует подчеркнуть малое количество данных по вопросу о накоплении ими радионуклидов. Имеющиеся в литературе работы относятся преимущественно к сильно загрязненным территориям в послеварийный период на Фукусимской и Чернобыльской АЭС (ЧАЭС) и р. Саванна в Южной Каролине (Dapson, Kaplan, 1975;

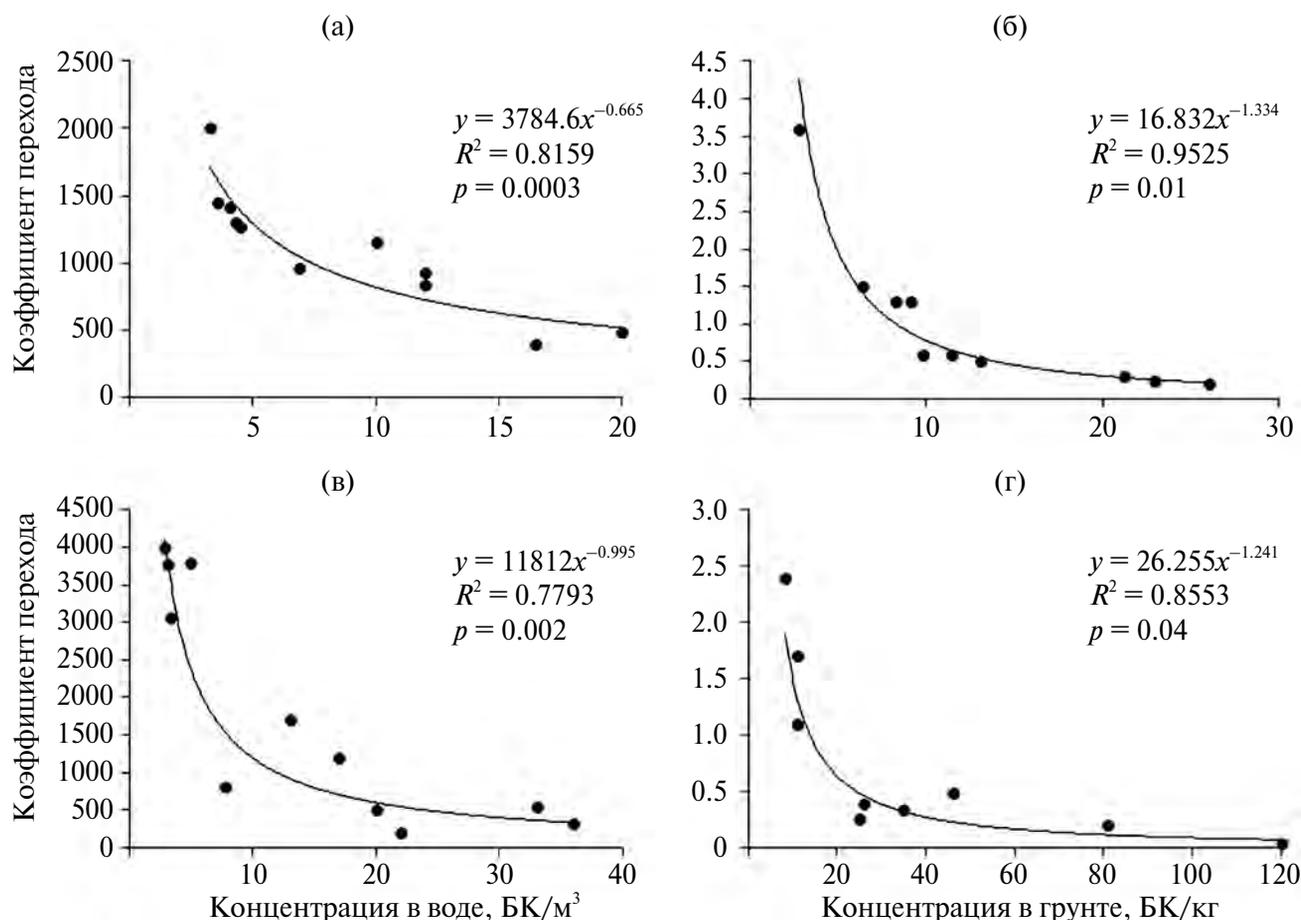


Рис. 4. Коэффициенты перехода ^{90}Sr и ^{137}Cs в организм лягушек в зависимости от концентрации радионуклида в среде обитания из воды (а, в) и грунта (б, г) соответственно.

Таблица 2. Средние концентрации ^{90}Sr и ^{137}Cs в компонентах водных экосистем из различных точек наблюдений

Объект исследования	Радио-нуклид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Вода	^{90}Sr	20 ± 3	12 ± 2	3.3 ± 0.2	12 ± 1	4.1 ± 0.1	4.3 ± 0.2	16.5 ± 1.3	3.6 ± 0.2	4.5 ± 0.5	10 ± 2	6.9 ± 1.0
	^{137}Cs	33 ± 1.2	22 ± 6	13 ± 6	17 ± 7	7.8 ± 1.2	3.4 ± 1.1	36 ± 7	3.1 ± 1.2	2.9 ± 1.8	20 ± 10	5 ± 2.2
Грунт	^{90}Sr	6.4 ± 1.5	2.8 ± 1.3	11.4 ± 2.0	8.3 ± 1.0	22.9 ± 3.3	—	13.1 ± 1.6	26.0 ± 2.6	9.8 ± 0.1	9.1 ± 1.9	21.2 ± 1.7
	^{137}Cs	81 ± 9	120.4 ± 8	46.2 ± 3	8.3 ± 1.9	25.4 ± 7.5	—	34.6 ± 10.8	10.7 ± 0.9	10.8 ± 1.2	26 ± 4.9	10.8 ± 0.8
Лягушка	^{90}Sr	9.7 ± 0.9	10.1 ± 2.1	6.6 ± 0.4	11.1 ± 1.2	5.8 ± 0.3	5.6 ± 0.7	6.5 ± 0.8	5.2 ± 0.7	5.7 ± 0.9	11.5 ± 1.6	6.6 ± 0.5
	^{137}Cs	18.1 ± 1.7	4.3 ± 0.6	22.3 ± 2.6	20.3 ± 3	6.3 ± 0.5	10.4 ± 1.5	11.8 ± 1.0	11.7 ± 2.1	11.6 ± 2.2	10.1 ± 2.8	19 ± 2.6
Кладофора	^{90}Sr	21.6 ± 2.2	14.2 ± 2.4	7.3 ± 1.1	7.9 ± 0.9	4.5 ± 0.9	—	9.9 ± 2.2	4.4 ± 0.3	—	нпо	3.9 ± 0.9
	^{137}Cs	1156 ± 150	20.4 ± 1.4	6.9 ± 1.9	17.5 ± 5.1	5.2 ± 2.9	—	44.8 ± 13.4	11.2 ± 1.4	—	19.4 ± 4.6	15.5 ± 5
Роголистник	^{90}Sr	—	14.1 ± 1.8	—	—	—	—	4.1 ± 0.4	—	—	нпо	—
	^{137}Cs	—	22.3 ± 1.3	—	—	—	—	103.6 ± 30.6	—	—	3.4 ± 0.9	—
Карп садковый	^{90}Sr	—	—	—	—	3.9 ± 0.3	—	—	—	—	—	—
	^{137}Cs	—	—	—	—	2.9 ± 0.9	—	—	—	—	—	—
Окунь	^{90}Sr	—	—	—	—	3.7 ± 0.1	—	—	—	—	—	—
	^{137}Cs	1.5 ± 0.1	—	—	—	2.1 ± 0.7	—	—	—	—	—	—
Карась	^{90}Sr	17.3 ± 0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	^{137}Cs	1.7 ± 0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Лещ	^{90}Sr	8.8 ± 1.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	^{137}Cs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Применение. Единицы измерения показателей: вода — Бк/м³, остальные компоненты — Бк/кг сухой массы; нпо — ниже предела обнаружений, “—” — данные отсутствуют. I—II — точки наблюдений.

Jagoe et al., 2002; Matsushima et al., 2015; Beresford et al., 2020; Burraco et al., 2021). Приведенные в этих работах результаты свидетельствуют, что при высоких уровнях радиоактивного загрязнения природной среды, в частности, при авариях на атомных предприятиях, лягушки способны накапливать радионуклиды в высоких концентрациях, достигающих уровня радиоактивных отходов (Методические..., 1998). В работе (Stark et al., 2004) показано, что в заболоченных экосистемах центрально-восточной части Швеции через 17 лет после Чернобыльской аварии средняя концентрация ^{137}Cs в остромордой лягушке достигала 1.7 ± 1.1 кБк/кг сырой массы, при этом наиболее высокие значения отмечены для самых мелких особей амфибий (3.5 кБк/кг сырой массы). На примере района Чернобыльской АЭС установлено, что при длительном пребывании амфибий в водоемах этой зоны накопление ^{90}Sr и ^{137}Cs в костях скелета может привести к развитию процессов фиброзной остео дистрофии (Родионова и др., 1994). Загрязнение природной среды тяжелыми металлами создает дополнительные отрицательные нагрузки на организм животных, вызывая мутации и повреждения хромосом. В частности, в работе (Акынбек кызы, 2010) при исследовании кариотипа грызунов и амфибий, обитающих вблизи Майлысуйского радиоактивного хвостохранилища с высоким содержанием тяжелых металлов, обнаружены структурные изменения хромосом, выражающиеся в разрыве плеч хромосом и появлении дицентрических фигур. В работе (Пястолова и др., 1996) в лягушках, обитающих на радиоактивно загрязненных территориях в зоне ПО «Маяк», по сравнению с контрольным регионом выявлены физиологические и генетические различия в популяции лягушек. По данным (Вершинин, 2007б), установлены изменения в печени, крови, половых органах и продолжительности жизни лягушек на территории Уральского радиоактивного следа по сравнению с контролем. Обзор результатов исследования генетических и цитогенетических показателей у лягушек импактных территорий (Республика Коми) при воздействии опасных загрязнителей приведен в работе (Юшкова и др., 2018).

В настоящей работе представлены результаты исследования накопления радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs озерной лягушкой, обитающей в районах расположения крупных водоемов Среднего Урала (Белоярское, Рефтинское, Верхнетагильское и Верх-Нейвинское водохранилища). Исследованная территория не подвергалась крупным радиационным воздействиям и аварийным загрязнениям, хотя такие районы на Урале имеются (Уткин и др., 2004). Установлено, что для основной массы животных средние уровни концентраций ^{90}Sr в разных местообитаниях близки между собой (5.6–11.5 Бк/кг), а в случае ^{137}Cs они варьи-

руют в более широком диапазоне концентраций (4.3–21.1 Бк/кг). В то же время, полученные результаты свидетельствуют о заметной вариабельности ^{90}Sr и ^{137}Cs в большинстве точек наблюдения. Для всей совокупности данных вариабельность накопления можно объяснить разнообразием гидрохимических условий, особенностями пищевой базы животных и прочими экологическими факторами в разных местообитаниях. В отдельных случаях высокое накопление ^{137}Cs и появление в организме лягушек ^{134}Cs может быть следствием тесного контакта животного с радиоактивной средой, например на БАЭС (путешествие в радиоактивную зону, попадание горячей частицы и пр.). Поскольку анализ возможных путей поступления радионуклидов в организм лягушек (неконтролируемые сбросы, наличие на территории пунктов временного хранения радиоактивных материалов и радиоактивных отходов и пр.) не входил в задачу исследования, объяснить повышенное накопление ^{134}Cs и ^{137}Cs в отдельных особях озерной лягушки не представляется возможным. Следует учесть, что лягушки могут мигрировать на большие расстояния – до 15 км (Tunner, 1992), и поэтому они могут быть переносчиками поглощенных радионуклидов с других территорий.

В данном исследовании на большом статистическом материале показано, что концентрация ^{90}Sr достоверно снижается с увеличением массы тела лягушек. Последнее можно объяснить тем, что параметры массы и возраста животных обратно пропорционально связаны друг с другом. Поэтому, согласно многочисленным работам, с увеличением возраста величина отложения остеотропного ^{90}Sr в скелете животных уменьшается (Шведов, Аклеев, 2001; Калистратова и др., 2016 и др.).

Полученные данные подтвердили более ранние результаты исследований об отсутствии различий в накоплении радионуклидов самцами и самками амфибий (Берзин и др., 2020).

В работе оценены сравнительные коэффициенты перехода радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs в организм лягушек из воды и грунта, свидетельствующие о большем переходе радионуклидов с водой. Очевидно, это связано с высокой проницаемостью кожи лягушек для воды, с которой радионуклиды поступают в организм преимущественно путем диффузии, однако не исключено их попадание вместе с пищей. Аналогичные данные о больших коэффициентах перехода ^{137}Cs в тело лягушек *Rana alvaris* из воды относительно грунта (bioconcentration factor) представлены в работе (Stark et al., 2004). Полученные нами фактические данные о снижении коэффициентов перехода ^{90}Sr и ^{137}Cs в организм лягушек с увеличением их концентрации в среде обитания согласуются с данными других авторов на других природных объ-

ектах (Beresford, Wright, 2005; Sobakin et al., 2014; Mikhailovskaya et al., 2022), однако в настоящее время объяснение этой зависимости отсутствует.

Представленные в работе данные по накоплению радионуклидов в лягушках водоемов Среднего Урала можно использовать в качестве реперных показателей при аналогичных исследованиях на других территориях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные в работе данные по накоплению ^{90}Sr и ^{137}Cs озерной лягушкой свидетельствуют о вариабельности их концентраций в различных точках наблюдений, что можно объяснить разнообразием гидрохимических условий, особенностями пищевой базы животных и прочими экологическими факторами. На большом статистическом материале показано достоверное снижение концентрации ^{90}Sr в лягушках с увеличением массы их тела. Оценены коэффициенты перехода ^{90}Sr и ^{137}Cs в организм лягушек из воды и грунта, свидетельствующие о большем поступлении радионуклидов с водой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН № 122021000077-6 и № 122021000082-0. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акынбек кызы С. 2010. Изучение кариотипа некоторых позвоночных животных вблизи Майлысульского радиоактивного хвостохранилища // Известия вузов Кыргызстана. № 2. С. 32.
- Берзин Д.Л., Чеботина М.Я., Гусева В.П. 2020. Накопление радионуклидов в озерной лягушке *Pelophylax ridibundus* в зоне атомного предприятия // Биология внутр. вод. № 6. С. 613. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060042>
- Большаков В.Н., Иванова Н.Л. 2013. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall.) как объект мониторинга водоема-охладителя Рефтинской ГРЭС // Изв. Оренбург. аграрного ун-та. № 1. С. 245.
- Вершинин В.Л. 2007а. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН.
- Вершинин В.А. 2007б. Специфика жизненного цикла *R. arvalis* Nills. на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Сиб. экол. журн. Вып. 4. С. 677.
- Вершинин В.Л., Иванова Н.Л. 2006. Специфика трофических связей вида-вселенца (*Rana radibunda* Pallas, 1771) в зависимости от условий обитаний // Поволж. экол. журн. № 3. С. 12.
- Желанкин Р.В. 2020. Хозяйственное значение генетических и биотехнических особенностей съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* как объекта аквакультуры // Кролиководство и звероводство. Т. 2. № 5. С. 49. <https://doi.org/10.24411/0023-4885-2020-105020>
- Иванова Н.Л. 1995. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana radibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы-охладители // Экология. № 6. С. 473.
- Иванова Н.Л., Жигальский О.А. 2011. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana radibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы Среднего Урала // Экология. № 5. С. 381.
- Иванова Н.Л. 2017. Характер и темпы роста озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* Pall., интродуцированной в водоемы Среднего Урала // Изв. РАН. Серия биол. № 4. С. 413. <https://doi.org/10.12737/1024-6177-2020-65-4-5-11>
- Калистратова В.С., Беляев И.К., Жорова Е.С. и др. 2016. Радиобиология инкорпорированных радионуклидов. М.: ФГБУ ГНЦ ФМБЦ им. А.И. Бурназяна ФМБА России.
- Калинкин Д.Е., Тахауов Р.М., Карнов А.Б. и др. 2020. Факторы влияния на состояние здоровья взрослого населения, проживающего в зоне действия предприятия атомной индустрии // Медицинская радиология и радиационная безопасность. № 65(4). С. 5. <https://doi.org/10.12737/1024-6177-2020-65-4-5-11>
- Киселев С.М., Жуковский М.В., Стамат И.П. и др. 2016. Радон: от фундаментальных исследований к практике регулирования. М.: Изд-во ФГБУ ГНЦ ФМБЦ им. А.И. Бурназяна.
- Мокров Ю.Г. 2002. Реконструкция и прогноз радиоактивного загрязнения р. Теча. Ч. 1. Озерск: Редакционно-издательский центр.
- Мокров Ю.Г. 2003. Реконструкция и прогноз радиоактивного загрязнения р. Теча. Ч. 2. Озерск: Редакционно-издательский центр.
- Методические указания по методам контроля МУК 2.6.1.717-98. 1998. М.: Минздрав России.
- Отдаленные эколого-генетические последствия радиационных инцидентов: Тощкий ядерный взрыв. 2000. Екатеринбург: Изд-во "Екатеринбург".
- Первушкина Н.Л. 1998. Здоровье потомков работников предприятия атомной промышленности — Производственного объединения "МАЯК". М.: РАДЭКОМ.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. и др. 1996. Использование амфибий в биоиндикационных исследованиях территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. № 5. С. 378.
- Родионова Н.В., Мажуга П.М., Домашевская Е.И. и др. 1994. Изменения в гистоструктуре костного скелета у амфибий, обитающих в зоне отчуждения

- ЧАЭС // Проблемы Чернобыльской зоны отчуждения. Вып. 1. С. 139
- Смагин А.И. 2013. Экология водоемов в зоне техногенной радионуклидной геохимической аномалии на Южном Урале. Челябинск: Издат. центр ЮУрГУ.
- Стрелков Л.Б. 1966. Метод вычисления стандартной ошибки и доверительных интервалов средних арифметических величин с помощью таблицы. Сухуми: Алашара.
- Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Т. 1979. К экологии озерной лягушки, индуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Изд-во Уральск. гос. ун-та. С. 108.
- Трапезников А.В., Чеботина М.Я., Трапезникова В.Н. и др. 2008. Влияние АЭС на радиэкологическое состояние водоема-охладителя. Екатеринбург: УРО РАН.
- Уткин В.И., Чеботина М.Я., Евстигнеев А.В. и др. 2004. Особенности радиационной обстановки на Урале. Екатеринбург: УРО РАН.
- Чеботина М.Я., Гусева В.П., Берзин Д.Л. 2021. Накопление долгоживущих радионуклидов озерной лягушки в водоеме-охладителе Белоярской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 61. № 1. С. 79.
<https://doi.org/10.31857/S0869803121010045>
- Шведов В.Л., Аклеев А.В. 2001. Радиобиология стронция-90. Челябинск: УНПЦ РМ.
- Юшкова Е.А., Бондарь 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. 88.
<https://doi.org/10.1134/S0320965218030233>
- Beresford N.A., Wright S.M. 2005. Non-linearity in radiocaesium soil to plant transfer: fact or fiction? // Radioprotection. V. 40. P. 67.
<https://doi.org/10.1051/radiopro:2005s1-011>
- Beresford N.A., Barnett C.L., Gashchak S. et al. 2020. Radionuclide transfer to wildlife at a 'Reference site' in the Chernobyl Exclusion Zone and resultant radiation exposures // J. Environ. Radioactivity. V. 211. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2018.02.007>
- Burraco P., Car C., Bonzom J.-M. et al. 2021. Assessment of exposure to ionizing radiation in Chernobyl tree frogs (*Hyla orientalis*) // Sci. Reports. V. 11. e20509.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-00125-9>
- Dapson R.W., Kaplan L. 1975. Biological half-life and distribution of radiocesium in a contaminated population of green treefrogs *Hyla cinerea* // Oikos. V. 26. № 1. P. 39. Copenhagen: Wiley.
<https://doi.org/10.2307/3543274>
- Jagoe C.H., Majeske A.J., Oleksyk T.K. et al. 2002. Radiocesium concentrations and DNA strand breakage in two species of amphibians from the Chernobyl exclusion zone // Radioprotection. V. 37. P. 873.
<https://doi.org/10.1051/radiopro/2002217>
- Matsushima N., Ihara S., Takase M. et al. 2015. Assessment of radiocesium contamination in frogs 18 months after the Fukushima Daiichi nuclear disaster // Sci. Reports. V. 5. P. 1.
<https://doi.org/10.038/srep09712>
- Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V.N., Modorov M.V. et al. 2022. Accumulation of 90SR by *Betula pendula* within the East Ural Radioactive Trace zone // J. Environ. Radioactivity. V. 250.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2022.106914>
- Omoniy L.O., Ajibola M.E., Bifarin J.O. 2012. Demand analysis for frog meat in Ondo State, Nigeria // Global journal of science frontier research agriculture & biology. Global Journals Inc. P. 8.
<https://doi.org/10.1007/s10935-020-00619-8>
- Stark K., Avila R., Wallberg P. 2004. Estimation of radiation doses from ¹³⁷Cs to frogs in a wetland ecosystem // J. Environ. Radioactivity. V. 75. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2003.12.011>
- Sobakin P.I., Gerasimov Y.R., Chevychelov A.P. et al. 2014. Radioecological situation in the impact zone of the accidental underground nuclear explosion "Kraton-3" in the Republic of Sakha (Yakutia) // Radiatsionnaia Biol. Radioecol. V. 54. P. 641.
<https://doi.org/10.7868/S0869803114060125>
- Tunner H.G. 1992. Locomotory behaviour in water frogs from Neusiedlersee (Austria, Hungary). 15 km migration of *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta* // Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the SAH: Budapest (Hungarian Natural History Museum). P. 449.

Radioecological Studies of the Lake Frog in the Reservoirs of the Middle Urals

M. Ya. Chebotina^{1, *}, V. P. Guseva¹, D. L. Berzin¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

^{*}*e-mail: Chebotina@ipae.uran.ru*

A study of the accumulation of radionuclides ⁹⁰Sr, ¹³⁴Cs, ¹³⁷Cs by a lake frog (*Pelophylax ridibundus* Pall., 1771) living in the areas of the reservoirs of the Middle Urals was carried out. The variability of size and mass indicators and concentrations of radionuclides in animals in the surveyed area was noted. Increased concentrations of ¹³⁷Cs and ¹³⁴Cs were detected in some amphibian representatives compared to the average values. A significant decrease in the concentration of ⁹⁰Sr in frogs with an increase in raw body weight was found on a large statistical material. Analysis of the data obtained on the concentrations of ⁹⁰Sr and ¹³⁷Cs in frogs of different sexes did not reveal a significant difference in the accumulation of both radionuclides between male and female animals, as well as in the accumulation of ⁹⁰Sr by striata and strialess amphibians. It is shown that radionuclides ⁹⁰Sr and ¹³⁷Cs enter the animal body from water much more than from the ground, while with an increase in the concentration of radionuclide in the habitat, the coefficients of their transition into the animal body decrease.

Keywords: lake frog, radionuclides ⁹⁰Sr, ¹³⁴Cs, ¹³⁷Cs, concentration, hydrobionts, Middle Urals

УДК 57.042+57.045

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОСЛЕДСТВИЙ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА ДЛЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ МЕТОДАМИ БИОТЕСТИРОВАНИЯ: ОБЗОР

© 2024 г. А. С. Олькова^{а,*}

Вятский государственный университет, г. Киров, Россия

**e-mail: usr08617@vyatsu.ru*

Поступила в редакцию 28.09.2022 г.

После доработки 07.12.2022 г.

Принята к публикации 09.12.2022 г.

Описаны научно-методологические возможности биотестирования в области изучения последствий изменений климата для водных объектов и населяющих их гидробионтов. На аквакультурах рыб выявлено, что увеличение температуры воды изменяет биохимические показатели внутренних сред организмов, влияет на их поведение и количество потомства. Прогнозируется ряд биогеохимических трансформаций водных экосистем: снижение уровня рН воды, минерализация органического вещества донных отложений, высвобождение и увеличение биодоступности соединений потенциально токсичных элементов. Методами биотестирования на монокультурах и лабораторных микрокосмах показано, что пессимальные значения температуры и каскад сопутствующих изменений приведут к перестройке сообщества гидробионтов, изменениям ареалов обитания организмов, исчезновению stenothermных видов. Реалистичность таких сценариев подтверждается палеоданными и явлениями, происходящими уже сейчас.

Ключевые слова: изменения климата, водные экосистемы, биотестирование, гидробионты, химический стресс

DOI: 10.31857/S0320965224030122, EDN: ZPBNWC

ВВЕДЕНИЕ

Изменение климата — одна из глобальных угроз человечеству. В последних научных работах показаны аномалии температуры поверхности моря (Basconillo, Moon, 2022), вторжение соленой морской воды в грунтовые континентальные воды побережий (Bosselle et al., 2022), трансформации водных сообществ в связи с колебаниями климата (Du et al., 2022).

Современный уровень научного познания трансформаций климата по большей части можно охарактеризовать как этап наблюдений. Ученые накапливают факты о происходящих изменениях, прогнозируют экологические последствия методами экспериментального моделирования, дистанционного зондирования, оценивают социальные последствия климатических процессов. Так, в работе (Анисимов и др., 2012) обобщены существующие научные подходы в области наблюдений за климатическими изменениями и их последствиями для физических и биологических систем, предложены новые методы оценки и прогноза происходящих изменений. Результаты применения комплекса методов многогранны. На примере территории Волжского бассейна показано повышение температуры воздуха в припо-

верхностном слое, особенно значительное в январе–марте, при незначительных изменениях температуры теплого периода. Зарегистрировано увеличение годового стока рек. Термические и водные ресурсы в свою очередь влияют на биоклиматический потенциал естественных и квазиприродных экосистем (Анисимов и др., 2012). Многолетняя работа Института глобального климата и экологии имени академика Ю.А. Израэля (Россия) продолжается (Bardin et al., 2020). Известны примеры успешных многолетних проектов, включающих климатические направления: Австралия и Новая Зеландия имеют совместный 20-летний опыт сети исследований и мониторинга “OzFlux”, (Beringer et al., 2022).

Только небольшая часть работ выходит на следующий уровень решения проблемы — разработку мероприятий, направленных на стабилизацию климатической ситуации и/или ослабление ее негативных последствий. Примером могут служить работы по достижению “углеродной нейтральности” (Qiu et al., 2022) и опытные модели локального охлаждения сельскохозяйственных культур (Lazare et al., 2022).

Водные экосистемы, с одной стороны, более устойчивы к температурным колебаниям

за счет уникальных свойств воды. С другой стороны, континентальные водоемы и водотоки населяют в основном пойкилотермные организмы, максимально зависимые от внешних условий. Их биохимические и физиологические процессы связаны с температурой, которая оказывает существенное влияние на рост, скорость метаболизма и механизмы резистентности (Murdock et al., 2012; Couret et al., 2014). Собрано немало доказательств повышения температуры водных объектов вслед за увеличением температуры воздуха. Так, 54-летний метеорологический анализ тропических высокогорных озер Эль-Соль и Ла-Луна в Центральной Мексике показал, что с 2000 по 2018 гг. температура воздуха здесь повысилась на 0.5 °C, а температура воды — на 0.8 °C в оз. Эль-Соль и на 0.6 °C в оз. Ла-Луна (Ibarra-Morales et al., 2022). Согласно принципу Ле-Шателье, такие температурные сдвиги изменяют скорости реакций как во внешней среде обитания гидробионтов, так и в их внутренней среде.

Произошедшие и прогнозируемые изменения климата требуют пересмотра многих известных тенденций и закономерностей функционирования сообщества гидробионтов, токсичности загрязняющих веществ, биогеохимических циклов макро- и микроэлементов. К гидробиологическим проблемам трансформации климата и иных одновременных антропогенных воздействий можно отнести:

- проявление видовых особенностей реакций живых организмов на повышение температуры, в том числе залповые “тепловые волны”; тепловой стресс гидробионтов изменяет их биохимические особенности, приводит к смещению ареала обитания, в крайнем случае — может привести к полному исчезновению stenотермных организмов из экосистемы;

- комплексное действие температурного и химического факторов стресса гидробионтов как новое направление работ в водной токсикологии;

- изменение структуры и динамики популяций гидробионтов под влиянием температурного фактора и его сочетаний с другими лимитирующими факторами, что экологически и социально значимо в отношении промысловых видов рыб и моллюсков;

- косвенные последствия повышения температуры, такие как закисление воды из-за возрастания уровня углекислого газа (CO₂) в атмосфере и его растворения в воде, интенсификация окисления органического вещества водных объектов, изменение биогеохимических циклов в целом.

Биотестирование как группа лабораторных методов для изучения действия разнообразных факторов на живые организмы и их модельные сообщества становится одним из базовых подходов для изучения возможных температурных эффектов

в окружающей среде. Большинство тест-организмов, используемых для биотестов, — гидробионты. Они служат удобными моделями для решения научных задач, связанных с влиянием изменений климата на водные экосистемы.

Цель работы — дать анализ новейших данных по определению последствий изменения климата для водных экосистем, полученных с помощью биотестирования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обзор основан на анализе данных, отраженных в наукометрических базах Scopus и Web of Science. Предпочтение отдавали работам, опубликованным в 2021–2022 гг. Более ранние источники использовали при недостатке новейших данных, или в них присутствовали наиболее важные результаты для анализа. Основная часть проанализированных работ касалась континентальных водных объектов и их обитателей, а также пресноводных аквакультур.

Предпосылки применения протоколов биотестирования для прогноза климатических изменений. В программу мониторинга сточных вод рыбо-водческих хозяйств в Ирландии, как и во многих других странах, включено их обязательное биотестирование. В 2018 г. отмечены сильная засуха и повышение температуры водоемов, принимающих сточные воды. Выявлена непропорциональная уровню загрязняющих веществ стимуляция роста и других показателей у тест-культуры водоросли *Pseudokirchneriella subcapitata* ((Korshikov) Hindák) (>50%) по сравнению с прежними данными (O'Neill et al., 2019). Оказалось, что эффекты вызваны температурным фактором. Так появилась идея, что биотестирование можно применять для прогноза изменения климата.

В области методологии биотестирования достаточно давно известно, что один из важнейших пунктов любого протокола биоанализа — температура проведения эксперимента (Брагинский и др., 1979; Филенко, Михеева, 2007). Ранее показано (Olkova et al., 2018), что культуральное содержание кладоцеры *Daphnia magna* Straus в более теплых условиях (25 °C по сравнению с 20 °C) стимулирует размножение особей, но приводит к сокращению продолжительности жизни. При решении вопроса о репрезентативности стандартизированных видов почвенных колембол при 20 и 25 °C (Ferreira et al., 2022) оказалось, что межвидовые различия в чувствительности организмов зависят от температурных условий. Результаты клеточных биоанализов также значительно зависят от температурных условий и, следовательно, могут использоваться для прогноза температурных эффектов в окружающей среде, изучения механизмов ответных реакций на клеточном, суб-

клеточном, молекулярном уровнях. Выявлено, что G-белки (GPCR), структурные элементы хеморецепторов, изменяют свою чувствительность в зависимости от температуры проведения эксперимента, при этом влияние температуры на биосенсор в пределах витального диапазона обратимо (Wang et al., 2022).

Из этого следует, что условия биотестирования крайне важны для получения объективных и достоверных результатов, варьирование условиями эксперимента позволяет расширять задачи биотестирования, использовать тест-организмы в качестве инструментов для изучения возможных последствий изменения климата.

Аквакультуры рыб — модели изучения маркеров температурного стресса. Представители ихтиофауны с точки зрения биотестирования крайне важны, поскольку имеют набор органов, подобный млекопитающим, и одинаковые с ними молекулярные механизмы ответных реакций на стресс, а этика обращения с хладнокровными гидробионтами позволяет проводить более масштабные эксперименты. По этим причинам многие маркеры температурного стресса изучают на аквакультуре рыб.

Климат-обусловленные стрессовые реакции у рыб отражаются в изменении множества специфических характеристик крови: метаболиты сыворотки и плазмы, общий химический состав, клеточные аномалии, антиоксидантные ферменты (Shahjahan et al., 2022). Удивительно, что даже тропические виды рыб испытывают стресс от кратковременного перегрева. У бразильского вида *Psalidodon bifasciatus* (Garavello & Sampaio) реакция биомаркеров на тепловой шок (31 °C в течение 2, 6, 12, 24 и 48 ч) была тканеспецифичной, при этом наибольшее количество биомаркеров изменялось в жабрах, в меньшей степени — в почках и печени (Resende et al., 2022). У рыб, приуроченных к более холодным местообитаниям, тепловой стресс зафиксирован при более низких значениях температуры воды. Так, на аквакультуре тайменя *Hucho taimen* (Pallas) по экспрессии генов установлено, что рибосомные белки S29 (RPS29) и L19 (RPL19) были генами, наиболее стабильными к тепловому воздействию (от 18 до 26 °C, шаг — 2 °C, экспозиция до 72 ч), тогда как 28S рибосомная РНК (28S рРНК), белок, связывающий область прикрепления (ARBP), и 18S рибосомальная РНК (18S рРНК) были наименее устойчивыми к повышенным температурам, следовательно, могут быть биомаркерами теплового стресса (Yang et al., 2022).

В работах на культурах рыб демонстрируется, что тепловое воздействие имеет отсроченные последствия. Так, на культуре русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* (Brandt) показано, что тепловое воздействие приводит к повреждению

клеток печени и ее воспалению, это снижает способность рыбы к врожденному ответу на последующее бактериальное заражение, в частности *Aeromonas hydrophila* (Chester) (Costabile et al., 2022). Длительное восстановление после теплового воздействия (20 °C и 24 °C) с последующим возвратом к 14 °C оказалось свойственно радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum): тепловой удар, в основном, влиял на печеночный метаболизм линолевой кислоты, α -линоленовой кислоты, глицерофосфолипидов (Li et al., 2022).

По данным (Jiang et al., 2022), естественные популяции северной щуки *Esox lucius* L. и ее аквакультуры серьезно пострадали от увеличения среднегодовой температуры воды и аномальных летних температур. Ответом на это стало изучение генетической основы термостойкости рыб для выращивания терморезистентных мальков. Отметим, что такой подход — борьба со следствием, а не с причиной проблемы — угрожает естественному генетическому разнообразию биоты. В противовес предложенным мерам можно сказать, что в условиях аквакультуры некоторые виды рыб положительно реагируют на повышение температуры. Так, повышение температуры с 21 °C до 26.5 °C привело к увеличению конечной массы рыбы на 54% через 30 сут, но температура 29 °C уже не вызвала такого эффекта (Abbinck et al., 2012). Следует учитывать, что как положительные, так и отрицательные для искусственных аквакультур эффекты теплых вод, приведут в естественных условиях к перестройке структуры сообщества.

Влияние климатических трансформаций на структуру сообщества. Методы биотестирования, объединенные с лабораторным моделированием, позволяют изучать потепление климата в “чистом” эксперименте, ограничивая факторы, действующие на тест-организмы. Методом создания микрокосмов показано, что потепление модифицирует эффекты загрязняющих веществ, полностью изменяя сценарий реакций водного сообщества на токсический стресс (Vijayaraj et al., 2022). Пестициды отрицательно действовали в эксперименте на все функциональные группы, кроме фитопланктона, численность которого возросла, а функциональная нагрузка (потепление на 3.5 °C) увеличивала продукцию макрофитов и перифитона. Доказано, что потепление усиливает совместный синергетический эффект нитратов и пестицидов в отношении увеличения биомассы микроводорослей и снижения массы макрофитов (Polst et al., 2022).

Натурные исследования подтверждают, что физические характеристики воды значительно влияют на структуру сообщества гидробионтов, в том числе относящихся к детритным пищевым цепям, часто преобладающим в континентальных

водных объектах (Devotta et al., 2022). В ретроспективных экологических исследованиях подтверждены сдвиги в сообществах пресноводного фитопланктона в позднем ледниковом и среднем голоцене в результате гидроклиматических изменений, что иллюстрирует уязвимость современных экосистем к климатическим и гидрологическим изменениям (Aichner et al., 2022).

Известно, что современные трансформации климата выражаются не столько в стабильном повышении температуры, сколько в температурных аномалиях. С этой точки зрения ценно исследование (Zhang et al., 2022), в котором, кроме постоянного повышения температуры, моделировали периодические тепловые волны. Авторы доказали, что такие “удары” в большей мере способствовали росту фитопланктона, чем при постоянном потеплении среды обитания, в итоге это привело к снижению численности и биомассы макрофитов из-за создавшегося затенения. В условиях сильного химического загрязнения, например, поступления сточных вод, лимитирующим фактором будет оставаться токсическое действие смеси веществ, попавших в водную среду (Allen et al., 2021).

Потепление климата, вероятно, может стать фактором, облегчающим захват новых ареалов обитаний стрессоустойчивыми видами гидробионтов. Так, в сообщества пересыхающих и постоянно функционирующих прудов Северной Америки активно внедряется кладоцера *Moina macroscopa* (Straus), выходя за пределы исконного палеарктического ареала (Macêdo et al., 2022). Одной из предполагаемых причин случайной интродукции вида считается его использование для биотестирования.

Таким образом, исследования, проведенные в лабораторных условиях, подтверждают ценотические риски в первую очередь для мелководных озер и прудов, наиболее сильно воспринимающих последствия изменения климата. Изменения на уровне сообществ затрагивают функционирование всей экосистемы водного объекта, приводя к снижению биоразнообразия и продуктивности континентальных водных объектов.

Комбинированное действие температурного и химического факторов. Благодаря методам лабораторного биотестирования происходит постепенное развитие представлений о комбинированном действии температурного и химического факторов. При одновременном воздействии на мидий *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) химического и температурного стрессоров не наблюдали никаких аддитивных или синергетических эффектов (Andrade et al., 2019). Однако в более поздней работе для этих же тест-организмов показано, что одновременное воздействие углеродных наночастиц и повышение температуры с

17 до 22 °C вызвали комбинированное действие, проявившееся в так называемой “метаболической депрессии” (metabolic depression), включающей активацию биотрансформационной защиты, снижение антиоксидантной способности и итоговое усиление повреждения клеток (Andrade et al., 2022). У рыб при повышении температуры воды в ряду 15, 20 и 25 °C и одновременном воздействии ртути отмечали увеличение уровня окислительного повреждения белков и снижение аэробной выработки энергии (Vieira et al., 2021).

Имеются данные, что повышение температуры улучшает окислительный статус организмов, находящихся под воздействием химических веществ. Так, при постоянном нагревании водной среды моллюски *Ruditapes philippinarum* (A. Adams & Reeve) лучше переносили воздействие препаратов карбамазепина и цетиризина, что объясняется увеличением элиминации веществ и снижением образования активных форм кислорода (Almeida et al., 2021). Также в биотестах на личинках комаров *Anopheles gambiae* (Giles), выполненных в широком диапазоне температурных условий (25, 28, 30, 32, 34, 36, 38 и 40°C), показано, что с увеличением температуры повышается устойчивость насекомых к инсектицидам (Agyekum et al., 2022).

Существует и другая сторона этой проблемы. Химическое воздействие значительно сужает термическую толерантность гидробионтов, делая их более уязвимыми к изменениям температуры и экстремальным тепловым явлениям (Li et al., 2022). Эта гипотеза подтверждается в работе (Carneiro et al., 2021): имеющееся химическое загрязнение отрицательно влияло на термическую толерантность двусторчатого моллюска *Anomalocardia flexuosa* (L.).

Зависимость ответных реакций живых организмов, в том числе гидробионтов, на токсичные вещества от окружающей температуры позволяет предположить, что подвижные организмы будут проявлять реакции избегания не только химического фактора, но и температурного, способного усилить токсический эффект. Подтверждение этому — работа (Wang et al., 2022), в которой показано, что влияние низких концентраций инсектицида бета-цифлутрина приводило к поиску ящерицами *Eremias argus* (Peters) более теплой среды обитания, а обработка организмов высокими дозами вещества заставляла их искать холодную среду обитания. Эти первые сведения о связи действующих доз токсикантов, биохимических реакций на них и последующих поведенческих эффектов отчасти объясняют противоречия, обнаруженные между результатами других работ. По-видимому, более теплая среда обитания способствует нейтрализации токсичных соединений за счет активации механизмов окислительного

стресса, в то время как снижение температуры может действовать в направлении ослабления вредного действия путем замедления внутренней диффузии токсикантов. В любом случае, комбинированное действие химического и температурного факторов продолжает оставаться фронтальным направлением водной токсикологии и гидробиологии.

Прогнозы. Даже незначительное повышение средней температуры окружающей среды может привести к нежелательным последствиям. Так, цепочка событий “повышение средней температуры на планете — увеличение концентрации углекислого газа (CO_2) в атмосфере — растворение CO_2 в воде — снижение уровня pH воды” нанесет среди прочего и токсикологический ущерб водным организмам, поскольку закисление воды усилит негативные эффекты многих фармакологических препаратов, например, парацетамола (Daniel et al., 2022). Снижение уровня воды континентальных водоемов за счет испарения может привести к их засолению с дальнейшими реакциями организмов. Например, биотесты на пресноводных амфиподах *Hyalella azteca* (Saussure) в течение жизненного цикла показали, что в условиях повышенной солености проявляется пониженная термостойкость (Fulton et al., 2021). Результаты этих исследований отсылают нас к законам общей экологии. Известно, что пессимальность одного фактора снижает устойчивость организма и к другим факторам среды (Odum, 1983).

Потепление климата неизбежно приведет к увеличению продуктивности континентальных водоемов. Особенно серьезные изменения могут ожидать субарктические водоемы и водотоки. Прогноз таких изменений сделан по итогам научных исследований, проведенных в 18 субарктических водоемах, образующих градиент от холодных нетронутых олиготрофных озер к более теплым и все более измененным человеком мезотрофным и эвтрофным водным системам в более южных широтах (Ahonen et al., 2018). Как следствие возможного потепления, на примере этих озер показано, что в более теплых и продуктивных водоемах увеличивается биоаккумуляция ртути рыбами. По-видимому, это связано не только с биохимическими особенностями представителей ихтиофауны, но и с влиянием температуры на биогеохимические процессы. Так, повышение температуры воды на $1\text{--}4^\circ\text{C}$ увеличивает скорость разложения органического вещества на $11\text{--}52\%$ (на примере флокулентных донных отложений ручьев юго-западного Мичигана, США) (Kincaid et al., 2019). Минерализация органического вещества приводит к высвобождению потенциально токсичных химических элементов, надежно законсервированных в донных отложениях.

Один из рисков, связанных с повышением температуры воды, — увеличение биомассы фитопланктонных организмов, выделяющих токсины. Так, тепловые волны уже приводят к гибели рыбы из-за насыщения воды токсинами динофлагеллят *Karenia* spp. (Rolton et al., 2022).

Также ученые строят прогнозы, прибегая к методам палеогидрологии и геохронологии. При анализе палеоданных, полученных для озера на северо-западе Китая, выявлено, что во время раннепермского потепления климата произошла интенсификация цикла метана, наблюдался активный метаногенез в бескислородных озерных отложениях (Sun et al., 2022). При повторении подобных процессов вследствие потепления климата можно ожидать массовую гибель гидробионтов.

Следует критически относиться к результатам лабораторных экспериментов и соотносить их с реальными процессами, наблюдаемыми длительное время. Подобных исследований крайне мало. Например, при анализе большого объема данных за 1978–2017 гг. на р. Дунай установлено, что бета-разнообразие фитопланктона имело значительную положительную связь с климатическими показателями. При этом пространственные переменные (1117 км реки) были еще важнее для формирования как видового, так и функционального группового состава сообщества, чем климатические факторы (Rusanov et al., 2022).

Климатические аспекты проблемы водных экосистем содержат множество мало изученных вопросов. На организменном уровне необходимо выяснение последовательности и связи биохимических изменений, появления физиологических отклонений от нормы и морфологических аномалий, вызванных температурным стрессом. На популяционном уровне еще предстоит изучить адаптационные потенциалы гидробионтов, у которых формирование половой структуры зависит от температуры среды обитания. Водные сообщества уже претерпевают изменения, что требует развития методологии мониторинга этого процесса. Каждый из этих аспектов может быть исследован в первую очередь в лабораторных моделях водных экосистем с применением принципов биотестирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Множество вопросов климатической гидробиологии остаются не исследованными. Методы биотестирования на монокультурах гидробионтов и их микрокосмах — надежная методологическая база получения ответов на эти вопросы. По сравнению с натурными исследованиями, биотестирование отличается относительной экспрессностью лабораторных экспериментов и высоким

уровнем стандартизации биоанализов. Однако история формирования гидробиологии, биогеохимии и водной токсикологии напоминает о необходимости развития исследований от меньшего к большему, от лабораторных опытов к натурным исследованиям и полевым испытаниям. Обобщая выполненный анализ, можно сформулировать следующее: 1. Гидробионты чутко реагируют на изменения температуры среды обитания, начиная с молекулярного уровня, переходящего в физиологические, морфологические и поведенческие эффекты. 2. Стабильное повышение температуры и экстремальные тепловые волны влекут за собой трансформацию других факторов, значимых для гидробионтов: уровня pH, концентрации растворенного кислорода, концентрации доступных органических веществ. Такой каскад изменений приведет к трансформации гидробиосферы на уровне сообществ. 3. Повышение температуры снижает критический для биоты порог насыщения водной среды загрязняющими веществами. Температурная минерализация органического вещества водоемов и водотоков, в том числе донных отложений, создаст дополнительную токсическую нагрузку на гидробионты. Следствие — потеря биоразнообразия и снижение ресурсной ценности водных объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа не имела дополнительного финансирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимов О.А., Борщ С.В., Георгиевский В.Ю. и др. 2012. Методы оценки последствий изменения климата для физических и биологических систем. М.: Научно-исслед. центр космическ. гидрометеорол. "Планета". 512 с.
- Брагинский Л.П., Береза В.Д., Биргер Т.И. и др. 1979. Экспериментальное тестирование токсичности водной среды и повышение чувствительности биологических тестов // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. Л.: Наука. С. 324.
- Филенко О.Ф., Михеева И.В. 2007. Основы водной токсикологии. М.: Колос.
- Abbink W., Blanco G.A., Roques J.A.C. et al. 2012. The effect of temperature and pH on the growth and physiological response of juvenile yellowtail kingfish *Seriola lalandi* in recirculating aquaculture systems // Aquaculture. V. 330(333). P. 130. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.11.043>
- Agyekum T.P., Arko-Mensah J., Botwe P.K. et al. 2022. Relationship between temperature and *Anopheles gambiae* sensu lato mosquitoes' susceptibility to pyrethroids and expression of metabolic enzymes // Parasites Vectors. V. 15. № 1. P. 163. <https://doi.org/10.1186/s13071-022-05273-z>
- Ahonen S.A., Hayden B., Leppänen J.J. et al. 2018. Climate and productivity affect total mercury concentration and bioaccumulation rate of fish along a spatial gradient of subarctic lakes // Sci. Total Environ. V. 637. P. 1586. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.436>
- Aichner B., Wünnemann B., Callegaro A. et al. 2022. Asynchronous responses of aquatic ecosystems to hydroclimatic forcing on the Tibetan Plateau // Communications Earth and Environ. V. 3. № 1. e3. <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00325-1>
- Allen J., Gross E., Courcoul C. 2021. Disentangling the direct and indirect effects of agricultural runoff on freshwater ecosystems subject to global warming: A microcosm study // Water Res. V. 19015. e116713. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.116713>
- Almeida Â., Calisto V., Esteves V. et al. 2021. Can ocean warming alter sub-lethal effects of antiepileptic and antihistaminic pharmaceuticals in marine bivalves? // Aquat. Toxicol. V. 230. e105673. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2020.105673>
- Andrade M., De Marchi L., Pretti C. et al. 2019. The impacts of warming on the toxicity of carbon nanotubes in mussels // Mar. Environ. Res. V. 145. P. 11. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.01.013>
- Andrade M., Soares A.M.V.M., Solé M. et al. 2022. Do climate change related factors modify the response of *Mytilus galloprovincialis* to lanthanum? The case of temperature rise // Chemosphere. V. 307. e135577. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.135577>
- Bardin M.Y., Ran'kova E.Y., Platova T.V. et al. 2020. Modern Surface Climate Change as Inferred from Routine Climate Monitoring Data // Russ. Meteorol. Hydrol. V. 45. № 5. P. 317. <https://doi.org/10.3103/S1068373920050027>
- Basconcello J., Moon I.-J. 2022. Increasing activity of tropical cyclones in East Asia during the mature boreal autumn linked to long-term climate variability // NPJ Clim. Atmos. Sci. V. 5(1). e4. <https://doi.org/10.1038/s41612-021-00222-6>
- Berlinger J., Moore C.E., Cleverly J. et al. 2022. Bridge to the future: important lessons from 20 years of ecosystem observations made by the OzFlux network // Global Chang Biol. V. 28(11). P. 3489. <https://doi.org/10.1111/gcb.16141>
- Bosserelle A.L., Morgan L.K., Hughes M.W. 2022. Groundwater rise and associated flooding in coastal settlements due to sea-level rise: a review of processes and methods // Earth's Future. V. 10. № 7. e2021EF002580. <https://doi.org/10.1029/2021EF002580>
- Carneiro A.P., Soares C.H.L., Pagliosa P.R. 2021. Does the environmental condition affect the tolerance of the bivalve *Anomalocardia flexuosa* to different intensities and durations of marine heatwaves? // Mar. Pollut. Bull. V. 168. № 112410. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112410>
- Costábile A., Castellano M., Aversa-Marnai M. et al. 2022. A different transcriptional landscape sheds light on Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) mechanisms to cope with bacterial infection and

- chronic heat stress // *Fish Shellfish Immunol.* V. 128. P. 505.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2022.08.022>
- Couret J., Dotson E., Benedict M.Q. 2014. Temperature, larval diet, and density effects on development rate and survival of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // *PLoS ONE.* V. 9. e87468.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087468>
- Daniel D., Nunes B., Pinto E. et al. 2022. Assessment of paracetamol toxic effects under varying seawater pH conditions on the marine polychaete *Hediste diversicolor* using biochemical endpoints // *Biology.* V. 11(4). № 581.
<https://doi.org/10.3390/biology11040581>
- Devotta D.A., Kent A.D., Nelson D.M. et al. 2022. Effects of alder- and salmon-derived nutrients on aquatic bacterial community structure and microbial community metabolism in subarctic lakes // *Oecologia.* V. 199. № 3. P. 711.
<https://doi.org/10.1007/s00442-022-05207-7>
- Du P., Ye W.-J., Deng B.-P. et al. 2022. Long-term changes in zooplankton in the Changjiang estuary from the 1960s to 2020 // *Front. Mar. Sci.* V. 9. e961591.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.961591>
- Ferreira P., Gabriel A., Sousa J.P. et al. 2022. Representativeness of *Folsomia candida* to assess toxicity of a new generation insecticide in different temperature scenarios // *Sci. Total Environ.* V. 837. e155712.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155712>
- Fulton C.A., Huff Hartz K.E., Fuller N.W. et al. 2021. Fitness costs of pesticide resistance in *Hyalella azteca* under future climate change scenarios // *Sci. Total Environ.* V. 753. e141945.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141945>
- Ibarra-Morales D., Silva-Aguilera R.A., Oseguera L.A. et al. 2022. Impacts of global change on two tropical, high mountain lakes in Central Mexico // *Sci. Total Environ.* V. 852. e158521.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158521>
- Jiang Y., Guo J., Haisa A. et al. 2022. Genome-wide association analysis of heat tolerance in the northern pike (*Esox lucius*) // *Aquaculture.* V. 559. e738459.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738459>
- Kincaid D.W., Lara N.A.H., Tiegs S.D. et al. 2019. Decomposition in flocculent sediments of shallow freshwaters and its sensitivity to warming // *Freshwater Sci.* V. 38(4). P. 899.
<https://doi.org/10.1086/706184>
- Lazare S., Vitoshkin H., Alchanatis V. et al. 2022. Canopy-cooling systems applied on avocado trees to mitigate heatwaves damages // *Sci. Rep.* V. 12(1). e12563.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-16839-3>
- Li S., Liu Y., Li B. et al. 2022. Physiological responses to heat stress in the liver of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) revealed by UPLC-QTOF-MS metabolomics and biochemical assays // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* V. 242. e113949.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.113949>
- Li A.J., Zhou G.-J., Lai R.W.S. et al. 2022. Extreme cold or warm events can potentially exacerbate chemical toxicity to the marine medaka fish *Oryzias melastigma* // *Aquat. Toxicol.* V. 249. e106226.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2022.106226>
- Macêdo R.L., Sousa F.D.R., Dumont H.J. et al. 2022. Climate change and niche unfilling tend to favor range expansion of *Moina macrocopa* Straus 1820, a potentially invasive cladoceran in temporary waters // *Hydrobiologia.* V. 849. P. 4015.
<https://doi.org/10.1007/s10750-022-04835-7>
- Murdock C.C., Paaijmans K.P., Cox-Foster D. et al. 2012. Rethinking vector immunology: the role of environmental temperature in shaping resistance // *Nat. Rev. Microbiol.* V. 10. № 12. P. 869.
<https://doi.org/10.1038/nrmicro2900>
- Odum E.P. 1983. *Basic Ecology.* USA; New York: Harcourt Brace College Publishers.
- Olkova A.S., Kantor G.Y., Kutayavina T.I. et al. 2018. The importance of maintenance conditions of *Daphnia magna* Straus as a test organism for ecotoxicological analysis // *ET&C.* V. 37(2). P. 376.
<https://doi.org/10.1002/etc.3956>
- O'Neill E.A., Rowan N.J., Fogarty A.M. 2019. Novel use of the alga *Pseudokirchneriella subcapitata*, as an early-warning indicator to identify climate change ambiguity in aquatic environments using freshwater finfish farming as a case study // *Sci. Total Environ.* V. 692. P. 209.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.243>
- Polst B.H., Hilt S., Stibor H. et al. 2022. Warming lowers critical thresholds for multiple stressor-induced shifts between aquatic primary producers // *Sci. Total Environ.* V. 83810. e156511.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156511>
- Qiu S., Yu Q., Niu T. et al. 2022. Restoration and renewal of ecological spatial network in mining cities for the purpose of enhancing carbon Sinks: the case of Xuzhou, China // *Ecol. Indic.* V. 143. e109313.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109313>
- Resende A.C., Mauro Carneiro Pereira D., Cristina Schlegler I. et al. 2022. Effects of heat shock on energy metabolism and antioxidant defence in a tropical fish species *Psalidodon bifasciatus* // *J. Fish Biol.* V. 100(5). P. 1245.
<https://doi.org/10.1111/jfb.15036>
- Rolton A., Rhodes L., Hutson K.S. et al. 2022. Effects of harmful algal blooms on fish and shellfish species: a case study of New Zealand in a changing environment // *Toxins.* V. 14(5). e341.
<https://doi.org/10.3390/toxins14050341>
- Rusanov A.G., Bíró T., Kiss K.T. et al. 2022. Relative importance of climate and spatial processes in shaping species composition, functional structure and beta diversity of phytoplankton in a large river // *Sci. Total Environ.* V. 807. e150891.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150891>
- Shahjahan Md., Islam, Md. J., Hossain Md T. et al. 2022. Blood biomarkers as diagnostic tools: An overview of climate-driven stress responses in fish // *Sci. Total Environ.*

- Environ. V. 84315. e156910. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156910>
- Sun F., Hu W., Cao J. et al. 2022. Sustained and intensified lacustrine methane cycling during Early Permian climate warming // Nat. Commun. V. 13(1). e4856. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32438-2>
- Vieira H.C., Bordalo M.D., Rodrigues A.C.M. et al. 2021. Water temperature modulates mercury accumulation and oxidative stress status of common goby (*Pomatoschistus microps*) // Environ. V. 193. e110585. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.110585>
- Vijayaraj V., Laviale M., Allen J. et al. 2022. Multiple-stressor exposure of aquatic food webs: Nitrate and warming modulate the effect of pesticides // Water Res. V. 2161. e118325. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.118325>
- Wang F.I., Ding G., Ng G.S. et al. 2022. Luciferase-based GloSensor™ cAMP assay: temperature optimization and application to cell-based kinetic studies // Methods. V. 203. P. 249. <https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2021.10.009>
- Wang Z., Liu R., Zhang L. et al. 2022. Thermoregulation of *Eremias argus* alters temperature-dependent toxicity of beta-cyfluthrin: ecotoxicological effects considering ectotherm behavior traits // Environ. Pollut. V. 293. e118461. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118461>
- Yang X., Tong G., Dong L. et al. 2022. Evaluation of qPCR reference genes for taimen (*Hucho taimen*) under heat stress // Sci. Reports. V. 12. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-03872-x>
- Zhang P., Wang T., Zhang H. et al. 2022. Heat waves rather than continuous warming exacerbate impacts of nutrient loading and herbicides on aquatic ecosystems // Environ Int. V. 168. e10747. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2022.107478>

Determining the Consequences of Climate Change for Aquatic Ecosystems Using Bioassay Methods: a Review

A. S. Olkova^{a,*}

Vyatka State University, Kirov, Russia

*e-mail: usr08617@vyatsu.ru

The article describes the scientific and methodological possibilities of bioassay in the field of studying the effects of climate change on water bodies and aquatic organisms. In fish aquaculture, it was revealed that an increase in water temperature changes the biochemical parameters of the internal environments of organisms, affects their behavior and the number of offspring. A number of biogeochemical transformations of aquatic ecosystems are predicted: a decrease in the pH of water, mineralization of organic matter of bottom sediments, release and increase in bioavailability of compounds of potentially toxic elements. Bioassay methods using monocultures and laboratory microcosms have shown that maximum temperature values and a cascade of concomitant changes will lead to a restructuring of the aquatic life community, changes in the habitats of organisms, and the disappearance of stenothermic species. The realism of such scenarios is confirmed by paleodata and modern natural phenomena.

Keywords: climate change, aquatic ecosystems, bioassay, hydrobionts, chemical stress

УДК 582.261.1(571.56)

НОВЫЙ ДЛЯ НАУКИ ВИД ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ *Buryatia strelnikovae* (Bacillariophyta)

© 2024 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,
Иркутск, Россия

*e-mail: genkal47@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 10.12.2023 г.

Принята к публикации 11.12.2023 г.

Изучен альгологический материал из тундровых озер сопредельных территорий Усть-Ленского заповедника (Якутия) с помощью сканирующей электронной микроскопии. Выявлен новый для науки вид диатомовых водорослей *Buryatia strelnikovae* sp. nov. Новый вид имеет морфологическое сходство с видами *B. oviformis* и *B. crassa*. От первого вида отличается большими значениями числа штрихов и ареол в 10 мкм, от второго — меньшими длиной и шириной створки и большим числом штрихов и ареол в 10 мкм.

Ключевые слова: Якутия, озера, фитопланктон, Bacillariophyta, *Buryatia strelnikovae*, новый вид, морфология, электронная микроскопия.

DOI: 10.31857/S0320965224030139, EDN: ZOZQEK

Род *Buryatia* Kulikovskiy, Lange-Bertalot et Metzeltin относится к сем. Scoliotropidaceae Mereschkowsky порядка Naviculales Bessey, описан по материалам из оз. Байкал (Kulikovskiy et al., 2012). Представители рода имеют овальные или круглые створки с нитевидным швом. С наружной поверхности шов часто располагается между небольшими валикообразными утолщениями, дистальные концы шва либо прямые, либо повернуты на загиб створки. С внутренней поверхности шов располагается на довольно широком и приподнятом осевом поле, дистальные концы заканчиваются слабо выраженными хеликтоглоссами, центральные концы прямые.

Однорядные штрихи из крупных круглых ареол, закрыты гименом в средней части (Куликовский и др., 2016). Известно 10 видов этого рода, все они обнаружены только в оз. Байкал (Kulikovskiy et al., 2012).

Объектами настоящего исследования послужили шесть тундровых озер, расположенных вблизи охранной зоны Усть-Ленского заповедника (Якутия) (рис. 1, табл. 1, 2).

Пробы фитопланктона отбирали в прибрежье озер из поверхностного горизонта, с использованием сети Апштейна (ткань SEFAR NITEX, диаметр ячеи 15 мкм).

Таблица 1. Пункты отбора проб, географические координаты и параметры

Дата отбора	Водоем	Высота над у.м., м	Площадь озера, км ²	Координаты	
				с.ш.	в.д.
04.07.2021	1	54	0.486	71.669574	128.72409
03.07.2021	2	109	0.031	71.725193	128.64189
03.07.2021	3	66	0.038	71.736595	128.69375
06.07.2021	7	154	0.023	71.542727	128.58249
06.07.2021	8	85	0.158	71.554593	128.64756
06.07.2021	9	38	0.124	71.575795	128.76420

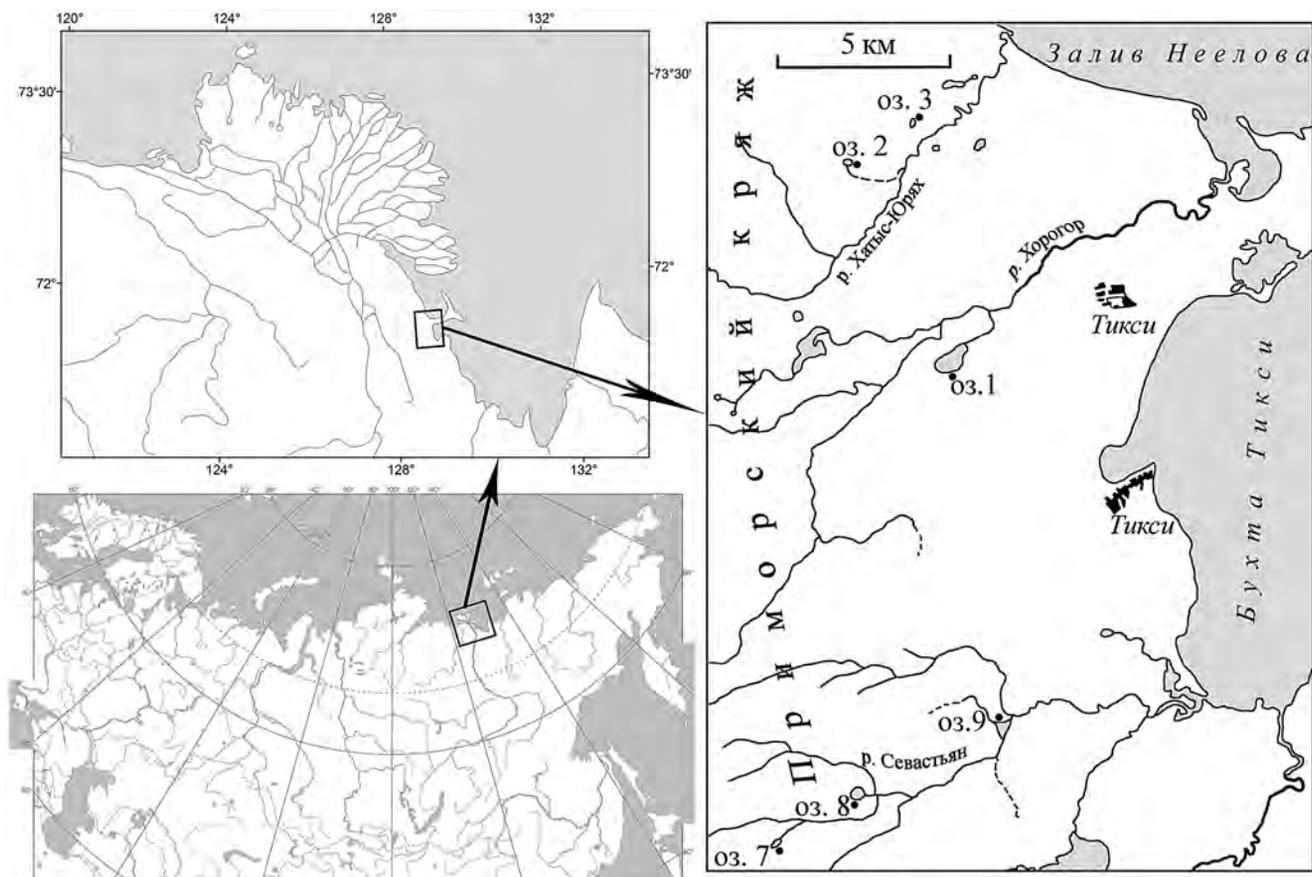


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных озер.

Освобождение створок диатомей от органического вещества проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Приготовленные препараты изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-6510LV. Для определения водорослей использовали определители (Kulikovskiy et al., 2012; Куликовский и др., 2016) и работы (Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, 1993; 2001; Lange-Bertalot et al., 2017).

При исследовании видового состава была обнаружена диатомовая водоросль, которую отнесли к роду *Buryatia* согласно диагнозу и другим морфологическим особенностям, характерным для его представителей (Куликовский и др., 2016). Расположение штрихов в слегка заметных углублениях, что наблюдается и у нашей формы (рис. 2а–2д). Ареолы закрыты гименом в средней части (рис. 2). Шов с наружной поверхности находится между валикообразными утолщениями, дистальные концы шва повернуты на загиб створки (рис. 2а–2д). Центральные концы шва с внутренней поверхности слегка отогнуты в одну сторону (рис. 2е). Широкий стернум с внутренней поверхности слегка возвышается, дистальные концы шва заканчиваются хеликтогlossой (рис. 2е). На основе вышеизложенного ниже приводится описание нового для науки вида.

Buryatia strelnikovae Genkal et Gabyshev sp. nov. (Fig. 2).

Valvae elliptical to linear-elliptical with obtusely or very weakly cuneately obtusely rounded or broadly rounded ends. Length 10–22.1 μm , breadth 5.3–9.0 μm . Raphe narrowly lateral slightly curved towards the primary side, proximally slightly expanded. Terminal fissures bent to the secondary side. Axial area including the barely separated central area narrowly lanceolate. Striae moderately radiate throughout without intercalated shorter ones, 18–25 rows in 10 μm . Areolae of round or oval shape, 25–30 in 10 μm .

Holotype: nameless lake, 6 VII 2021, Genkal Tixi Slide № 2112 (marked here in Fig. 2a), Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences (IBIW RAS).

Type location. A nameless lake in the adjacent territory of the Ust-Lensky Reserve, 71.575795° N, 128.76420° E (WGS 1984), Russia.

Etymology: The species is named after N.I. Strelnikova, a famous Russian diatomologist.

Distribution. Yakutiya, Russia.

Type locality. A nameless lake — a small tundra body of water which drains into Tiksi Bay, located 6 km from its shore and 70 km southeast of the border of the Ust-Lena Reserve on the north-exposed slope of

Таблица 2. Физико-химические показатели вод исследованных озер (по: (Varinova et al., 2023))

Показатель	Исследованные озера					
	1	2	3	7	8	9
Температура воды, °С	15.10	15.00	15.10	14.70	14.60	14.00
Водородный показатель (рН), единицы	7.30	6.70	7.42	7.34	7.22	6.65
Кислород (O ₂), мг/дм ³	9.98	9.40	10.28	9.77	9.86	9.60
Взвешенные вещества, мг/дм ³	<3.00	<3.00	<3.00	<3.00	<3.00	<3.00
Солевой состав, мг/дм³						
Минерализация	181.60	225.63	168.73	259.83	260.95	234.05
Жесткость	2.44	3.09	2.28	3.34	3.61	3.16
Кальций	28.40	38.60	22.44	38.20	32.40	36.80
Магний	12.40	14.20	14.09	17.40	24.20	16.10
Натрий	1.43	1.14	2.60	6.03	1.39	1.28
Калий	0.57	0.49	0.81	1.60	0.86	0.37
Гидрокарбонаты	90.60	98.60	67.12	110.20	130.40	120.50
Хлориды	3.20	4.80	3.55	4.80	8.20	4.00
Сульфаты	45.00	67.80	58.12	81.60	63.50	55.00
Биогенные вещества, мг/дм³						
Ион аммония (NH ₄)	0.15	0.10	0.26	0.20	0.12	0.31
Нитрит-ион (NO ₂)	<0.02	<0.02	<0.02	<0.02	<0.02	<0.02
Нитраты (NO ₃)	0.48	0.54	0.54	0.56	0.60	0.58
Кремний (Si-SiO ₂)	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
Фосфаты (PO ₄)	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05
Фосфор общий (P _{общ})	0.07	0.05	0.08	0.10	0.10	0.11
Органические вещества						
Цветность, градусы	15	13	13	19	18	10
ЛООВ (по величине БПК ₅), мг/дм ³	1.61	1.46	1.75	0.83	1.43	2.39
ТООВ (по величине ХПК), мг/дм ³	17.80	17.60	14.40	16.40	16.80	16.20
Фенолы, мг/дм ³	<0.0005	<0.0005	<0.0005	<0.0005	<0.0005	<0.0005
Промышленные загрязняющие в-ва						
Нефтепродукты, мг/дм ³	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005
Тяжелые металлы, мг/дм³						
Железо общее (Fe _{общ})	0.29	0.40	0.29	0.50	0.62	0.68
Марганец (Mn)	0.0040	0.0020	0.0040	0.0070	0.0060	0.0070
Никель (Ni)	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005
Медь (Cu)	0.0030	0.0030	0.0030	0.0040	0.0030	0.0040
Цинк (Zn)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Свинец (Pb)	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005

Примечание. ЛООВ — содержание легкоокисляемых органических веществ; ТООВ — содержание трудноокисляемых органических веществ.

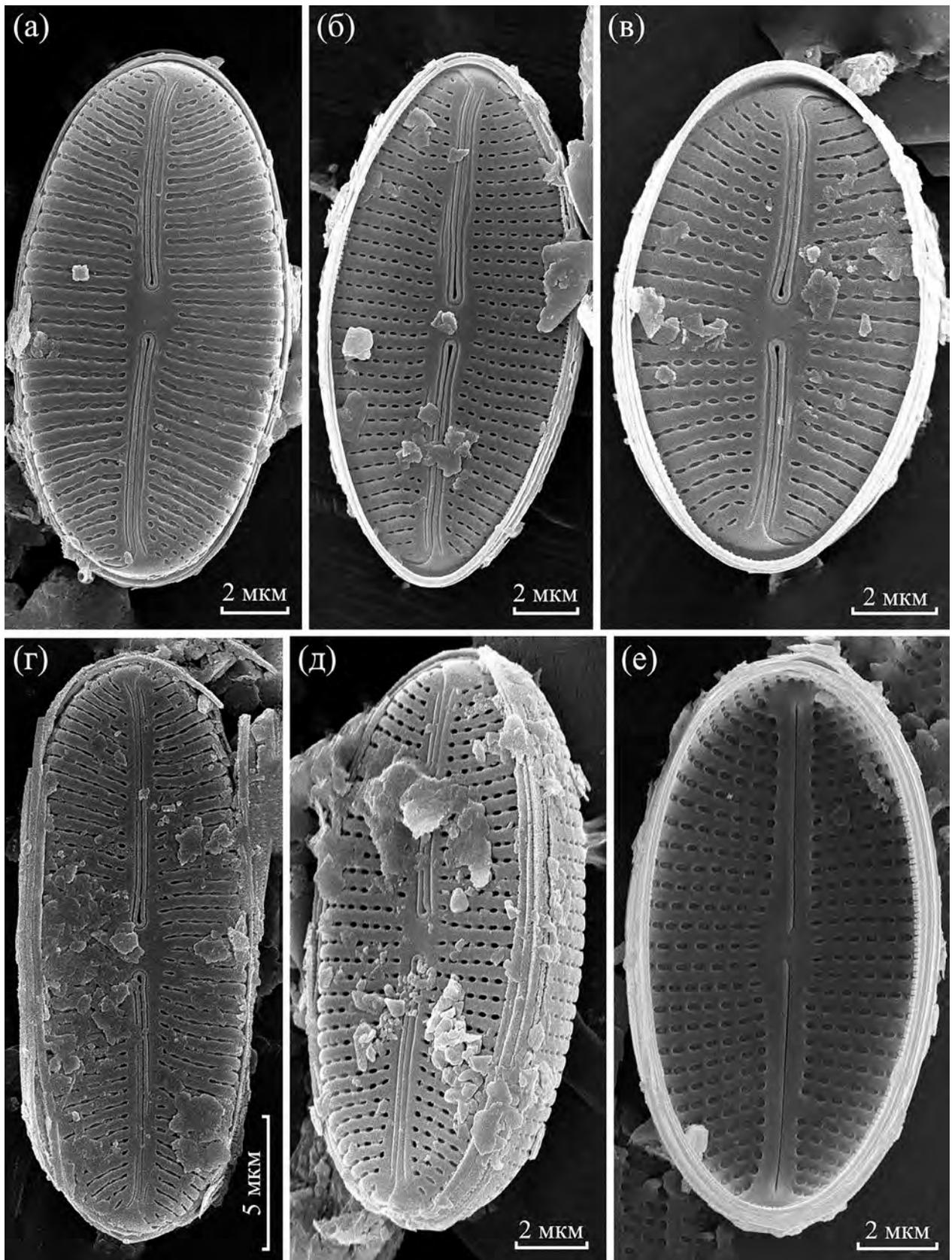


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок *Buryatia strelnikovaе* (СЭМ): а–д — створки с наружной поверхности, е — с внутренней.

the Primorsky Ridge. The lake is located at an altitude of 38 m above sea level. The lake's surface water area is 0.124 km², the shoreline is 1.8 km. The water temperature during sampling was 14°C, pH — 6.65.

B. strelnikovae встречается и в других сходных по экологии озерах этого региона (Якутия) (рис. 1, табл. 1, 2) и это первая находка представителя рода за пределами оз. Байкал. Для данного региона имеется недостаточно работ по изучению Bacillariophyta с применением электронной микроскопии. В единственной публикации по небольшим водоемам полигонально-валиковой тундры о. Тит-Ары (нижнее течение р. Лены) в фитоперифитоне обнаружено 160 таксонов диатомовых водорослей, в том числе 13 водорослей определенных только до рода (*Amphora*, *Cavinula*, *Discostella*, *Encyonema*, *Eunotia*, *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Pinnularia*, *Stephanodiscus*) (Копырина и др., 2021), что свидетельствует о потенциальном богатстве флоры этой группы и необходимости дальнейших альгологических исследований.

Вид *Buryatia strelnikovae* по форме створки имеет сходство с *B. oviformis* Kulikovskiy, Metzeltin et Lange-Bertalot (Kulikovskiy et al., 2012, Plate 92, Figs 13–16) и *B. crassa* Kulikovskiy, Metzeltin et Lange-Bertalot (Kulikovskiy et al., 2012, Plate 92, Fig. 26), описание которых основано только на световой микроскопии. Новый вид отличается от них по количественным признакам (меньшими длиной и шириной створки, большими значениями числа штрихов и ареол в 10 мкм) (табл. 3). В водоеме типового местонахождения наблюдали определенную тенденцию — с увеличением длины створки ее форма меняется от эллиптической (рис. 2в) до линейно-эллиптической (рис. 2г).

Проведенное исследование позволило выявить новый для науки вид диатомовых водорослей и расширить ареал рода.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гос. задания по темам № 121051100099-5 и № FWRS-2021-0023.

Таблица 3. Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков сходных по морфологии видов рода *Buryatia*

Длина створки, мкм	Ширина створки, мкм	Число штрихов в 10 мкм	Число ареол в 10 мкм	Литературный источник
<i>B. crassa</i>				
35	16	15	15–16	Kulikovskiy et al., 2012
<i>B. oviformis</i>				
14–28	8–10	19	18	Kulikovskiy et al., 2012
<i>B. strelnikovae</i>				
10–22.1	5.3–9	18–25	25–30	Данные авторов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. М.: Наука.
- Копырина Л.И., Генкал С.И., Ремигайло П.А. 2021. Диатомовые водоросли водоемов субарктической тундры // Биология внутр. вод. № 2. С. 107
- Куликовский М.С., Глуценко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань.
- Barinova S., Gabyshev V., Genkal S., Gabysheva O. 2023. Diatoms of small water bodies as bioindicators in the assessment of climatic and anthropogenic impacts on the coast of Tiksi Bay, Russian Arctic // Water. V. 15. № 8. P. 1533. <https://doi.org/10.3390/w15081533>
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Teil 1. Naviculaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/1. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae. Teil 4. Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/4. S. 1.
- Kulikovskiy M.S., Lange-Bertalot H., Metzeltin D., Witkowski A. 2012. Lake Baikal: hotspot of endemic diatoms I // Iconographia Diatomologica. V. 23. P. 11.
- Lange-Bertalot H. 1993. 85 Neue taxa und über 100 weitere neu definierte Taxa ergänzend zur Süßwasserflora von Mitteleuropa // Bibliotheca Diatomologica. V. 27. P. 1.
- Lange-Bertalot H. 2001. Diatoms of Europe. Navicula sensu stricto, 10 genera separated from Navicula sensu lato. V. 2. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books. P. 1.

Buryatia strelnikovae* (Bacillariophyta), a New Species of Diatoms for Science*S. I. Genkal^{1, *}, V. A. Gabyshev²**¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*²*Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia*
**e-mail: genkal47@mail.ru*

The study of algological material from tundra lakes of the adjacent territories of the Ust-Lena Reserve (Yakutia) using scanning electron microscopy revealed a new species of diatoms for science *Buryatia strelnikovae* sp. nov. The new species has morphological similarities with other species of the genus *B. oviformis* and *B. crassa*. It differs from the former by large values of the number of striae and areolae of 10 µm, from the latter by smaller length and width of the sash and large values of the number of strokes and areoles of 10 µm, but differs from them in smaller leaf length and width, large values of the number of striae and areolae of 10 µm.

Keywords: Yakutia, lake, phytoplankton, Bacillariophyta, *Buryatia strelnikovae*, new species, morphology, electron microscopy

УДК 581.95(571.642)

НАХОДКИ ВОДНЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА о. САХАЛИН

© 2024 г. М. О. Иванова^{а, *}, П. А. Волкова^а, А. А. Бобров^{а, b**}

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

^bТюменский государственный университет, AquaBioSafe, Тюмень, Россия

* e-mail: m.ivanova3105@gmail.com

** e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 18.05.2023 г.

После доработки 04.09.2023 г.

Принята к публикации 13.09.2023 г.

Впервые для Юго-Западного геоботанического района о. Сахалин (выделен в отдельную подзону темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород и соответствует Крильонскому флористическому району) указаны *Lemna turionifera*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton gramineus*, *P. manchuriensis*, *Stuckenia pectinata*, *Utricularia minor*, *U. × ochroleuca*. Для геоботанического района Южно-сахалинской низменности впервые приведен *Myriophyllum spicatum*. Все эти таксоны известны из других геоботанических районов о. Сахалин. Сделанные нами дополнения к флоре хорошо обследованного ботаниками Юго-Западного района говорят об общей недоизученности водной флоры острова, а не ее уникальности в подзоне темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород.

Ключевые слова: водные сосудистые растения, Дальний Восток, Сахалинская область, флористические находки

DOI: 10.31857/S0320965224030149, **EDN:** ZOZFRS

Ранее в ходе исследования водных сосудистых растений в разных геоботанических подзонах о. Сахалин (Сахалинская обл.) в 2019–2020 гг. мы выявили ряд новых видов для всего острова или его отдельных геоботанических районов (Бобров и др., 2021). В связи с этим, целесообразно было провести аналогичные исследования в еще не посещенном нами Юго-Западном геоботаническом районе, выделяемом в отдельную подзону темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород (Толмачев, 1955) и в отдельный флористический район — Крильонский (Крестов и др., 2004). Сборы проводили М.О. Иванова и П.А. Волкова 28–29 августа 2021 г. на побережье Охотского моря от пос. Яблочное до пос. Костромское (Холмский городской округ), поскольку лишь в этой части района водные объекты достаточно разнообразны и многочисленны. Также повторно проанализированы наши сборы *Myriophyllum* за 2019 г. с о. Сахалин (Долинский городской округ).

Все образцы определены М.О. Ивановой при участии А.А. Боброва и хранятся в гербарии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW). Если не указано иначе, распространение видов на о. Сахалин и латин-

ские названия таксонов даны по В.Ю. Баркалову и А.А. Тарану (Баркалов, Таран, 2004).

Lemna turionifera Landolt — (1) 4 км к северо-западу от пос. Пионеры, торфяной водоем, 47.28726° с.ш., 141.98439° в.д., 28.08.2021 г.; (2) южная окраина пос. Пионеры, озеро близ устья р. Пионерская, 47.26010° с.ш., 142.0103° в.д., 28.08.2021 г.; (3) 1.5 км к северо-востоку от пос. Костромское, заросшее травой озеро в пойме р. Кострома, 47.31666° с.ш., 142.03908° в.д., 29.08.2021 г.; (4) 3.5 км к северу от пос. Яблочное, канава на окраине дачного пос. Садовники, 47.19205° с.ш., 142.06128° в.д., 29.08.2021 г.

Указан для Северо-Восточного, Поронайского (Бобров и др., 2021), Тымского и Ламанонского прибрежных геоботанических районов из разных подзон. Определение этого вида было подтверждено молекулярно-генетическими методами (Volkova et al., 2023).

Myriophyllum spicatum L. — Долинский городской округ, 6 км к северо-западу от пос. Стародубское, берег Охотского моря, оз. Долгое, на песчаном дне, 47.46094° с.ш., 142.72913° в.д., 11.07.2019 г.

Указан для Поронайского (Бобров и др., 2021) и Юго-Восточного геоботанических районов.

Определение этого вида было подтверждено молекулярно-генетическими методами (Volkova et al., 2024).

M. verticillatum L. — (1) 4 км к северо-западу от пос. Пионеры, торфяной водоем, 47.28726° с.ш., 141.98439° в.д., 28.08.2021 г.; (2) южная окраина пос. Пионеры, озеро близ устья р. Пионерская, 47.26010° с.ш., 142.0103° в.д., 28.08.2021 г.

Указан лишь для Поронайского (Бобров и др., 2021) и Северо-Западного геоботанических районов.

Potamogeton gramineus L. — 3 км к северо-западу от пос. Пионеры, заболоченное приморское озеро, на песке, 47.27553° с.ш., 141.99518° в.д., 28.08.2021 г.

Указан для многих геоботанических районов из разных подзон, но не был известен в Юго-Западном районе.

P. manchuriensis A. Benn. — (1) м. Слепиковского, озеро в 700 м к юго-юго-востоку маяка, 47.29651° с.ш., 141.97160° в.д., 28.08.2021 г.; (2) 2.5 км к северо-западу от пос. Пионеры, заболоченное минерализованное приморское озеро, на песке, 47.27553° с.ш., 141.99518° в.д., 28.08.2021 г.

Указан лишь для Северо-Западного и Тымско-го геоботанических районов.

Stuckenia pectinata (L.) Börner (*Potamogeton pectinatus* L.) — (1) 2.5 км к северо-западу от пос. Пионеры, заболоченное минерализованное приморское озеро, на песке, 47.27553° с.ш., 141.99518° в.д., 28.08.2021 г.; (2) 3.5 км к северу от пос. Яблочное, северо-восточная часть солончатого озера на окраине дачного пос. Садовники, 47.18897° с.ш., 142.06613° в.д., 29.08.2021 г.

Указан для многих геоботанических районов из разных подзон, но не был отмечен в Юго-Западном районе.

Utricularia minor L. — 3 км к северо-западу от пос. Пионеры, заболоченное приморское озеро на песке, 47.27443° с.ш., 141.99683° в.д., 28.08.2021 г.

Недавно найден на о. Сахалин в Поронайском геоботаническом районе (Бобров и др., 2021).

U. × ochroleuca R.W. Hartm. (*U. intermedia* Hayne × *U. minor* L.; вкл. *U. stygia* Thor) — 3 км к северо-западу от пос. Пионеры, заболоченное приморское озеро, на песке, 47.27443° с.ш., 141.99683° в.д., 28.08.2021 г.

Недавно найден на о. Сахалин в Поронайском и Северо-Восточном геоботанических районах (Бобров и др., 2021). Диагностические признаки и ареал этого гибрида были описаны в статье Bobrov et al. (2022).

Несмотря на то, что исследованный нами Юго-Западный геоботанический район относится к иной подзоне, чем остальные геоботанические районы о. Сахалин (Толмачев, 1955), и выделяется в особый флористический район (Крестов

и др., 2004), нами не обнаружены там новые для острова виды. Таким образом, сделанные дополнения к флоре хорошо обследованного ботаниками района Южно-сахалинской низменности и Юго-Западного района (рис. 1 (Баркалов, Таран, 2004)) скорее говорят об общей недоизученности водной флоры острова.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского Научного Фонда (проект 23-14-00115, МИ, ПВ, АБ, основное исследование), правительства Тюменской обл. по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2) (АБ, некоторые расходные материалы для выделения ДНК и секвенирования) и в рамках госзадания ИБВВ РАН (тема 124032100076-2, МИ, ПВ, АБ, использование лабораторного оборудования).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Список видов сосудистых растений острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Матер. Междунар. сахалинского проекта). Ч. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 39.
- Бобров А.А., Волкова П.А., Иванова М.О., Тихомиров Н.П. 2021. Дополнения к списку водных сосудистых растений острова Сахалин // Бот. журн. Т. 106(9). С. 902.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621090039>
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Ботанико-географическое районирование острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Матер. Междунар. сахалинского проекта). Ч. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 67.
- Толмачев А.И. 1955. Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.: Изд-во АН СССР.
- Bobrov A.A., Volkova P.A., Kopylov-Guskov Yu.O., Mochalova O.A., Kravchuk A.E., Nekrasova D.M. Unknown sides of *Utricularia* (Lentibulariaceae) diversity in East Europe and North Asia or how hybridization explained old taxonomical puzzles. *Persp. Plant Ecol., Evol. Syst.*, 2022, vol. 54, 125649.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125649>
- Volkova P.A., Nachatov V.A., Bobrov A.A. Hybrid between *Lemna minor* and *L. turionifera* (*L. × japonica*, Lemnaceae) in East Europe is more frequent than parental species and poorly distinguishable from them. *Aq. Bot.*, 2023, vol. 184, 103593.
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2022.103593>
- Volkova P.A., Ivanova M.O., Bobrov A.A. The search for hybrids between *Myriophyllum sibiricum* and *M. spicatum* (Haloragaceae) in North Eurasia allowed to clarify their morphological differences and distribution. *Aq. Bot.*, 2024, vol. 191, 103741.
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2023.103741>

Findings of Aquatic Vascular Plants on the Sakhalin Island**М. О. Иванова^{1, *}, П. А. Волкова¹, А. А. Бобров^{1, 2, **}**¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*²*Tyumen State University, AquaBioSafe, Tyumen, Russia*^{*}*e-mail: m.ivanova3105@gmail.com*^{**}*e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru*

Investigations of South-western geobotanical district of Sakhalin Island, which is classified as a separate subzone of dark coniferous forests with an admixture of broad-leaved species and corresponds to Krillon floristic district, revealed a number of new aquatic vascular plant species for that area (*Lemna turionifera*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton gramineus*, *P. manchuriensis*, *Stuckenia pectinata*, *Utricularia minor*, *U. × ochroleuca*). There is also a novelty for the South-Sakhalin lowland geobotanical district (*Myriophyllum spicatum*). All these taxa are known from other geobotanical districts of Sakhalin. The additions to the flora of the South-western district, which is well surveyed by botanists, indicate not floristic uniqueness of the subzone of dark coniferous forests with an admixture of broad-leaved species, but rather a poor knowledge of the Sakhalin Island aquatic flora.

Keywords: aquatic vascular plants, floristic findings, Russian Far East, Sakhalin Region

УДК 582.542.7(470)

НАХОДКА *Typha angustata* (Typha L., Typhaceae) В ДЕЛЬТЕ Р. ДОН (РОСТОВСКАЯ ОБЛ.)

© 2024 г. А. Н. Краснова^{а, *}, Т. Н. Польшина^б

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

^бЮжный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону, Россия

*e-mail: krasa@ibiw.ru

Поступила в редакцию 13.06.2022 г.

После доработки 11.12.2023 г.

Принята к публикации 13.12.2023 г.

Приведены данные о находке рогоза суженного *Typha angustata* Vory & Chaub. в дельте р. Дон. В монографии “Флора СССР” этот вид понимался довольно широко, его ареал простирался от р. Дунай до Тихого океана. Долгое время его не находили и относили в синонимы *T. australis*, *T. domingensis*, *T. angustifolia*. Современные исследования показали, что вид сохраняется в рукавах дельты р. Дон. В результате изоляций в кайнозое, приведших к разрыву связей с восточными и западными водными бассейнами, значительно сократился ареал и снизились темпы эволюции. В современный геологический период *T. angustata* переживает природную и техногенную элиминацию.

Ключевые слова: род *Typha*, *Typha angustata*, остров Донской, дельта р. Дон

DOI: 10.31857/S0320965224030154, **EDN:** ZOYVNO

Вид *Typha angustata* Vory & Chaub. описан в 1832 г. из Греции (Научная экспедиция в Морею). Упомянут в ботанической литературе как самостоятельный вид (Kronfeld, 1889; Graebner, 1900; Geze, 1912; Федченко, 1934 и др.). Относился к секции *Bracteolatae* Graebner. Современный ареал вида прерывистый, его находки известны из устьевых участков рек Дунай, Днестр, Южный Буг, дельты рек Амурарья и Сырдарья, Приморья. Однако из-за слабой изученности его относили в синонимы к *T. angustifolia* L., *T. australis* Schum., Thonn. и *T. domingensis* Pers.

В работе проведен сравнительно-морфологический анализ пестичных цветков *T. angustata* из дельты р. Дон для уточнения краткого диагноза.

Материалом послужили гербарные материалы, собранные Т.Н. Польшиной в августе 2020 г. в прибрежьях о-ва Донской, дельта р. Дон (Ростовская обл.).

Применяли маршрутный метод обследования территории со сбором гербарного материала (Шенников, 1950). В полевых условиях проводили съемку общего вида зарослей *Typha* с помощью фотокамеры Canon Power Shot D30. Тычиночные и пестичные цветки анализировали в камеральных условиях (Краснова, Польшина, 2020; Краснова, Ефремов, 2022). Для дифференциации *T. angustata* от близкородственных видов

T. angustifolia, *T. australis* и *T. domingensis* применяли традиционный сравнительно-морфологический метод (Ветшттейна–Комарова). Используются монографии по роду *Typha* (Kronfeld, 1889; Graebner, 1900; Geze, 1912; Федченко, 1934; Riedl, 1970; Леонова, 1979; Цвелев, 1996). Учены сведения, полученные при просмотре коллекций *Typha* в гербарии LE (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН); Россия: Кубанская обл., Кубанские плавни, г. Приморско-Ахтарск, 17.06.1962 г., А.В. Потанина; Кубанская обл., 1888–1890, Ф.И. Полторацкий; Средняя Азия: Туркестан, берега Аральского моря, 1898 (дата отсутствует), Л.С. Берг; Туркестан. Джизакский уезд, северный склон Туркестанского хребта, верховье р. Вазикань, 02.05.1914 г., А.И. Михельсон; дельта р. Амурарья, Шейх Абазвали, сырые заросли рогозов, 24.06.1928, Н.И. Кузнецов; там же, дельта р. Сырдарья, залив Кора-Чолан, 21.08.1949, К.В. Доброхотова; там же, дельта р. Сыр-Дарья, ильмень Кора-Тегень, 18.08.1948 г., К.В. Доброхотова; там же, близ Патто-Гиссара, тугай р. Аму-Дарья, 06.1916 г., Б.А. Федченко; Кулябский р-н, долина р. Як-Су, по берегу р. Куляб-Дарья, близ Сары-Сноб, тугай, 03.07.1935 г., И.А. Линчевский, Т.И. Масленникова; Азербайджанская ССР: северо-восточнее с. Пенсар, близ совхоза “Аврора”, у берега небольшого озера, 10.07.1963, А.Е. Бобров; Нахичиванская АССР

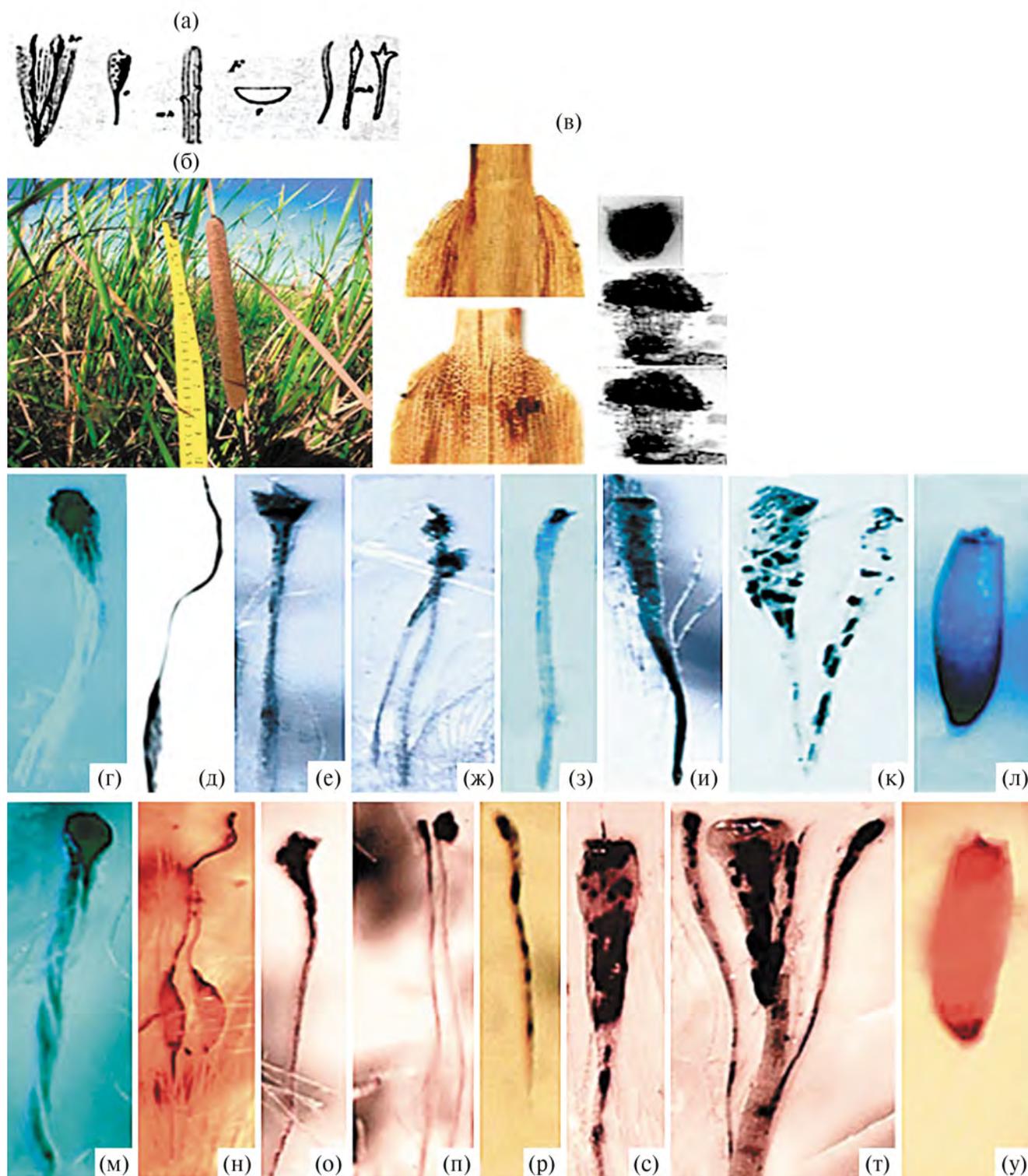


Рис. 1. Микрофотографии цветков и семян *Typha angustata*: а — рисунок структуры цветка из работы (Kronfeld, 1889); б — *Typha angustata* в прибрежьях о-ва Донского, дельты р. Дон; в — фрагменты стеблевых листьев с внешней и внутренней стороны с бородавковидными железками; г-л — микрофотографии цветков и семян из дельты р. Дон, Ростовская обл.; м-у — микрофотографии цветков и семян из Молдавии, ж/д ст. Быковец, болото, Т.С. Гейдеман, 29.06.1948, № 77635.

между г. Нахичивань и с. Дзирула, 11.07.1954 г., С.Г. Шамамян, Г.А. Денисова. Просмотрен материал из гербария KW (Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины): Одесская обл., Килийский р-н, окрестности г. Приморский в 4 км от г. Вилково, 30.06.1972 г., А.Н. Краснова; Николаевская обл., Новоодесский р-н, окрестности села Троицкое, левый берег р. Южный Буг, 05.07.1972 г., А.Н. Краснова; Донецкая обл., Новоазовский р-н, Хомутовская степь, р. Грузкой Еланчик, 09.07. 1956 г., Г.А. Кузнецова; Крымская обл., окрестности г. Феодосия, на Лысой горе, по берегам реки, впадающей в Феодосийский залив 04.06.1979 г., А.Н. Краснова. Молдавия (гербарные сборы Т.С. Гейдеман): Котовский р-н, близ ж/д станции Сарата-Галбена, заболоченная долина, 11.08.1965, № 77635; там же, Бричанский р-н, с. Ромашаны, болотце, 23.06.1965 г., № 1056, № 1058; там же, станция Быковец, болото, 29.06.1948 г., № 1077.

Семена *T. angustata* из дельты р. Дон сравнивали с ископаемыми и современными семенами (Дорофеев, 1982). Микрофотографии цветков *T. angustata* получены с помощью цифровой камеры USB Electronic eueriece 5 MP (×40–50). Собранный гербарный материал хранится в гербарии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW).

Выполненные исследования *T. angustata* позволили расширить прежнее морфологическое описание (Федченко, 1934). Ниже приведено расширенное описание.

***Typha angustata* Bory & Chaub.** (enlargement). Многолетник. Корневище 150 см. Стебель до 300 см высотой. Стеблевые листья серо-зеленые, узколинейные, снизу выпуклые, шириной 1.5–1.8 см, на вершине длиннозаостренные. Влагище длинное, расколото до основания, лопасти пологие, по краю широко-пленчатое, внутри беловатое с рафидами и бородавковидными железками. Тычиночная и пестичная части соцветия с промежутком 5 см. Ось тычиночной части соцветия с белыми и бурными волосками. Тычиночная часть соцветия после созревания и высыпания пыльцы разрушается. Тычиночный цветок состоит из одной или двух–трех тычинок. Пыльники узкие, дважды перекручены, 3 мм длиной, 0.25 мм шириной. Пыльца из одиночных зерен. Надсвязники продолговато-яйцевидные. Пестичная часть цилиндрическая, охристо-буроватая, 35–40 см длиной, 2.2 см шириной или в диаметре. Плодущий пестичный цветок 7.3 мм длиной, рыльце 1.2 мм длиной, узколинейное, столбик 2.5 мм длиной; завязь 1.8 мм длиной, веретеновидная в середине расширена, 1.8 мм гинофор. Прицветнички нитевидные, вверху расширенные, бурые, с тремя островатыми зубцами, из которых средний с крючковидным зубцом длиннее боковых.

Деградируемые пестичные цветки (карподии) 3 мм длиной, бурые, на вершине скошенные, с острием, рафидами и прицветничками. Волоски гинофора многочисленные, короче рылец. Семена мелкие, вверху скошенные, в середине широкие. Цветет IV–VI и плодоносит VII–X.

***Typha angustata* Bory & Chaub.** (enlargement). Perennial. Rhizome 150 cm. Stem up to 300 cm altitude. Leaves are narrow linear, grayish-green, 1.5–1.8 cm in width, below convex, long acuminate on apex. Axils are long, shattered to the base, without blades, on the edge wide membranaceous up to 2–3 cm, inside whitish with rafides and warty-like glands. Stamen and pistillate parts have interval 5 cm. The staminate part of inflorescence brown hairs. Staminate part collapse. The stamen flower consists of one or two — three stamen. Anthers narrow, twice twisted, 3 mm long, 0.25 mm wide. Pollen from single grains. The epiconnection are oblong-ovate. Pistillate part of spadix is cylindrical, brown-edgy, 35–40 sm. Pestle flower 7.3 mm long. The stigmas are narrow-line 1.2 mm, styles 2.5 mm long, ovary 1.8 mm long, oblong- fusiform in the middle expanded, 1.8 mm gynophore. The bracts are filamentous at the top extended, brown with three insular teeth, of which the middle with a hook-shaped tooth is longer than the lateral ones. Degraded pestle flowers (carpodia) 3 mm long, light brown, on top of the edge with a long edge and rafides. Hairs of the gynophores are numerous, shorter than stigmas. The ovarium is oblong-fusiform. Fruits are small, narrow-elliptical above beveled, in the middle wide, triangular-shaped at the bottom. Flowering IV–VI, and fruiting, VII–X.

Габитуально растения *T. angustata* схожи с таковыми близкородственных видов *T. angustifolia*, *T. australis*, *T. domingensis* (табл. 1). *Typha angustata* отличается от *T. angustifolia*, *T. australis*, *T. domingensis* по следующим признакам: стеблевым листьям с широко-пленчатыми влагищами, усыпанными с внутренней стороны бородавковидными железками, прицветничками с тремя зубцами на верхушке. По структуре пестичных цветков исследуемые образцы *T. angustata* совпадают с рисунками этого вида в монографиях М. Кронфельда (Kronfeld, 1889) и П. Гребнера (Grebner, 1900). Этот же вид В.Н. Ворошилов (1982) указывал для флоры Дальнего Востока. При обнаружении *T. angustata* на оз. Хасан (Ханка) он писал: “Виденные мною экземпляры не совсем типичны для этого вида, отличались несколько более темными рыльцами, но не отличаются от японских образцов этого вида”. Это дает основание полагать, что *T. angustata* встречался в водоемах Приморья (восточно-азиатская часть ареала). Распространение в западной и центрально-азиатской (среднеазиатской) частях ареала реконструированы авторами по гербарным материалам из Украины, Молдавии и Средней Азии.

Таблица 1. Сравнительно-морфологические признаки *Typha australis*, *T. domingensis*, *T. angustifolia*, *T. angustata*

Признак	<i>T. australis</i> (Леонова, 1979)	<i>T. domingensis</i> (Цвелев, 1996)	<i>T. angustifolia</i> (Леонова, 1979)	<i>T. angustata</i> (Федченко, 1934, enlargement)
Высота растений, см	100–300	250	100–150	≤300
Стеблевые листья: форма окраска ширина, см	узколинейные — 0.5–1.0	узколинейные, плоские серовато-зеленая 0.6–1.2	узколинейные — 0.5–1.0	узколинейные, снизу выпуклые серовато-зеленая 1.5–1.8
Стеблевые влагалища	—	—	—	по краю пленчатые, до 2–3 мм, внутри с рафидами и бородавками
Тычиночная часть: длина, см количество тычинок длина тычинок, мм	10–20 1	— —	короткая 1, чаще 3 2–3	≥10 2–3, чаще 3 дважды перекручены из одиночных крупных зерен продолговато-яйцевидные
Пыльники Пыльца Надвязники Ось тычиночная	— — — с лентовидными красно-бурыми волосками, вверху расширенными	— — —	—	с бурыми лентовидными волосками
Пестичная часть: форма окраска поверхности	цилиндрическая красно-коричневая 15–38	цилиндрическая серовато-бурая	цилиндрическая коричневая	цилиндрическая охристо-бурая
длина, см ширина, см	— 3–4	(8)10–20(30) —	9–10 —	35–40 2.2 7.3
Пестичный цветок, мм	—	—	—	—
Рыльце: форма окраска	линейное —	линейное светло-бурая	линейное —	узколинейное бурая
Завязь: форма	веретеновидная	—	продолговато-веретеновидная	продолговато-веретеновидная, в середине расширена
длина, мм	1.5	—	—	1.8
Карполий: число окраска форма	— —	— —	— —	1–3 светло-бурая булавовидный, на вершине скошен, с острием и рафидами
волоски гинофора околоплодник семена (форма)	— — вальковатые	— — —	многочисленные, острые — продолговатые	многочисленные, короче рылец пленчатый, с рафидами вальковатые, верху скошенные, широкие в середине
Длина промежутка, см	3	1.5–8	—	5
Время вегетации	май–июль	—	май–июль	апрель–октябрь

Примечание. “—” данные отсутствуют.

В работе П.И. Дорофеева (1982) изображения современных семян *T. angustata* из горной системы Западный Копетдаг (сборы Егоровой, 1959) и из низовьев р. Амударья (сборы Кнорринга, 1925) имеют ряд сходств с донскими и молдавскими образцами (рис. 1). Это может свидетельствовать о формировании *T. angustata* в аридной области Древнего Средиземноморья. В настоящее время *T. angustata* сохраняется только в рукавах дельты р. Дон.

Сравнительный морфологический анализ пестичных цветков *T. angustata* из дельты р. Дон показал сходство основных морфологических признаков с описаниями и рисунками в классических монографиях. Находка *T. angustata* в дельте р. Дон и анализ гербарных и литературных материалов позволили восстановить древне-средиземноморский (южно-евразийский) ареал вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690095-4 при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований — проект № 22-22-22222) тема № 0122-2015-0002 “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” и Гос. задание № 121100500084-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ворошилов В.Н. 1982. *Typha* L. // Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука. С. 36.
- Дорофеев П.И. 1982. К систематике третичных *Typha* // Палеокарпологические исследования кайнозоя. Минск: Изд-во Наука и техника. С. 5.
- Краснова А.Н., Польшина Т.Н. 2020. Особенности морфологии пестичных цветков *Typha pontica* Klok. fil. & A. Krasnova (*Typha* L., Typhaceae) в водоемах юга Восточной Европы // Биология внутр. вод. № 6. С. 621.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220060133>
- Краснова А.Н., Ефремов А.Н. 2022. Новый вид рода *Typha* L. (Typhaceae) из Индии // Биология внутр. вод. № 4. С. 1.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222040167>
- Леонова Т.Г. 1979. Семейство Typhaceae // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука. С. 326.
- Федченко Б.А. 1934. Семейство Typhaceae // Флора СССР. Т. 1. М.: АН СССР. С. 210.
- Цвелев Н.Н. 1996. Typhoideae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. С. 355.
- Шенников А.П. 1950. Экология растений. М.: Сов. наука.
- Kronfeld M. 1889. Monographie der Gattung *Typha* Tourn. // Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.
- Graebner P. 1900. Typhaceae ud Sparganiaceae // Das Pflanzenreich. Leipzig. Bd 2. (IV, 8).
- Geze Jean Baptiste. 1912. Typhaceae // Flore de France. Paris. V. 13. P. 327.
- Riedl H. 1970. Typhaceae // Flora Iranica. V. 71. P. 8.

Find *Typha angustata* (*Typha* L., Typhaceae) in the Delta of the Don River (Rostov Region)

A. N. Krasnova^{1, *}, T. N. Polshina²

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

²*Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russia*

*e-mail: krasa@ibiw.ru

The data on the discovery of the cornucopia of the narrowed *Typha angustata* in the delta of the Don River are given. In the “Flora of the USSR” this species was understood quite broadly, its range stretched from the Danube to the Pacific Ocean. For a long time, it was not found and was referred to as synonymous with *T. australis*, *T. domingensis* *T. angustifolia*. The species has not disappeared from the composition of the hydrophilic flora of Russia. It is preserved in the “arms” of the Delta of the Don River. As a result of isolations in the Cenozoic, which led to the severance links with the eastern and western water basins, the range was significantly reduced and the rate of evolution was reduced. In the modern geological period, *T. angustata* is undergoing natural elimination.

Keywords: genus *Typha*, *Typha angustata*, Donskoy Island, delta of the Don River