



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



НАУКА

— 1727 —

Российская академия наук

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

Том 17 № 5 2024 Сентябрь—Октябрь

Основан в 1995 г.
Выходит 6 раз в год
ISSN 0320-9652

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

Главный редактор А.В. Крылов

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

Ответственный секретарь Т.И. Добрынина

Редакционная коллегия

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

Зав. редакцией Е.В. Терашкевич

Russian Academy of Sciences

Biologiya Vnutrennikh Vod

Vol. 17 No 5 2024 September—October

The Journal was founded in 1995
and 6 issues are published

Editor-in-Chief Alexander V. Krylov

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

Coordinating Editor Tatiana I. Dobrynina

Editorial board

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

Chief of Editorial staff Elena V. Terashkevich

Адрес редакции:

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

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

Москва

ФГБУ «Издательство «Наука»

СОДЕРЖАНИЕ

Том 17, номер 5, 2024

Водная флора и фауна

- Сравнительная филогеография викариантных видов группы
Daphnia longispina s. lat. (Crustacea: Cladocera) в Северной Евразии
Е. И. Зуйкова, Л. П. Слепцова, Н. А. Бочкарев,
Е. С. Захаров, Н. Н. Захарова, А. А. Котов

685

Биология, морфология и систематика гидробионтов

- Морфологическая и молекулярная идентификация тканевой нематоды
Philometroides strelkovi (Chromadorea: Dracunculoidea)
из трех видов карповых рыб на севере Приморского края
К. С. Вайнунис, А. Н. Воронова, М. Е. Андреев, Н. Е. Зюмченко

704

Водная микробиология

- Влияние температуры на активность микроорганизмов
Бурейского водохранилища в районе оползня
Л. М. Кондратьева, Д. В. Андреева, З. Н. Литвиненко, Е. М. Голубева

713

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

- Хлорофилл в воде и донных отложениях как показатель
трофического состояния лагуны Буссе (о. Сахалин)
Т. Г. Коренева, Л. Е. Сигарева, И. В. Сырбу

722

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

- Особенности состава, обилия и трофической структуры
летнего макрозообентоса Рыбинского водохранилища
Т. А. Ловкова, Е. Г. Пряничникова

732

- Межгодовая динамика изменений сообществ макрозообентоса
литоральной зоны Ладожского озера
М. А. Барбашова, М. С. Трифонова, Е. А. Курашов

749

- Характеристика типичных местообитаний личинок речной миноги
Lampetra fluviatilis (Petromyzontidae)
Н. В. Полякова, А. В. Кучерявый, А. С. Генельт-Яновская,
М. И. Юрчак, А. О. Звездин, Д. С. Павлов

763

Ихтиология

- Состояние тепловодной ихтиофауны в водных объектах
Архангельской обл. Сообщение 2. Биологические характеристики рыб
А. П. Новоселов, Г. А. Дворянkin

776

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Экофизиология экстремофильной диатомовой водоросли <i>Nitzschia cf. thermaloides</i> из грязевых вулканов Крыма О. И. Давидович, Н. А. Давидович, Ю. А. Подунай, Н. А. Мартыненко	793
Влияние умеренной и острой гипоксии на антиоксидантный ферментный комплекс тканей черноморской мидии <i>Mytilus galloprovincialis</i> О. Л. Гостюхина, А. А. Солдатов	801
Влияние температуры на коагуляционную активность плазмы крови радужной форели (<i>Oncorhynchus mykiss</i>), обыкновенного карпа (<i>Cyprinus carpio</i>) и африканского клариевого сома (<i>Clarias gariepinus</i>) <i>in vitro</i> Д. И. Березина, Л. Л. Фомина, Т. С. Кулакова, К. Э. Моданова, В. В. Попова	810
Характеристика эритрона головной почки и циркулирующей крови камбалы-гlossы (<i>Platichthys flesus</i>) на протяжении годового цикла А. А. Солдатов, И. А. Парфенова, Т. А. Кухарева, Н. Е. Шалагина, В. Н. Рычкова	820
Оценка показателей качества липидов рыб р. Баргузин (Восточное Прибайкалье) С. В. Базарсадуева, Е. П. Никитина, Е. Ц. Пинтаева, В. В. Тараскин, С. В. Жигжитжапова, Л. Д. Раднаева	828

Водная токсикология

Влияние микропластика на пресноводных двустворчатых моллюсков (обзор) Г. М. Чуйко, Н. В. Холмогорова, Г. П. Жариков	837
--	-----

Краткие сообщения

Экосистемное и индикаторное значение жирных кислот в составе низкомолекулярного метаболома водных макрофитов Е. А. Курашов, Ю. В. Крылова, А. М. Чернова, В. В. Ходонович, Е. Я. Явид	858
---	-----

УДК 574.9

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФИЛОГЕОГРАФИЯ ВИКАРИАНТНЫХ ВИДОВ ГРУППЫ *Daphnia longispina* s. lat. (Crustacea: Cladocera) В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

© 2024 г. Е. И. Зуйкова^{a, b, *}, Л. П. Слепцова^a, Н. А. Бочкарев^{a, b},
Е. С. Захаров^c, Н. Н. Захарова^c, А. А. Котов^d

^aИнститут систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук,
Новосибирск, Россия

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

^cСеверо-Восточный Федеральный университет, Якутск, Россия

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

*e-mail: zuykova1064@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.07.2023 г.

После доработки 04.10.2023 г.

Принята к публикации 11.10.2023 г.

В работе представлены новые данные по популяционно-генетическому полиморфизму, филогении и филогеографии двух викариантных видов группы *Daphnia longispina* s. lat. (Crustacea: Cladocera: Daphniidae) на территории Северной Евразии: *D. longispina* s. str. O. F. Müller, 1776 и *D. dentifera* Forbes, 1893. На основе нуклеотидных последовательностей фрагментов некодирующего 12S рРНК и белок кодирующего ND2 генов митохондриальной ДНК проведена реконструкция демографических процессов, которые имели место в отдельных популяциях этих видов на территории обширного региона. Принятая ранее гипотеза о разной демографической истории “сибирской” и “европейской” клад *D. longispina* s. str. не нашла подтверждения, также нами впервые продемонстрирована глубокая митохондриальная дивергенция между популяциями “сибирской” клад. Обнаружена еще одна филогенетическая линия *D. longispina* s. str., ранее не указанная для Сибири. Тем не менее, выявленные закономерности распределения *D. longispina* s. str. и *D. dentifera* на территории Северной Евразии подтверждают сделанный ранее вывод о происходивших в разные фазы плейстоцена неоднократных дисперсионных и викариантных событиях.

Ключевые слова: Branchiopoda, митохондриальная филогения, зоогеография, Российская Федерация, Евразия

DOI: 10.31857/S0320965224050017, **EDN:** XSQBFH

ВВЕДЕНИЕ

Филогеография как учение об исторических процессах, объясняющих современное распространение особей, способствует более глубокому пониманию эволюционной истории разных видов животных (Avice et al., 1987; Templeton, 1998; Avice, 2000; Knowles, Maddison, 2002). В связи с накоплением молекулярно-генетических данных исследователям представилась возможность изучать эволюционные процессы и реконструировать биогеографические паттерны распределения генотипов у разных семейств, родов и групп видов ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera), представляющих важнейшую модельную группу современной эволюционной биологии и биогеографии (Taylor et al., 1996).

Одним из важных результатов исследований ветвистоусых ракообразных был отказ от концепции их “космополитического распространения” (Frey, 1987; Hebert, Wilson, 1994). Данное заключение, в частности, подтверждается высоким уровнем генетической дивергенции между популяциями разных групп кладоцер как в региональном, так и глобальном масштабах (Hebert et al., 2003; Penton, Crease, 2004; Jeffery et al., 2011; Huang et al., 2014). Одна из причин высокого генетического разнообразия в региональном масштабе — быстрая монополизация вновь образующихся водоемов видами, часто немногочисленными клонами отдельных видов, которые первыми вселились в него (De Meester et al., 2002). Формирование пространственного генетического разнообразия в значительной степени определяется “эффектом

основателя”, влияние которого весьма продолжительно по времени (в течение столетий). Не менее важная роль отводится аллопатрическому видообразованию, когда географические преграды затрудняют поток генов между популяциями одного вида кладоцер (Taylor et al., 1998; Hebert et al., 2003). Изучение генетических паттернов в разных таксономических группах кладоцер на обширных географических территориях привело к выявлению высокого биологического разнообразия, в том числе и в Палеарктике, которое оказалось несомненно выше, чем это считалось ранее (Adamowicz et al., 2009; Belyaeva, Taylor, 2009; Crease et al., 2012; Kotov et al., 2021). Для ряда макротаксонов кладоцер было выдвинуто предположение, что многие “обычные таксоны” представляют собой видовые комплексы. Первый сигнал, что под одним названием скрывается несколько видов, — выявление в его пределах молекулярно-генетическими методами крупных дистантных филогрупп. Сравнительные филогеографические исследования разных групп кладоцер предоставляют возможность реконструкции микроэволюционных процессов в пределах видов и видовых комплексов.

Собранные к настоящему времени многочисленные данные по кладоцерам и другим группам пресноводных животных свидетельствуют об огромном влиянии на эволюционную историю популяций и видов плейстоценовых оледенений (Hewett, 2000). Ледниковый щит в северных и горных районах и катастрофическая аридизация свободных ото льда территорий периодически делали их непригодными для существования пресноводной фауны. Вследствие этого популяции ветвистоусых ракообразных в периоды оледенений сохранялись в рефугиумах — водоемах, подверженных лишь умеренному воздействию оледенений, при этом численность большинства ракообразных сильно сокращалась, испытывая так называемый эффект “бутылочного горлышка” (Taylor et al., 1998; Ishida, Taylor, 2007a).

Подобные заключения были сделаны и при исследовании разными авторами популяций нескольких групп видов рода *Daphnia* O.F. Müller, 1776 (Anomopoda: Daphniidae) — одного из самых многочисленных и хорошо изученных таксонов ветвистоусых ракообразных (Ma et al., 2014; Ventura et al., 2014; Kotov, Taylor, 2019). Этому роду принадлежит и группа видов *D. longispina* s.lat., объединяющая обычных ракообразных Голарктики (Benzie, 2005). Ранее нами было показано, что филогеографические паттерны разных видов группы *D. longispina* s.lat. в северо-восточной части Евразии образовались как результат различных дисперсионных и викариантных событий, происходивших неоднократно в разные периоды плейстоцена (Zuykova et al., 2018b; 2019; 2021; 2022). Однако у данных работ была цель вы-

явить общие филогеографические паттерны этой группы видов Северной Евразии, часто с малым вниманием на конкретных особенностях популяций в разных ее районах.

Цель нашего исследования — выявить региональные особенности распределения митохондриальных гаплотипов и популяционно-генетической структуры викариантных видов *D. longispina* s.str. O.F. Müller, 1776 и *D. dentifera* Forbes, 1893 на территории Азиатской части РФ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для данного исследования послужили пробы, содержащие особей *Daphnia longispina* s.str. и *D. dentifera* из водоемов Азиатской части Евразии (Доп. мат. табл. S1). По сравнению с предыдущими исследованиями (Zuykova et al., 2013a; 2013b; 2017; 2018; 2019), материал дополнен новыми образцами из водоемов Республики Саха (Якутия), бассейна р. Енисея и оз. Байкал. Все пробы фиксировали очищенным 96%-ным этанолом. Перед выделением ДНК каждую особь идентифицировали (по возможности до вида). Общую геномную ДНК экстрагировали из отдельно взятых особей с помощью 5%-ного раствора Chelex 100 resin (BioRad, США). Амплификацию фрагментов не кодирующего гена 12S рРНК и белок кодирующего гена ND2 (НАДН-дегидрогеназы субъединицы 2) митохондриальной ДНК проводили в программируемых термостатах M111 (ООО “БИС-Н”, г. Новосибирск, Россия) с использованием прямого и обратного праймеров. Параметры термопрофилей и последовательности праймеров для амплификации фрагментов генов мтДНК соответствовали указанным ранее (Zuykova et al., 2013; 2018a). Полученные нуклеотидные последовательности (согласно обнаруженным гаплотипам) были депонированы в международную базу данных GenBank (NCBI) под следующими номерами: OR251788-OR251808 и OR236733-OR236754. Их редактировали в программе BioEdit v.7.0 (Hall, 1999) и затем выравнивали с помощью алгоритма MAFFT v. 7 с помощью интернет-приложения (Katoh et al., 2019).¹

В анализ включали только оригинальные нуклеотидные последовательности, полученные ранее и новые (их число указано в скобках): для *D. longispina* s.str. — 105 (42) последовательностей фрагмента гена 12S (572–573 п.н.) и 52 (16) последовательности фрагмента гена ND2 (871 пн); для *D. dentifera* — 48 (13) последовательностей фрагмента гена 12S (572–578 пн) и 14 (10) последовательностей фрагмента гена ND2 (932 пн). В качестве внешней группы в анализах использовали следующие последовательности из базы данных GenBank (NCBI): *D. cristata* (KX027444,

¹ <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>

KX027455), *D. umbra* (JN903690, JQ861660, JQ861591, OL333524) и *D. cf. longispina* (JN903688, JN903689, KP253116, KP253117). Дополнительно для оценки положения некоторых вновь полученных образцов *D. longispina* s.str. была реконструирована филогения на основе фрагмента гена 12S мтДНК, где в качестве внешней группы использовали последовательности JX069356 и JX069357 (Petrusek et al., 2012).

Филогенетические деревья строили отдельно по последовательностям фрагментов генов 12S и ND2 и по объединенному фрагменту 12S + ND2 мтДНК. Выбор моделей нуклеотидных замен, наилучшим образом описывающих эволюцию фрагментов генов 12S и ND2 мтДНК, выполняли в программе jModelTest v. 2.1.7 на основе меры правдоподобия для 88 моделей по информационным критериям Акайке (AIC) и Байеса (BIC) (Guindon, Gascuel, 2003; Darriba et al., 2012). Согласно проведенному анализу, для фрагмента гена 12S рРНК лучшей моделью по обоим критериям признали модель Тамуры-Нея с гамма-распределением (TN93 + G, параметр $\alpha = 0.34$) (Nei, Kumar, 2000), которую использовали для реконструкции филогении с помощью метода максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA v. 7.0 (Kumar et al., 2016). Достоверность филогенетической реконструкции оценивали с помощью бутстрэп теста при числе репликаций 1000 (Saitou, Nei, 1987). Дополнительно реализовали Байесовский анализ в программе MrBayes v. 3.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Две синхронных серии (каждая с четырьмя Марковскими цепями) запускали для 1×10^6 поколений при частоте записи параметров, равной 500. Стационарность серии подтверждали с помощью мер апостериорной вероятности и логарифмического правдоподобия. Оценку параметров эффективного размера выборки ($ESS > 200$) для проверки конвергенции Марковских цепей и трассировочных графиков MCMC выполняли в программе Tracer v. 1.6 (Rambaut et al., 2018).

Лучшую эволюционную модель для объединенного фрагмента генов 12S и ND2 мтДНК определяли с помощью алгоритма IQ-TREE v. 1.6.9 (Nguyen et al., 2015), используя интернет-приложение W-IQ-TREE (Trifinopoulos et al., 2016).² Выбрана следующая лучшая схема для анализа: для 12S rDNA, для первой и второй позиций кодона ND2 (TN + F + G4); для третьей позиции кодона ND2 (K2P + G4). Поддержку ветвей оценивали с помощью 1000 ультрабыстрых бутстрэп репликаций (Minh et al., 2013). Визуализацию ML-филогении для объединенного фрагмента генов 12S и ND2 мтДНК проводили с помощью программы FigTree v. 1.4.4.³

² <http://tree.bio.ed.ac.uk>

³ <http://tree.bio.ed.ac.uk>

Эволюционную дивергенцию между популяциями *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* оценивали на основе оригинальных последовательностей фрагментов генов 12S и ND2 мтДНК, используя нескорректированные *p*-дистанции в программе MEGA v. 7.0. Для оценки генетической дифференциации популяций высчитывали парные значения индекса фиксации F_{ST} по нуклеотидным последовательностям 12S и ND2 мтДНК в программе Arlequin v. 3.5.2.2 (Excoffier, Lischer, 2010); статистическую значимость индекса оценивали на основе 10 000 репликаций. Результаты сравнения парных значений F_{ST} представляли графически.

Полиморфизм фрагментов генов 12S и ND2 мтДНК в популяциях и совокупных выборках видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* оценивали по следующим параметрам: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), гаплотипическое (H_d) и нуклеотидное (π) разнообразие, число нуклеотидных различий (k). Для совокупных выборок исследуемых видов по фрагменту белок кодирующего гена ND2 мтДНК дополнительно вычисляли среднее число синонимичных замен на синонимичный сайт (K_s) и среднее число несинонимичных замен на несинонимичный сайт (K_a). Все расчеты проводили в программе DnaSP v. 5.10 (Librado, Rozas, 2009). Для оценки эволюционной истории на уровне видов и популяций использовали соотношение показателей генетического полиморфизма (Grant, Bowen, 1998; Avise, 2000). С этой же целью в программе Arlequin v. 3.5.2.2 рассчитывали тесты на нейтральность эволюции Фу (F_s , F_u , 1997) и Таджимы (D , Tajima, 1989).

Дополнительно для оценки демографических процессов в сибирских популяциях *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* применяли анализ распределения частот гаплотипов (MMD) на основе нуклеотидных последовательностей фрагментов генов 12S и ND2 мтДНК в программе Arlequin v. 3.5.2.2. Сравнение наблюдаемого (SSD_{obs}) и симулированного (SSD_{sim}) распределения частот гаплотипов использовали для достоверной оценки его соответствия демографической или пространственной модели экспансии, применяя бутстрэп тест на основе 1000 репликаций. Индекс шероховатости Харпендинга (r) использовали в качестве критерия отклонения распределения частот гаплотипов от унимодальной кривой (Harpending, 1994). Статистическую значимость параметров проверяли по соответствующим *p*-значениям; бутстрэп тест (1000 репликаций) применяли при расчете 95%-ного доверительного интервала для показателей τ , M и Theta. Для оценки времени с момента экспансии использовали средние значения скорости нуклеотидных замен для рода *Daphnia* в 2.14 и 5.30% за млн лет (MYR) для генов 12S и ND2 мтДНК соответственно (Cornetti et al., 2019).

третью кладу “С” (рис. 1). В отличие от предыдущих реконструкций, как в случае ND2 филогении, так и на основе объединенного 12S + ND2 фрагмента, образцы “европейской” клады “Б” (*D. longispina* s.str.) оказались сгруппированными с образцами *D. dentifera* со значимой поддержкой ветвей в узле ветвления (рис. 1; Доп. мат. рис. S2).

Полиморфизм мтДНК и тесты на нейтральность эволюции. Генетический полиморфизм мтДНК заметно различается как на уровне видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera*, так и по фрагментам генов 12S и ND2 (табл. 1). Для обоих видов число гаплотипов (n) выше по фрагменту гена 12S; число сегрегирующих (полиморфных) сайтов (S) несколько выше для *D. longispina* s.str. по белок кодирующему фрагменту гена ND2. Наиболее заметные различия (в несколько раз) между видами *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* получены при анализе уровня гаплотипического разнообразия (H_d) и нуклеотидных различий (k). Также выявлены весьма существенные различия между видами по соотношению числа несинонимичных замен на несинонимичный сайт (K_a) к среднему числу синонимичных замен на синонимичный сайт (K_s) по белок кодирующему фрагменту гена ND2: для *D. longispina* s.str. это значение равно 2.3571, для *D. dentifera* — 0.3134, что свидетельствует о более высоком числе синонимичных замен в данном локусе для второго вида (табл. 1).

По фрагменту гена 12S мтДНК виды *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* характеризуются отрицательными достоверными значениями тестов на нейтральность эволюции Таджимы D и Фу F_s (табл. 1). По фрагменту гена ND2 мтДНК оба теста достоверны только для *D. longispina* s.str., причем показатель D принимает положительное значение. Недостоверные значения тестов на нейтральность эволюции для *D. dentifera* по фрагменту гена ND2, очевидно, обусловлены малым объемом выборки (табл. 1).

На популяционном уровне общие закономерности соотношения показателей генетического

полиморфизма и тестов на нейтральность эволюции соответствуют выявленным ранее (Zuykova et al., 2018a; 2019). Уровень генетического полиморфизма в популяциях *D. longispina* s.str. в целом несколько выше для фрагмента гена ND2, чем для 12S мтДНК. Наиболее заметные различия выявлены для нуклеотидного разнообразия (π), его значения на несколько порядков превышают таковые по фрагменту гена 12S (Доп. мат. табл. S2). Тем не менее, в популяциях *D. longispina* s.str. из Якутии и горных озер Республики Алтай более высокие значения показателя π отмечены по фрагменту гена 12S мтДНК. При этом значения гаплотипического разнообразия (H_d) для этих же популяций различаются не столь существенно. Что касается полиморфизма митохондриальных генов в популяциях *D. dentifera*, то здесь наблюдается обратная картина: значения показателя H_d в два раза выше по фрагменту гена ND2, уровень показателя π различается не столь разительно (Доп. мат. табл. S3). Самое высокое значение H_d зарегистрировано для популяций *D. dentifera* из водоемов Камчатки. Популяции *D. longispina* s.str. из Якутии, бассейнов озер Байкал и Чаны характеризуются высоким числом полиморфных сайтов (S) по обоим фрагментам генов мтДНК (Доп. мат. табл. S2). Самое высокое число гаплотипов (h) по локусу 12S для этого вида обнаружено в центральных районах Красноярского края (9) и в бассейне оз. Байкал (7), при этом в популяциях первого из вышеуказанных регионов значение S не столь высоко. Число гаплотипов 12S в популяциях из Якутии и бассейна оз. Чаны несколько ниже (4–5), почти столько же гаплотипов ND2 отмечено в Красноярском крае и в бассейне оз. Чаны (5–6). Меньше всего гаплотипов *D. longispina* s.str. зарегистрировано в оз. Додот — один. В популяциях *D. dentifera* из водоемов Якутии и Камчатки обнаружено самое большое число гаплотипов и полиморфных сайтов по локусам 12S и ND2 (Доп. мат. табл. S3).

Большинство популяций *D. longispina* s.str. (9 из 16) характеризуется отрицательными зна-

Таблица 1. Значения индексов генетического полиморфизма и тестов на нейтральность эволюции для видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* на основе фрагментов генов 12S и ND2 митохондриальной ДНК

n	h	S	$H_d \pm \text{st.d.}$	$\pi \pm \text{st.d.}$	k	K_s	K_a	D	F_s
<i>D. longispina</i> s.str.									
103	48	134	0.889 ± 0.028	0.0119 ± 0.0029	6.825	0.0084	0.0198	-2.482^{**}	-27.431^{***}
52	30	136	0.959 ± 0.014	0.0172 ± 0.0033	14.974			1.831*	-3.820^{**}
<i>D. dentifera</i>									
54	18	25	0.626 ± 0.077	0.0029 ± 0.0006	1.683	0.0134	0.0042	-2.289^{**}	-19.949^{***}
14	10	19	0.923 ± 0.060	0.0064 ± 0.0006	5.989			0.010	-1.909

Примечание. n — число анализируемых нуклеотидных последовательностей; h — число гаплотипов; S — число полиморфных (сегрегирующих) сайтов; H_d — гаплотипическое разнообразие; π — нуклеотидное разнообразие; k — число нуклеотидных различий; K_s — среднее число синонимичных замен на синонимичный сайт; K_a — среднее число несинонимичных замен на несинонимичный сайт; тесты на нейтральность эволюции — Таджимы D и Фу F_s ; значения индексов над чертой — по фрагменту 12S мтДНК, под чертой — ND2; st.d. — стандартное отклонение; * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$.

чениями теста Таджимы D и положительными — F_{ST} , полученными на основе анализа обоих фрагментов генов мтДНК (Доп. мат. табл. S2). Для популяций из Якутии, Тоджинской котловины и горных озер Республики Алтай значения теста Таджимы D на основе фрагмента гена 12S являются статистически значимыми; значения теста F_{ST} на основе этого же фрагмента мтДНК принимают значимое отрицательное значение только для популяции из Красноярского края. Для *D. dentifera* значимые отрицательные значения теста D на основе анализа фрагмента гена 12S зарегистрированы для популяций из Якутии (исключая популяцию из окрестностей с. Оймякон) (Доп. мат. табл. S3). Для остальных популяций *D. dentifera* значения тестов на нейтральность эволюции принимают положительные, но недостоверные, значения (кроме популяций Камчатки) по обоим фрагментам мтДНК.

Эволюционная дивергенция и дифференциация популяций. Значения нескорректированных p -расстояний (эволюционная дивергенция) в разных популяциях *D. longispina* s.str. варьируют от 0 до 3.5 и от 0 до 6.7% по фрагментам генов 12S и ND2, соответственно (табл. 2). Наиболее низкие значения p -расстояний по фрагменту гена 12S отмечены в популяциях из водоемов Тоджинской котловины, оз. Додот и высокогорных озер

Республики Алтай, наиболее высокие — для популяции из Республики Саха (Якутия). По фрагменту гена ND2 высокой внутривидовой дивергенцией характеризуется популяция *D. longispina* s.str. из бассейна оз. Байкал. Высокие значения эволюционной дивергенции по фрагменту гена 12S (до 3.2%) наблюдаются между популяциями из Якутии, Тюменской обл. и Урала и всеми остальными (табл. 2). Между популяциями, составляющими основу “сибирской” клады “А” *D. longispina* s.str., эти значения не превышают 1.0%. Следует отметить, что эволюционная дивергенция между популяциями *D. longispina* s.str. на основе фрагмента гена ND2 несколько выше, чем по фрагменту гена 12S (табл. 2). Особенно высокие значения получены при сравнении популяций из бассейна оз. Байкал и всеми остальными — до 6.6%. Высокая внутренняя дивергенция по обоим фрагментам генов мтДНК отмечена в популяциях *D. dentifera* из водоемов Камчатки и Якутии — 0.6 и 0.4–0.5% (табл. 3). Дивергенция между популяциями этого вида из водоемов Камчатки, Якутии (включая Оймякон) и Монголии была довольно высокой — до 0.8% по обоим фрагментам генов мтДНК.

Парные значения индекса фиксации F_{ST} указывают на высокую степень генетической дифференциации некоторых популяций *D. longispina*

Таблица 2. Эволюционная дивергенция (нескорректированные p -расстояния, %) между парами нуклеотидных последовательностей в пределах и между популяциями *D. longispina* s.str. на основе 12S (под диагональю) и ND2 (над диагональю) фрагментов генов мтДНК. Анализ включал 105 и 52 нуклеотидных последовательности соответственно

№	В пределах популяции		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	12S	ND2																	
1	3.5 ± 0.3	1.8 ± 0.4	—	—	4.3	1.1	1.1	1.1	—	1.0	1.3	1.0	1.0	3.3	2.2	—	4.0	—	—
2	0.3 ± 0.2	—	1.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	1.1 ± 0.3	6.7 ± 0.8	2.3	0.8	—	3.7	3.8	3.8	—	3.6	3.9	3.6	3.7	5.9	4.7	—	6.6	—	—
4	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.1	2.0	0.4	0.9	—	0.4	0.4	—	0.4	0.6	0.4	0.5	3.0	1.8	—	3.9	—	—
5	n/c	0	2.1	0.5	1.0	0.5	—	0	—	0.4	0.2	0.5	0.6	2.7	1.7	—	3.7	—	—
6	n/c	0	1.8	0.2	0.7	0.2	0.3	—	—	0.4	0.2	0.5	0.6	2.7	1.7	—	3.7	—	—
7	0.8 ± 0.2	—	2.1	0.6	0.9	0.7	0.8	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	0	0.3 ± 0.1	1.9	0.3	0.9	0.4	0.5	0.2	0.6	—	0.6	0.2	0.4	3.0	1.6	—	3.9	—	—
9	0.7 ± 0.3	0.3 ± 0.1	2.1	0.5	1.0	0.6	0.7	0.3	0.8	0.5	—	0.6	0.8	2.9	1.6	—	3.9	—	—
10	0.4 ± 0.1	n/c	2.0	0.4	0.9	0.5	0.6	0.2	0.6	0.4	0.6	—	0.3	3.0	1.6	—	3.9	—	—
11	0.1 ± 0.1	0	2.0	0.4	0.9	0.5	0.6	0.2	0.6	0.4	0.6	0.4	—	3.1	1.7	—	4.0	—	—
12	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.5	1.8	0.2	0.7	0.3	0.4	0	0.5	0.2	0.4	0.3	0.2	—	2.9	—	2.4	—	—
13	0.3 ± 0.1	2.5 ± 0.4	1.9	0.3	0.8	0.4	0.5	0.1	0.5	0.3	0.5	0.4	0.3	0.2	—	—	3.3	—	—
14	1.1 ± 0.3	—	2.7	1.4	1.4	1.5	1.7	1.3	1.3	1.5	1.7	1.5	1.5	1.3	1.4	—	—	—	—
15	1.4 ± 0.3	1.0 ± 0.2	2.6	1.2	1.3	1.4	1.5	1.1	1.2	1.3	1.5	1.3	1.3	1.1	1.2	1.3	—	—	—
16	0.1 ± 0.1	—	1.8	0.2	0.7	0.3	0.4	0	0.4	0.2	0.4	0.3	0.3	0.1	0.2	1.3	1.1	—	—
17	0.1 ± 0.1	—	3.1	2.0	1.7	2.1	2.2	1.8	1.6	2.0	2.2	2.0	2.0	1.8	1.9	1.0	1.3	1.8	—
18	0.6 ± 0.2	—	3.2	2.0	1.8	2.2	2.3	1.9	1.7	2.1	2.3	2.1	2.1	2.0	2.0	1.2	1.4	1.9	0.9

Примечание. 1 — Якутия; 2 — Монголия; 3 — бассейн оз. Байкал; 4 — Красноярский край; 5 — Хакасия; 6 — Эвенкия; 7 — Тоджинская котловина; 8 — оз. Додот; 9 — Республика Тува; 10 — Республика Алтай; 11 — Телецкое озеро; 12 — Алтайский край; 13 — оз. Чаны; 14 — с. Здвинск (Новосибирская обл.); 15 — г. Барабинск (Новосибирская обл.); 16 — Ямало-Ненецкий автономный округ; 17 — Тюменская обл.; 18 — Урал. n/c — оценка эволюционных расстояний невозможна; “—” — данные отсутствуют.

s.str. и *D. dentifera*. Как и предполагалось, высокие значения индекса (до 1.0), указывающие на почти полное отсутствие потока генов, как правило, выявляются между географически удаленными популяциями (рис. 2). Наиболее ярко выражена дифференциация популяций *D. longispina* s.str. из оз. Додот, горных озер Республики Алтай (в том числе Телецкого озера), Эвенкии и Хакасии от популяций из Тюменской обл. и Урала. Уровень генетической дифференциации популяций *D. longispina* s.str. согласован по обоим фрагментам генов митохондриальной ДНК (рис. 2а, 2б). Что касается *D. dentifera*, то парные значения F_{ST} на основе фрагмента гена 12S мтДНК указывают на ограниченный поток генов между популяциями из бассейна оз. Байкал (озера Среднее Кедровое и Саган-Морян) — и популяциями Камчатки

Таблица 3. Эволюционная дивергенция (нескорректированные p -дистанции, %) между парами нуклеотидных последовательностей в пределах и между популяциями *D. dentifera* на основе 12S (под диагональю) и ND2 (над диагональю) фрагментов генов мтДНК*

№	В пределах популяции		1	2	3	4	5
	12S	ND2					
1	0.6 ± 0.2	—	—	—	—	—	—
2	0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.4	—	0.8	0.8	—
3	0.6 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.8	0.6	—	0.6	—
4	0	0	0.3	0.1	0.5	—	—
5	0	—	0.3	0.1	0.5	0	—
6	0.2 ± 0.2	—	0.8	0.5	0.8	0.4	0.4

Примечание. 1 — Камчатка; 2 — Якутия; 3 — Якутия-Оймякон; 4 — оз. Среднее Кедровое (бассейн оз. Байкал); 5 — оз. Саган-Морян (бассейн оз. Байкал); 6 — Монголия; “—” — данные отсутствуют. *Анализ включал 54 и 14 нуклеотидных последовательностей соответственно.

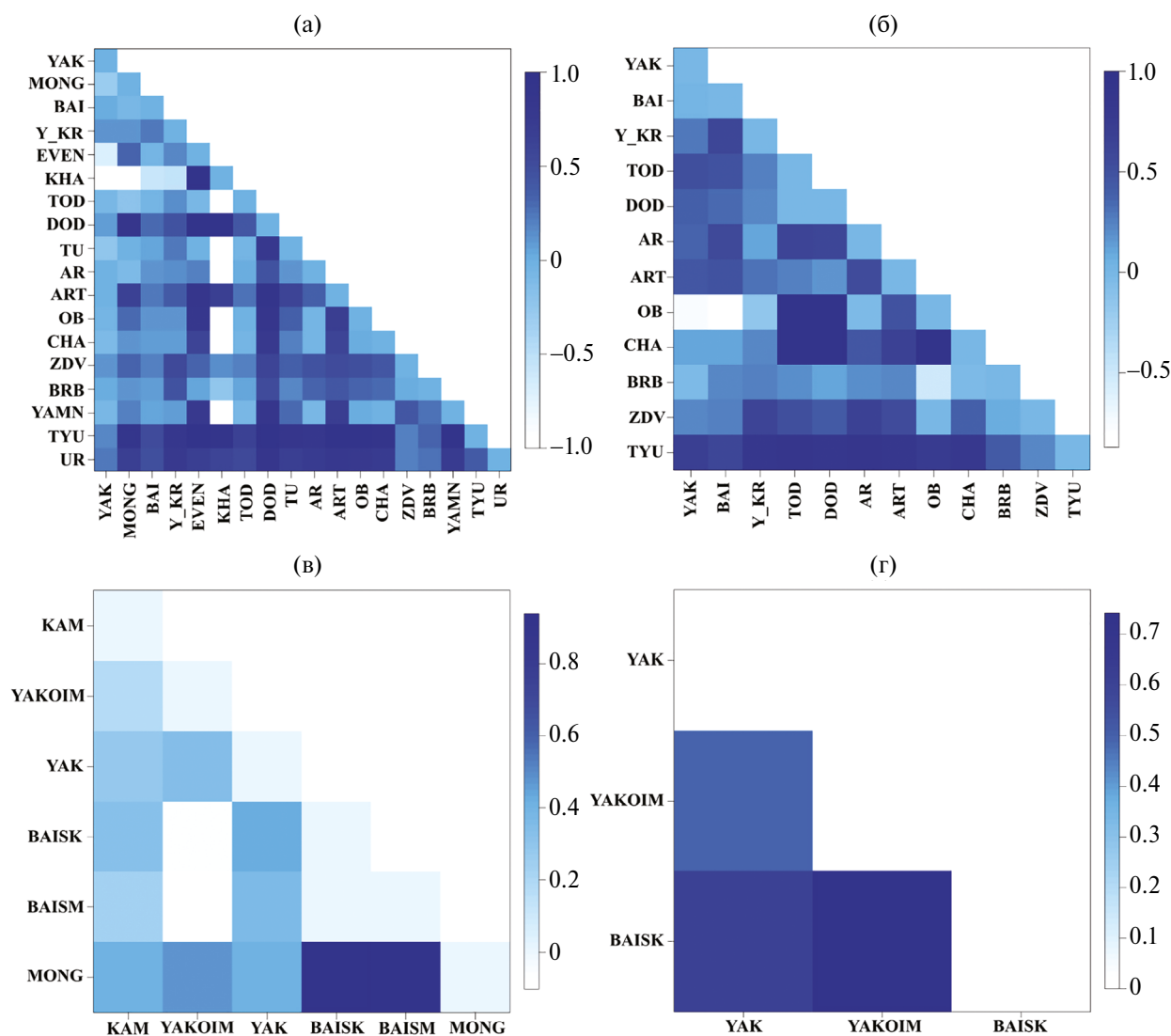


Рис. 2. Графики матриц парных F_{ST} дистанций между популяциями *D. longispina* s.str. (а — 12S; б — ND2) и *D. dentifera* (в — 12S; г — ND2). Сокращения, как на рис. 1. Дополнительно для *D. longispina* s.str.: EVEN — Эвенкия; КХА — Хакасия; Республика Тува (центральная часть); MONG — Монголия; YAMN — Ямало-Ненецкий автономный округ; TYU — Тюменская обл.; UR — Урал; для *D. dentifera*: КАМ — Камчатка; YAK — Якутия, Чурапчинский улус; YAKOIM — Якутия, Оймяконский улус; BAISK — оз. Среднее Кедровое (бассейн оз. Байкал); BAISM — оз. Саган Морян (бассейн оз. Байкал).

и Якутии (рис. 2в). В то же время, согласно значениям F_{ST} по фрагменту гена ND2 мтДНК, высоко дифференцированные популяции *D. dentifera* зарегистрированы в Якутии, особенно в водоемах вблизи с. Оймякон (рис. 2г).

Распределение частот гаплотипов (MMD) характеризуется унимодальной формой кривой для всех сибирских популяций *D. longispina* s.str. и объединенной выборки *D. dentifera* по обоим митохондриальным маркерам, с более выраженным сдвигом вправо для последнего вида по фрагменту гена ND2 (рис. 3). Рассчитанные параметры моделей демографической и пространственной экспансии для этих выборок почти идентичны (табл. 4), что

позволяет предположить внезапный рост численности и пространственную экспансию для них как равновероятные события. Однако достоверные значения наблюдаемого распределения частот гаплотипов (SSD_{obs}) для объединенной выборки *D. dentifera* по фрагменту гена ND2 допускают применимость модели демографической экспансии. При оценке распределения частот гаплотипов на популяционном уровне выявлены различия в характере кривой как для разных популяций, так и по разным митохондриальным маркерам. Распределение частот 12S и ND2 гаплотипов (MMD) для большинства популяций *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* носит мультимодальный характер

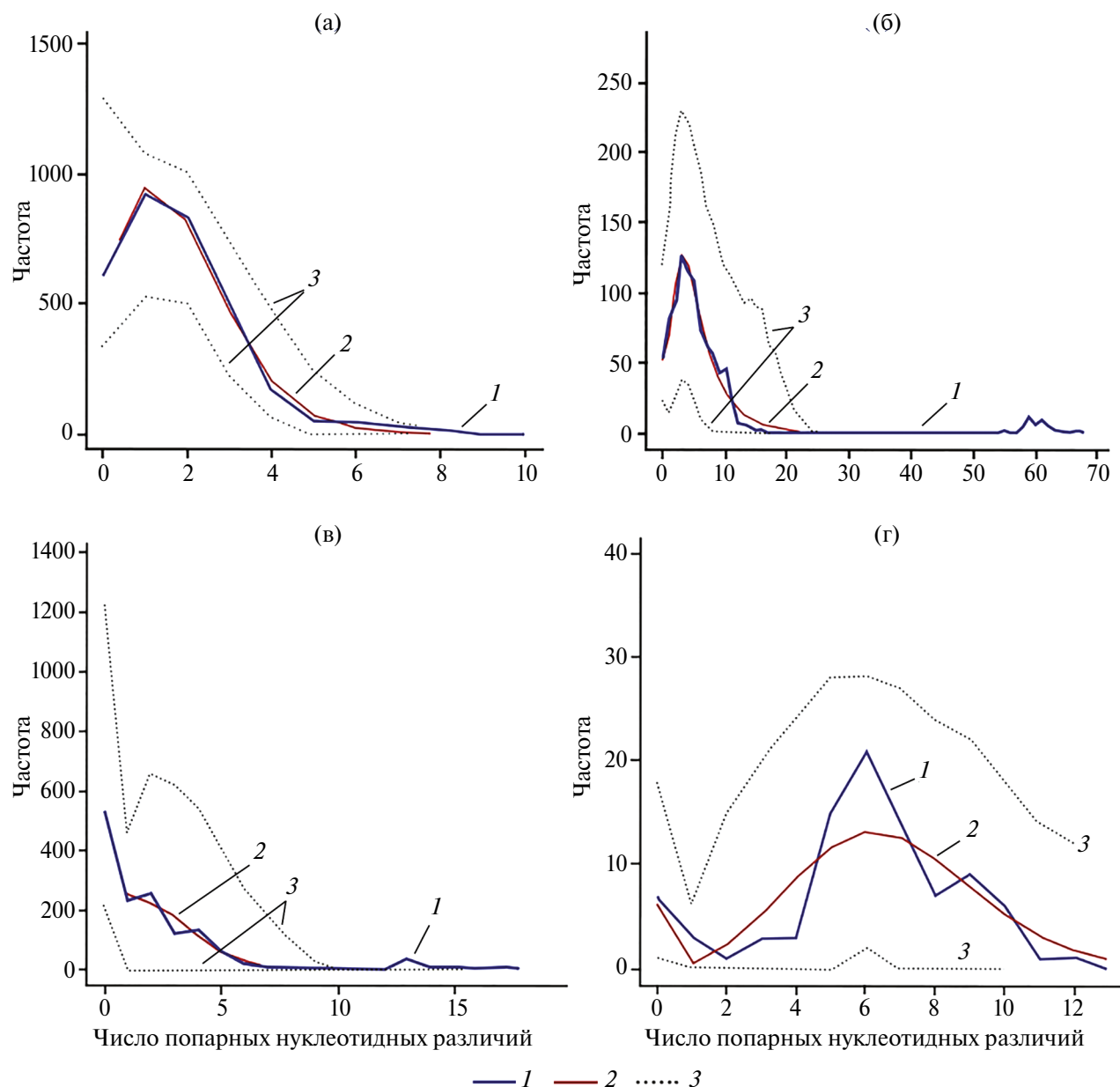


Рис. 3. Графики распределения частот гаплотипов (MMD) для модели пространственной экспансии (spatial distribution) сибирских популяций *D. longispina* s.str. (а, б) и *D. dentifera* (в, г) на основе фрагментов генов 12S (а, в) и ND2 (б, г) митохондриальной ДНК. 1 – наблюдаемое распределение; 2 – ожидаемое распределение; 3 – доверительный интервал 95%.

Таблица 4. Параметры моделей демографической и пространственной экспансии для всех сибирских популяций *D. longispina* s.str. и объединенной выборки *Daphnia dentifera* по фрагментам генов 12S и ND2 мтДНК

Параметр	<i>D. longispina</i> s.str.		<i>D. dentifera</i>	
	12S	ND2	12S	ND2
Модель демографической экспансии				
SSD _{obs} (<i>p</i>)	0.0004 (0.754)	0.0014 (0.910)	0.0746 (0.846)	0.0412* (0.006)
<i>r</i> (<i>p</i>)	0.0350 (0.333)	0.0054 (0.988)	0.0541 (0.624)	0.0412 (0.361)
τ (95% CI)	1.8 (0.703–2.789)	2.8 (1.623–13.383)	0 (0–5.617)	4.0 (2.511–13.238)
Theta 0	0	3.027	1.802	5.499
Theta 1	24.439	20.235	5.407	3414.978
D, Myr (CI)	0.147 (0.057–0.227)	0.607 (0.035–0.290)	0 (0–0.454)	0.081 (0.051–0.268)
Модель пространственной экспансии				
SSD _{obs} (<i>p</i>)	0.0003 (0.778)	0.0016 (0.944)	0.0029 (0.893)	0.0169 (0.585)
<i>r</i> (<i>p</i>)	0.0350 (0.338)	0.0054 (0.994)	0.0571 (0.846)	0.0412 (0.696)
τ (95% CI)	1.7 (0.742–2.430)	2.3 (1.233–15.720)	2.1 (0.295–5.249)	6.7 (3.014–8.985)
Theta	0.012	3.309	0.5221	0.029
<i>M</i>	46.747	23.115	1.521	13.769
D, Myr (CI)	0.139 (0.061–0.198)	0.050 (0.027–0.341)	0.170 (0.024–0.424)	0.136 (0.061–0.182)

Примечание. SSD_{obs} – сумма квадрата отклонений; *r* – индекс шероховатости Харпендинга; τ – время экспансии; Theta – параметр мутаций; *M* – число мигрантов; *p* – уровень статистической значимости 95%; CI – 95%-ный доверительный интервал; D – divergence, Myr – среднее время экспансии, год; * – *p* < 0.01.

(Доп. мат. рис. S4, S5). Для некоторых популяций *D. longispina* s.str. (ART, OB, Y_KR, YAMN, TYU, UR; Доп. мат. рис. S4 E, F, G, K, O) и для *D. dentifera* из Центральной Якутии (Доп. мат. рис. S5b) зафиксировано унимодальное распределение частот гаплотипов по фрагменту гена 12S мтДНК. Однако для большинства популяций и в целом для объединенных выборок сибирских популяций *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* значения SSD_{obs} и индекса Харпендинга *r* недостоверны (Доп. мат. табл. S4, S5). Достоверные значения этих показателей отмечены только для популяций *D. longispina* s.str. из оз. Телецкое, водоемов среднего течения р. Оби, Тюменской обл. (ART, OB, TYU) по фрагменту гена 12S и из водоемов Новосибирской обл. (BRB, ZDV) по фрагменту гена ND2.

Географическое распределение и сети гаплотипов *D. longispina* s.str. Все гаплотипы по локусу 12S для *D. longispina* s.str. группируются в две крупные митохондриальные клады: “сибирскую” “А” и “европейскую” “Б”. Клады связаны через семь мутаций и два гипотетических гаплотипа (рис. 4а). К последним наиболее близки гаплотипы Н_7 (горные озера Республики Алтай), Н_42 (Ямало-Ненецкий автономный округ) клады “А” и Н_38 (бассейн оз. Чаны) клады “Б”. Между кладами расположены гаплотипы из оз. Око Земли (бассейн оз. Байкал), формирующие специфическую митохондриальную группу гаплотипов. Отметим, что 12S гаплотипы “сибирской” клады *D. longispina* s.str. преимущественно встречаются в водое-

мах, расположенных восточнее оз. Чаны (бассейн р. Оби) и формируют звездообразную структуру с центральным гаплотипом Н_1 (рис. 4а). Этот гаплотип встречается в большинстве популяций, обитающих на территории Северной Евразии – от Ямало-Ненецкого автономного округа до Якутии, однако не зарегистрирован в популяциях из Монголии, Тувы, озер Телецкое и Додот (рис. 4б). Высокое число уникальных 12S гаплотипов *D. longispina* s.str. выявлено в бессточных водоемах центральной части Красноярского края (рис. 4б, Н_14–Н_21). Уникальные гаплотипы обнаружены почти во всех популяциях и связаны с центральным гаплотипом через одну–две, или через три–четыре мутации.

В отличие от гаплотипов “сибирской” клады, 12S гаплотипы “европейской” клады “Б” *D. longispina* s.str. не формируют четкой структуры и распространены, главным образом, в западном направлении от оз. Чаны, где зарегистрированы гаплотипы обеих клад (рис. 4а, 4в). Однако выявлено несколько исключений, в частности, гаплотипы “европейской” клады зарегистрированы в одном водоеме Тоджинской котловины (Н_24, Республика Тува, бассейн р. Большой Енисей) и в оз. Око Земли (Н_9–Н_11, бассейн оз. Байкал) (рис. 4а, 4в). Еще два 12S гаплотипа “европейской” клады *D. longispina* s.str. обнаружены и в водоемах Якутии (Чурапчинский улус), впрочем, один из них (Н_3), предположительно относится к совершенно другому (возможно, криптиче-

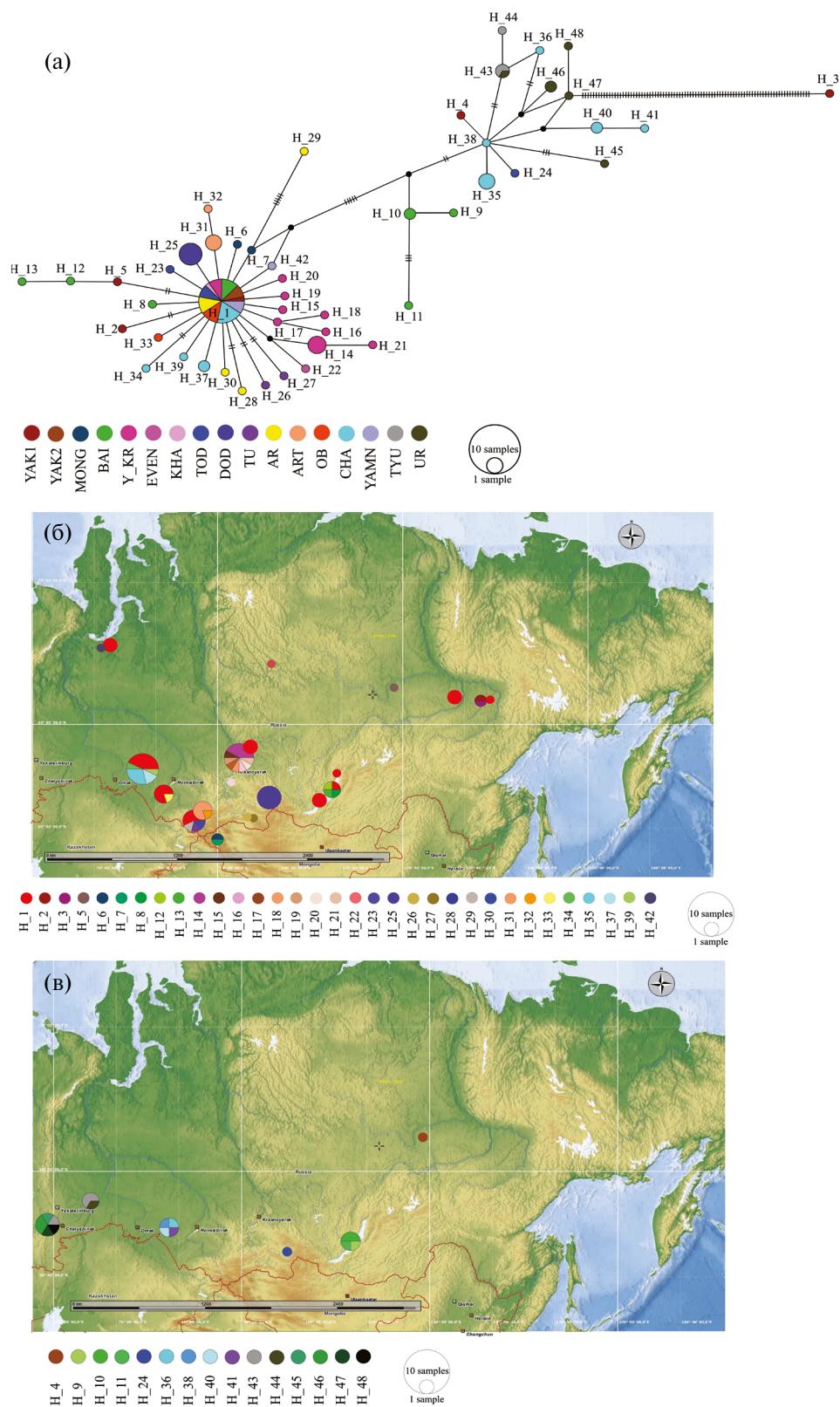


Рис. 4. Медианная сеть (MJ) 12S гаплотипов *D. longispina* s.str. (a) и их географическое распространение: б – “сибирская” клада, в – “европейская” клада. Сокращения, как на рис. 1 и 2; YAK1 – Якутия, Чурапчинский улус, YAK2 – Якутия, Нюрбинский улус. Размер кружков соответствует относительной частоте гаплотипов; черные маленькие кружки – медианные векторы; число мутаций указано для каждой ветви, если оно $\neq 1$.

скому) виду, группирующемуся с гаплотипами *D. longispina* s.str. из бассейна р. Печоры (Доп. мат. рис. S1).

В отличие от медианной сети 12S гаплотипов, сеть ND2 гаплотипов для *D. longispina* s.str. характеризуется совершенно иным типом связей (рис. 5). Наиболее заметная отличительная особенность этой сети — слабо выраженная звездообразная структура и, как следствие, отсутствие массового центрального гаплотипа (рис. 5б). В генеалогической схеме ND2 гаплотипов *D. longispina* s.str. относительно четко сформированы всего два структурных элемента. Первый из них (с центральным гаплотипом H_11) объединяет гаплотипы из водоемов Якутии, Тувы, Горного Алтая, Красноярского края, бассейнов озер Чаны, Байкал и р. Обь; второй (с центральным гаплотипом H_10) — из водоемов Тувы, Красноярского края и оз. Телецкое (рис. 5а). Эти структурные элементы в основном формируют “сибирскую” митохондриальную кладу и связаны между собой одним

гипотетическим гаплотипом и гаплотипом H_9 из временного водоема Красноярского края. С ними же связаны удаленные гаплотипы (H_1, H_2, H_4, H_6, H_12, H_18) из разных регионов Сибири, не формирующие четких структур. ND2 гаплотипы “европейской” клады *D. longispina* s.str. также слабо связаны друг с другом и удалены от гаплотипов “сибирской” клады на 26 мутационных шагов (рис. 5а). Наибольшее число уникальных ND2 гаплотипов выявлено в популяциях *D. longispina* s.str. из водоемов Красноярского края, бассейна оз. Чаны и Горного Алтая (рис. 5б).

Географическое распределение и сети гаплотипов *D. dentifera*. Медианная сеть 12S гаплотипов *D. dentifera* имеет четкую звездообразную структуру с центральным гаплотипом H_2, который зарегистрирован в популяциях из водоемов Байкальского региона и Якутии (рис. 6а, 6б). Восточнее р. Лены, где были отмечены только уникальные гаплотипы *D. dentifera*, этот гаплотип не встречается (рис. 6б). В Монголии также не вы-

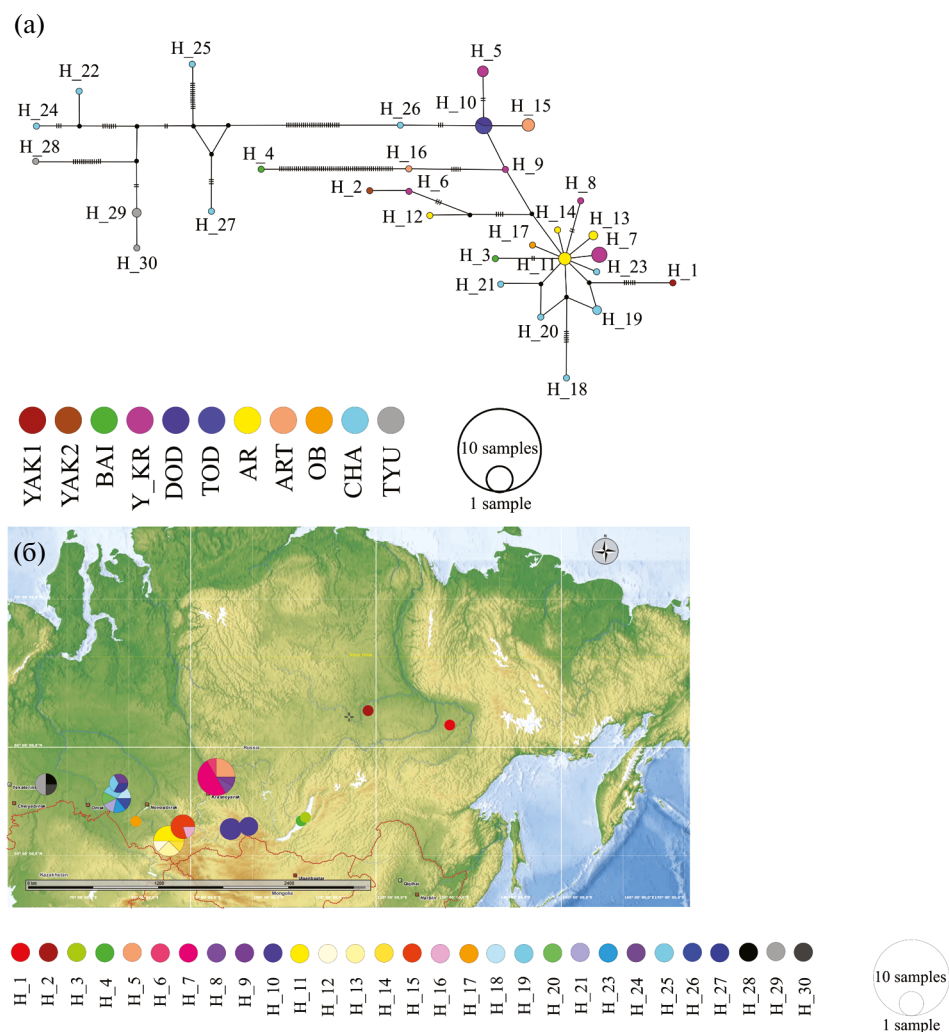


Рис. 5. Медианная сеть (MJ) ND2 гаплотипов *D. longispina* s.str. (а) и их географическое распространение (б). Сокращения, как на рис. 2 и рис. 4.

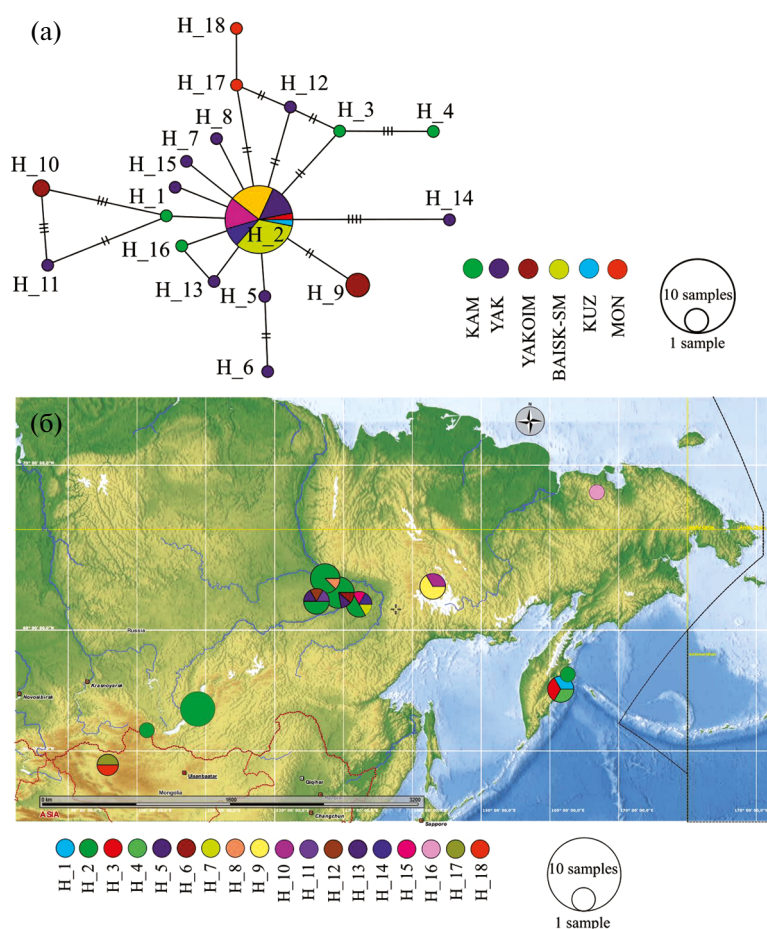


Рис. 6. Медианная сеть (MJ), а) 12S гаплотипов *D. dentifera* (а) и их географическое распространение (б). Сокращения, как на рис. 2 и рис. 4; KUZ – оз. Кузнециха (бассейн оз. Байкал).

явлено общих 12S гаплотипов с популяциями из других регионов. Самым высоким числом 12S гаплотипов характеризуются популяции *D. dentifera* из водоемов Якутии и Камчатки; в водоемах бассейна оз. Байкал, напротив, отмечен только один гаплотип (рис. 6б). Структура медианной сети ND2 гаплотипов *D. dentifera*, как и для *D. longispina* s.str., оказалась иной, и все популяции характеризуются уникальным набором гаплотипов (рис. 7а, 7б). Однако, как и в случае сети 12S гаплотипов, наиболее высокое число ND2 гаплотипов (5) *D. dentifera* обнаружено в Якутии в водоемах вблизи с. Оймякон (рис. 7б).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Филогения и филогеография. В пределах *D. longispina* s.str. достоверно выделяются глубокие дивергентные линии с высокой бутстрэп поддержкой, что связано с явно выраженной пространственной структурированностью популяций. Очевидно, такая структурированность сильно влияет на уровень полиморфизма в пределах вида (показатели H_d , k , K_a/K_s). Помимо гап-

типов, формирующих “сибирскую” и “европейскую” (“А” и “Б”) группы, в Якутии и в оз. Байкал обнаружены дистантные гаплотипы, образующие еще одну особую линию, которую ранее не отмечали в Сибири. Одна часть этих гаплотипов тесно связана с гаплотипами из бассейна р. Печоры (Petrušek et al., 2012), другая часть формирует отдельную ветвь на дереве, маркируемой нуклеотидными заменами по фрагменту гена 12S. Добавление в анализ новых образцов *D. longispina* s.str. привело к выявлению дивергентных митохондриальных субклад в пределах “сибирской” клады, которая ранее представлялась однородной (Zuykova et al., 2018b; 2019; 2021). Гаплотипы, формирующие дивергентные субклады, обнаружены преимущественно в популяциях, населяющих либо бессточные временные водоемы (Красноярский край, Новосибирская обл.), либо горные озера (Горный Алтай).

Аналогичная ситуация наблюдается и для *D. dentifera*. Вероятно, в географически удаленных популяциях этого вида сформировался специфический набор гаплотипов из-за их определен-

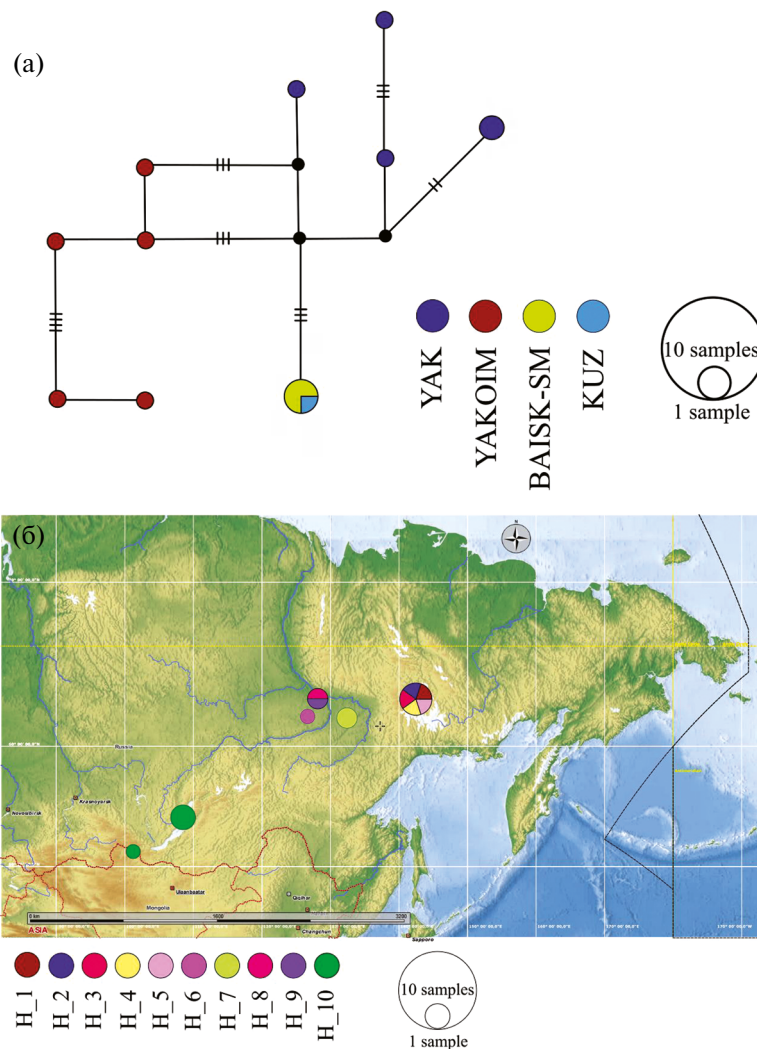


Рис. 7. Медианная сеть (MJ) ND2 гаплотипов *D. dentifera* (а) и их географическое распространение (б). Сокращения, как на рис. 2 и рис. 6.

ной изолированности от общего генетического пула. В пределах кластера *D. dentifera* наблюдается четкое разделение гаплотипов на две группы — “байкальскую” и “якутскую”. Дистантную субкладу с поддержкой до 100% образуют гаплотипы *D. dentifera* из популяций, обитающих в водоемах вблизи с. Оймякон. Также ранее была показана обособленность гаплотипов *D. dentifera* из водоемов Северной Евразии и Монголии от североамериканских и японских гаплотипов (Zuikova et al., 2022). Как уже неоднократно обсуждалось, причины внутривидовой генетической дивергенции объясняются вторичным контактом гетерогенных популяций и дистантных линий, гибридным происхождением и непрерывным видообразованием (De Gelas, De Meester, 2005; Thielsch et al., 2009; Hamrová et al., 2011).

Несогласованность между митохондриальными филогениями находит отражение и в особенностях генеалогических связей между гаплотипами

и их географическим распространением. Медианные сети *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* на основе фрагмента 12S гена мтДНК характеризуются наличием звездообразных структур, центральный гаплотип которых встречается в большинстве популяций, населяющих водоемы Северной Евразии. Напротив, сети ND2 гаплотипов обоих видов дафний не имеют четкой структуры, большинство связей между гаплотипами слабые, отмечены глубоко дивергентные линии, филогруппы и даже отдельные удаленные образцы. Почти в каждой популяции как *D. longispina* s.str. так и *D. dentifera* зарегистрированы уникальные ND2 гаплотипы. Наибольшее гаплотипическое разнообразие 12S и ND2 гаплотипов *D. longispina* s.str. наблюдается в бессточных водоемах центральной части Красноярского края, а *D. dentifera* — в водоемах центральной Якутии и Камчатки.

Кроме того, нами выявлена новая группа гаплотипов “европейской” клады *D. longispina* s.str.

в бассейне оз. Байкал — в оз. Око Земли и в центральной Якутии, помимо группы, обнаруженной в водоемах Тоджинской котловины (Zuykova et al., 2018b; 2019). По-видимому, наличие здесь гаплотипов “европейской” клады *D. longispina* s.str. объясняется относительно недавним заносом, учитывая способность покоящихся стадий дафний к пассивному распространению (Figueroa, Green, 2002; Havel, Shurin, 2004; Figuerola et al., 2005; Louette, De Meester, 2005; Van de Meutter, De Meester, 2008). Напротив, гаплотипы “сибирской” клады *D. longispina* s.str. не обнаружены в популяциях, распространенных западнее бассейна р. Оби, в частности — бассейна оз. Чаны. Этот факт позволяет предположить более высокую степень “агрессивности распространения” и высокий адаптивный потенциал особей, формирующих “европейскую” кладу.

Тем не менее, в соответствии с “гипотезой монополизации” (De Meester et al., 2002), широкому распространению гаплотипов “европейской” клады восточнее бассейна р. Лена препятствует “эффект основателя”, проявляющийся в существовании в этой зоне популяций “сибирской” клады *D. longispina* s.str., и, очевидно, явное преобладание здесь *D. dentifera* (Zuykova et al., 2019; 2022). Ареал *D. dentifera* в Северной Евразии распространяется от Монголии до Камчатки, с максимальным числом гаплотипов в популяциях Якутии и однородным гаплотипическим разнообразием в бассейне оз. Байкал. Хотя ареалы *D. dentifera* и *D. longispina* s.str. (гаплотипы “сибирской” клады) перекрываются, совместное обитание этих викариантных видов обнаружено только в некоторых водоемах бассейнов р. Лена и оз. Байкал. На основании этого данный регион следует считать зоной их контакта. До настоящего времени не выявлено водоемов, где совместно обитают *D. longispina* s.str., *D. dentifera* и *D. galeata*, хотя ранее высказывалось предположение об их возможном сосуществовании в водоемах Байкальского региона (Zuykova et al., 2021).

Анализ топологии филогенетических деревьев, реконструированных по фрагментам разных митохондриальных генов, выявил их некоторую несогласованность, которая может быть обусловлена гибридизацией между таксонами с последующей интрогрессией, разной скоростью эволюции митохондриальных генов и их отдельных участков, а также более сложными механизмами (Гречко, 2013; Картавцев, 2013).

Отметим, что достоверное выявление группировки гаплотипов “европейской” клады *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* в схемах на основе фрагментов генов ND2 и 12S + ND2 мтДНК может поставить вопрос о целесообразности рассмотрения *D. dentifera* в качестве отдельного вида, тем более что до настоящего времени между этими таксонами не найдено существенных морфо-

логических различий (Zuykova et al., 2018b). При принятии самостоятельности *D. dentifera* логично и “сибирскую” кладу, а также выявленную нами кладу “С” рассматривать как отдельные виды, что сомнительно. Для окончательного разрешения подобных проблем должны быть изучены последовательности нескольких ядерных генов. Хотя можно выдвинуть гипотезу, что длительная географическая изоляция между удаленными популяциями *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* на территории Северной Евразии в периоды плейстоценовых оледенений спровоцировала процессы аллопатрического видообразования, показанные для других видов кладоцер (Taylor et al. 1998; Hebert et al., 2003).

Демографические процессы и эволюционная история. Ранее утверждалось, что сибирские популяции видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* характеризуются сходной демографической историей (Zuykova et al., 2018b; 2019b; 2021). Включение в анализ новых популяций этих викариантных видов из водоемов Северной Евразии привело к выявлению некоторых различий между ними. В первую очередь, о различиях их эволюционной истории в данном регионе свидетельствует соотношение величин показателей генетического полиморфизма — гаплотипического H_d и нуклеотидного разнообразия π , оценка которых проведена на основе фрагментов генов 12S и ND2 мтДНК. Высокие значения H_d и π для сибирских популяций *D. longispina* s.str. в большей степени указывают на смешанную выборку, состоящую из исторически разделенных линий/популяций, принимая во внимание высокий уровень генетической дивергенции между популяциями *D. longispina* s.str., установленной по индексам фиксации F_{ST} и p -дистанциям (Grant, Bowen, 1998; Avise, 2000).

В то же время, для каждой отдельной популяции *D. longispina* s.str. показатели генетического полиморфизма предполагают воздействие на них различных эволюционных процессов. Так, в популяциях из оз. Телецкое, из водоемов среднего течения р. Обь и Ямало-Ненецкого автономного округа (ART, OB, YAMN) выявлены низкие значения H_d и π , которые, по-видимому, обусловлены эффектом недавнего “бутылочного горлышка”. Высокие значения H_d и низкие значения π как для совокупной выборки *D. dentifera*, так и для отдельных популяций вида, характерны для быстрорастущих популяций с низким эффективным размером (Grant, Bowen, 1998; Avise, 2000).

Отрицательные значения тестов на нейтральность эволюции Таджимы D и Фу F_s (за исключением значений индекса D на основе фрагмента гена ND2) для видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* и их популяций свидетельствуют о недавней пространственной экспансии (Tajima, 1989; Fu, 1997; Garrigan et al., 2010; Holsinger, 2015). На популяции-

онном уровне достоверные отрицательные значения индекса F_S зарегистрированы только для *D. longispina* s.str. из бессточных водоемов Красноярского края (Y_KR) и для *D. dentifera* из водоемов Центральной Якутии (YAK). Для остальных популяций зафиксированы положительные, но недостоверные значения F_S , ожидаемые для недавнего “бутылочного горлышка”.

Считается, что мультимодальный характер распределения частот гаплотипов (MMD) свидетельствует о демографическом равновесии исследуемых популяций, но также может быть следствием анализа смешанной выборки. Унимодальный характер распределения указывает на недавнюю экспансию (т. е. на расширяющуюся популяцию) с высокой миграционной активностью соседних популяций (Slatkin, Hudson, 1991; Rogers, Harpending, 1992; Schneider, Excoffier, 1999; Ray et al., 2003; Excoffier, 2004). Распределение частот гаплотипов для видов и популяций *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* в целом не противоречит направленности демографических процессов, выявленных по другим генетическим показателям. Для большинства выборок характер MMD распределения соответствует модели внезапной демографической экспансии или пространственной экспансии с высоким уровнем миграции между соседними популяциями. Следует отметить, что демографическая экспансия, как правило, предшествует пространственной экспансии, и интенсивность последней зависит от числа мигрантов (Schneider, Excoffier, 1999; Ray et al., 2003; Excoffier, 2004). Кроме того, перед резким увеличением может наблюдаться критический спад численности и сокращение генофонда, т. е. наблюдается эффект “бутылочного горлышка”. Учитывая цикличность ледниковых периодов в разные фазы плейстоцена и геологическую историю региона, логично предположить, что многие североазиатские популяции *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* прошли все эти периоды.

Низкий уровень генетического полиморфизма в некоторых популяциях (например, *D. longispina* s.str. из оз. Додот и *D. dentifera* из байкальского региона), очевидно, указывает на относительно недавнее событие, которое способствовало резкому сокращению их численности. В свою очередь географическая изолированность этих популяций привела к сокращению генетического разнообразия. Популяционно-генетическая структура североазиатских популяций *D. dentifera* позволяет предположить, что они представляют собой остатки некогда обширного ареала, который занимал данный вид. Очевидно, отсутствие общих гаплотипов между североазиатскими популяциями *D. dentifera* и популяциями из соседних географических регионов (Zuykova et al., 2022) свидетельствует о катастрофических явлениях, которые в какой-то период (или несколько периодов) плейстоцена привели к резкому обеднению генофонда этого

вида с последующей продолжительной временной изоляцией североазиатских популяций.

Несогласованность между характером MMD распределений по разным генам мтДНК, по-видимому, отражает разные временные периоды в формировании генетической структуры популяций. Сходный результат оценки демографических процессов по разным генам митохондриальной ДНК был получен при изучении сибирских популяций *D. galeata* (Zuykova et al., 2018b). Очевидно, эти же причины обуславливают подобную несогласованность результатов для викариантных видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* – разный уровень полиморфизма митохондриальных маркеров, разные темпы эволюционирования, мутационные темпы и т.п. (De Salle et al., 1987; Rogers et al., 1996; Schneider, Excoffier, 1999; Rosenberg, Nordborg, 2002; Lynch, 2010; Grant, 2015; Cornetti et al., 2019). Более консервативный митохондриальный маркер 12S рРНК в целом отражает более древние демографические процессы, о чем косвенно свидетельствует приблизительная оценка времени дивергенции.

Следует отметить, что примененные в нашем исследовании скорректированные темпы дивергенции для рода *Daphnia* (Cornetti et al., 2019), по используемым митохондриальным маркерам (табл. 4, Доп. мат. табл. S3, S4) показали более древнее расхождение групп популяций, чем отмечали ранее для разных видов комплекса *D. longispina* s.lat. (Zuykova et al., 2018b). Даже принимая во внимание возможные ошибки при оценке расчетного времени дивергенции (Ho et al., 2005), очевидна более ранняя дифференциация популяций *D. longispina* s.str. из водоемов Якутии, бассейнов рек Обь и Енисей. По-видимому, раньше всех произошла дифференциация популяций *D. longispina* s.str. из водоемов Тоджинской котловины, на что указывают структуры сетей гаплотипов, значения тестов D и F_S , показателей полиморфизма (в частности, низкий уровень полиморфизма в популяции из оз. Додот), индекса F_{ST} и приблизительная оценка времени дивергенции. Эти популяции составляют основу “сибирской” клады и были изолированы в плейстоценовых рефугиумах в течение нескольких ледниковых циклов, что привело к глубокой генетической дифференциации между ними и всеми остальными североазиатскими популяциями вида. Учитывая геологическую историю региона, логично предположить, что все сибирские популяции *D. longispina* s.str. в разные периоды плейстоцена прошли через “бутылочное горлышко”.

Нами показано, что разные популяции *D. longispina* s.str. и *D. dentifera*, иногда даже расположенные в близких друг к другу регионах, часто имеют очень разное время дифференциации. Примечательно, что популяции из водоемов, относящихся к одному речному бассейну, обычно

характеризуются примерно одинаковым возрастом. Очевидно, расселение гаплотипов происходило вниз по течению рек, если учитывать, что в периоды холодных фаз плейстоцена крупные озера Тоджинской и Дархатской котловин, а также Телецкое, Чуйское и Уймонское палеозера служили рефугиумами для пресноводной фауны (Grosswald, Kotlyakov, 1989; Аржанников и др., 2000; Vysotskiy, 2001). Наиболее поздняя дифференциация отмечена для популяций из водоемов центральной части Красноярского края и Урала, очевидно, заселенных уже в пост-плейстоценовое время представителями разных филогенетических линий, причем гаплотипы уральских популяций относятся к “европейской” кладе *D. longispina* s.str. У *D. dentifera* наиболее древними оказались популяции из водоемов, расположенных вблизи с. Оймякон в Республике Саха (Якутия). Их ранняя дифференциация также подтверждается популяционно-генетическими показателями и характером распределения частот гаплотипов.

Выявленные в результате исследований новые дивергентные линии подтверждают высказанное ранее утверждение, что на территории северо-восточной части Евразии сформировалась уникальная видовая и гаплотипическая структура группы *D. longispina* s.lat. вообще и входящих в нее наиболее распространенных видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* в частности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Детальное исследование демографических процессов в популяциях викариантных видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* на территории Северной Евразии в целом подтверждает сделанные ранее выводы об общей направленности их эволюционной истории. Очевидно, обладая более низким адаптивным потенциалом, по сравнению, например, с *D. galeata* (Karabanov et al., 2018), пространственная экспансия этих видов происходила с меньшей интенсивностью. Кроме того, виды *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* характеризуются сходными требованиями к условиям обитания. Это, несомненно, приводит к конкурентным отношениям, о чем свидетельствует пространственная ограниченность зоны их контакта. Тем не менее, согласно вновь полученным результатам, предложенная ранее гипотеза о разной демографической истории двух клад *D. longispina* s.str. не получает подтверждения, поскольку нами в настоящее время выявлена глубокая митохондриальная дивергенция между популяциями “сибирской” клады. Наблюдаемые на территории северо-восточной Евразии филогеографические паттерны *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* подтверждают сделанный ранее вывод о происходивших в разные фазы плейстоцена неоднократных, комбинированных воздействиях на их популяции как дисперсионных, так и викариантных событий.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Дополнительный материал (Приложение, табл. S1–S4, рис. S1–S5) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>. Для авторизованных пользователей таблицы доступны по адресу <https://doi.org/10.31857/S0320965224050017>.

Таблица S1. Значения индексов генетического полиморфизма и тестов на нейтральность эволюции для географических популяций *D. longispina* s.str. на основе фрагментов генов 12S и ND2 митохондриальной ДНК.

Таблица S2. Значения индексов генетического полиморфизма и тестов на нейтральность эволюции для географических популяций *D. dentifera* на основе фрагментов генов 12S и ND2 митохондриальной ДНК.

Таблица S3. Параметры модели пространственной экспансии для популяций *Daphnia longispina* s.str.

Таблица S4. Параметры модели пространственной экспансии для популяций *Daphnia dentifera*.

Рис. S1. Байесовское (BI) филогенетическое дерево для викарирующих видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* на основе гаплотипов фрагмента гена 12S митохондриальной ДНК.

Рис. S2. Байесовское (BI) филогенетическое дерево для викарирующих видов *D. longispina* s.str. и *D. dentifera* на основе гаплотипов белок кодирующего фрагмента гена ND2 митохондриальной ДНК.

Рис. S3. ML-филогенетическое дерево для *D. longispina* s.str. на основе фрагмента гена 12S митохондриальной ДНК с использованием образцов из базы данных GenBank для определения положения образца DK4.

Рис. S4. Графики распределения частот гаплотипов на основе модели пространственной экспансии для популяций *D. longispina* s.str. на основе фрагментов генов 12S и ND2 мтДНК.

Рис. S5. Графики распределения частот гаплотипов на основе модели пространственной экспансии для популяций *D. dentifera* на основе фрагментов генов 12S и ND2 мтДНК.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь в сборе проб зоопланктона С.Л. Васильевой, Е.Г. Егоровой, И. Охлопкову из водоемов Республики Саха (Якутия), Н.Г. Шевелевой (Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск) из водоемов бассейна оз. Байкал, А.В. Бородиной и Т.И. Букиной из водоемов Красноярского края.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) на 2021–2030 гг. проект № FWGS-2021-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аржанников С.Г., Алексеев С.В., Глызин А.В. и др. 2000. Природная обстановка в Голоцене в западной части Тоджинской впадины на примере разреза Мерзлый Яр // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН. Вып. 2. С. 18.
- Гречко В.В. 2013. Проблемы молекулярной филогенетики на примере отряда чешуйчатых рептилий (отряд Squamata): митохондриальные ДНК-маркеры // Мол. биол. Т. 47(1). С. 61.
- Картавец Ю.Ф. 2013. Генетическая дивергенция видов и других таксонов. Географическое видообразование и генетическая парадигма неodarвинизма в действии // Успехи соврем. биол. Т. 133(5). С. 419.
- Adamowicz S.J., Petrusek A., Colbourne J.K. et al. 2009. The scale of divergence: a phylogenetic appraisal of intercontinental allopatric speciation in a passively dispersed freshwater zooplankton genus // Mol. Phyl. Evol. V. 50. P. 423.
- Avise J.C. 2000. Phylogeography. The history and formation of species. Cambridge: Harvard Univ. Press.
- Avise J.C., Arnold J., Ball R.M. et al. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics // Annual. Rev. Ecol. Syst. V. 18. P. 489.
- Bandelt H., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. P. 37.
- Belyaeva M., Taylor D.J. 2009. Cryptic species within the *Chydorus sphaericus* species complex (Crustacea: Cladocera) revealed by molecular markers and sexual stage morphology // Mol. Phyl. Evol. V. 50. P. 534.
- Benzie J.A.H. 2005. The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 21. Leiden: Ghent & Backhuys Publ.
- Crease T.J., Omilian A.R., Costanzo K.S. et al. 2012. Transcontinental phylogeography of the *Daphnia pulex* species complex // PLoS ONE. V. 7. № e46620. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046620>
- Cornetti L., Fields P.D., Van Damme K. et al. 2019. A fossil-calibrated phylogenomic analysis of *Daphnia* and the Daphniidae // Mol. Phyl. Evol. V. 137. P. 250. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.05.018>
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. et al. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing // Nature Meth. V. 9. № 772.
- De Gelas K., De Meester L. 2005. Phylogeography of *Daphnia magna* in Europe // Mol. Ecol. V. 1. P. 753. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02434.x>
- De Meester L., Gómez A., Okamura B. et al. 2002. The Monopolization hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms // Acta Oecol. V. 23. P. 121.
- De Salle R., Freedman T., Prager E.M. et al. 1987. Tempo and mode of sequence evolution in mitochondrial DNA of Hawaiian *Drosophila* // J. Mol. Evol. V. 26. P. 157.
- Excoffier L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model // Mol. Ecol. V. 3. P. 853.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. V. 10. P. 564.
- Figuerola J., Green A.J. 2002. Dispersal of aquatic organisms by water birds: a review of past research and priorities for future studies // Freshwater Biol. V. 47. P. 483. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00829.x>
- Figuerola J., Green A.J., Michot T.C. 2005. Invertebrate eggs can fly: evidence of Waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates // Amer. Nat. V. 165. P. 274. <https://doi.org/10.1086/427092>
- Frey D.G. 1987. The non-cosmopolitanism of chydorid Cladocera: implications for biogeography and evolution // Crustacean Iss. V. 4. P. 237.
- Fu Y.X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. V. 147. P. 915.
- Garrigan D., Lewontin R., Wakeley J. 2010. Measuring the sensitivity of single-locus "neutrality tests" using a direct perturbation approach // Mol. Biol. Evol. V. 27. P. 73. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp209>
- Grant W.A.S., Bowen B.W. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation // J. Heredity. V. 89. P. 415. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.415>
- Grant W.S. 2015. Problems and cautions with sequence mismatch analysis and Bayesian Skyline Plots to infer historical demography // J. Heredity. V. 106. P. 333.
- Grosswald M.G., Kotlyakov V.M. 1989. Great preglacial drainage system Northern Asia and its importance for interregional correlations // Quaternary period. Paleogeography and lithology. Kishinev: Shtiintsa. P. 5.
- Guindon S., Gascuel O. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood // System. Biol. V. 52. P. 696.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. Ser. V. 41. P. 95.
- Hamrová, E., Mergeay J., Petrusek A. 2011. Strong differences in the clonal variation of two *Daphnia* species from mountain lakes affected by overwintering strategy // BMC Evol. Biol. V. 11. № 231. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-231>
- Harpending H. 1994. Signature of ancient population growth in a low resolution mitochondrial DNA mismatch distribution // Hum. Biol. V. 66. P. 591.
- Havel J.E., Shurin J.B. 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton // Limnol. Oceanogr. V. 49. P. 1229. https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4_part_2.1229
- Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L. et al. 2003. Biological identifications through DNA barcodes // Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. V. 270. P. 313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>
- Hebert P.D.N., Wilson C.C. 1994. Provincialism in plankton: endemism and allopatric speciation in Australian *Daphnia* // Evolution. V. 48. P. 1333. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb05317.x>
- Hewitt G.M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // Nature. V. 405. P. 907.

- Ho S.Y.W., Phillips M.J., Cooper A. et al. 2005. Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times // *Mol. Biol. Evol.* V. 22. P. 1561.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msi145>
- Holsinger K.E. 2015. Lecture notes in population genetics. Department of Ecology and Evolutionary Biology. U-3043. University of Connecticut Storrs.
<https://doi.org/10.6084/M9.FIGSHARE.100687>
- Huang X., Shi X., Kotov A.A. et al. 2014. Confirmation through genetic analysis of the existence of many local phylocades of the genus *Simocephalus* (Crustacea, Cladocera) in China // *PLoS ONE*. V. 9. № e112808.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112808>
- Ishida S., Taylor D.J. 2007. Quaternary diversification in a sexual Holarctic zooplankter, *Daphnia galeata* // *Mol. Ecol.* V. 16. P. 569.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03160.x>
- Jeffery N.W., Elias-Gutierrez M., Adamowicz S.J. 2011. Species diversity and phylogeographical affinities of the Branchiopoda (Crustacea) of Churchill, Manitoba, Canada // *PLoS ONE*. V. 11. № e18364.
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization // *Brief. Bioinform.* V. 20(4). P. 1160.
<https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- Karabanov D.P., Bekker E.I., Shiel R.J. et al. 2018. Invasion of a Holarctic planktonic cladoceran *Daphnia galeata* Sars (Crustacea: Cladocera) in the Lower Lakes of South Australia // *Zootaxa*. V. 4402. P. 136.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4402.1.6>
- Knowles L.L., Maddison W.P. 2002. Statistical phylogeography // *Mol. Ecol.* V. 11(12). P. 2623.
- Kotov A.A., Taylor D.J. 2019. Contrasting endemism in pond-dwelling cyclic parthenogens: the *Daphnia curvirostris* species group (Crustacea: Cladocera) // *Sci. Rep.* V. 9. № 6812.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-43281-9>
- Kotov A.A., Garibian P.G., Bekker E.I. et al. 2021. A new species group from the *Daphnia curvirostris* species complex (Cladocera: Anomopoda) from the eastern Palearctic: taxonomy, phylogeny and phylogeography // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 191. P. 772.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // *Mol. Biol. Evol.* V. 33. P. 1870.
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // *Methods Ecol. Evol.* V. 6. P. 1110.
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. V. 25. P. 1451.
- Louette G., De Meester L. 2005. High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities // *Ecology*. V. 86. P. 353.
- Lynch M. 2010. Evolution of the mutation rate // *Trends Genet.* V. 26. P. 345.
<https://doi.org/10.1016/j.tig.2010.05.003>
- Ma X., Petrusek A., Wolinska J. et al. 2014. Diversity of the *Daphnia longispina* species complex in Chinese lakes: a DNA taxonomy approach // *J. Plank. Res.* V. 37. P. 56.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbu091>
- Minh B.Q., Nguyen M.A.T., von Haeseler A. 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // *Mol. Biol. Evol.* V. 30. P. 1188.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>
- Nei M., Kumar S. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 333.
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A. et al. 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* V. 32. P. 268.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Penton E.H., Crease T.J. 2004. Evolution of the transposable element Pokey in the ribosomal DNA of species in the subgenus *Daphnia* (Crustacea: Cladocera) // *Mol. Biol. Evol.* V. 21. P. 1727.
- Petrusek A., Thielsch A., Schwenk K. 2012. Mitochondrial sequence variation suggests extensive cryptic diversity within the Western Palearctic *Daphnia longispina* complex // *Limnol., Oceanogr.* V. 57. P. 1838.
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D. et al. 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // *Syst. Biol.* V. 67. P. 901.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ray N., Currat M., Excoffier L. 2003. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations // *Mol. Biol. Evol.* V. 20. P. 76.
- Rogers A.R., Harpending H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // *Mol. Biol. Evol.* V. 9. P. 552.
- Rogers A.R., Fraley A.E., Bamshad M.J. et al. 1996. Mitochondrial mismatch analysis is insensitive to mutational process // *Mol. Biol. Evol.* V. 17. P. 895.
<https://doi.org/10.1093/molbev/13.7.895>
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. V. 19. P. 1572.
- Rosenberg N.A., Nordborg M. 2002. Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms // *Nat. Rev. Genet.* V. 3. P. 380.
<https://doi.org/10.1038/nrg795>
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* V. 4. P. 6.
- Schneider T., Weiss S. 2011. High rate of calculation errors in mismatch distribution analysis results in numerous false inferences of biological importance // *Heredity*. V. 107. P. 511.
<https://doi.org/10.1038/hdy.2011.48>
- Schneider S., Excoffier L. 1999. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA // *Genetics*. V. 152. P. 1079.
- Slatkin M., Hudson R. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations // *Genetics*. V. 129. P. 555.
- Tajima F. 1989. Statistical methods for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. V. 123. P. 585.

- Taylor D.J., Hebert P.D., Colbourne J.K. 1996. Phylogenetics and evolution of the *Daphnia longispina* group (Crustacea) based on 12S rDNA sequence and allozyme variation // Mol. Phyl. Evol. V. 5. P. 495.
- Taylor D.J., Finston T.L., Hebert P.D.N. 1998. Biogeography of a widespread freshwater crustacean: pseudocongruence and cryptic endemism in the North American *Daphnia laevis* complex // Evolution. V. 52. P. 1648.
- Templeton A.R. 1998. Nested clade analysis of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history // Mol. Ecol. V. 7. P. 381.
- Thiellsch A., Brede N., Petrusek A. et al. 2009. Contribution of cyclic parthenogenesis and colonization history to population structure in *Daphnia* // Mol. Ecol. V. 18. P. 1616.
- Trifinopoulos J., Nguyen L.T., von Haeseler A. et al. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis // Nucleic Acids Res. V. 44. P. 232.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>
- Van de Meutter F., Stoks R. et al. 2008. Size-selective dispersal of *Daphnia* resting eggs by backswimmers (*Notonecta maculata*) // Biol. Lett. V. 4. P. 494.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0323>
- Ventura M., Petrusek A., Miró A. et al. 2014. Local and regional founder effects in lake zooplankton persist after thousands of years despite high dispersal potential // Mol. Ecol. V. 23. P. 1014.
<https://doi.org/10.1111/mec.12656>
- Vysotskiy E.M. 2001. Geomorphology of the basin of Teletskoe Lake // Physical and geological environment of Lake Teletskoe. Tervuren: Musee Royal de l'Afrique Centrale Tervuren. P. 164.
- Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Katokhin A.V. 2013a. Molecular-genetic diagnosis and phylogeny of *Daphnia* species in water bodies of the Chany Lake basin // Rus. J. Genetics. V. 49. P. 206.
- Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Katokhin A.V. 2013b. Identification of the *Daphnia* species (Crustacea: Cladocera) in the lakes of the Ob and Yenisei River basins: morphological and molecular phylogenetic approaches // Hydrobiologia. V. 715. P. 135.
- Zuykova E.I., Simonov E.P., Bochkarev N.A. 2017. Comparative morphological and genetic analysis of populations and species of the genus *Daphnia* O.F. Müller, 1785 (Crustacea: Daphniidae) from Lake Glubokoe and Lake Chany // Biol. Bull. V. 44. P. 277.
<https://doi.org/10.1134/S106235901703013X>
- Zuykova E.I., Simonov E.P., Bochkarev N.A. et al. 2018a. Contrasting phylogeographic patterns in closely related species of *Daphnia longispina* group (Crustacea: Cladocera) with focus on north-eastern Eurasia // PLoS ONE. V. 13. № 11. № e0207347.
- Zuykova E.I., Simonov E.P., Bochkarev N.A. et al. 2018b. Resolution of the *Daphnia umbra* problem (Crustacea: Cladocera) using an integrated taxonomic approach // Zool. J. Linn. Soc. V. 184. P. 969.
- Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Talor D.J. et al. 2019. Unexpected endemism in the *Daphnia longispina* complex (Crustacea: Cladocera) in Southern Siberia // PLoS ONE. V. 14. № e0221527.
- Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Kotov A.A. 2021. Specific and genetic structure of the *Daphnia longispina* s. l. complex (Cladocera, Daphniidae) in water bodies of Southern Siberia // Biol. Bull. V. 48. P. 880.
- Zuykova E.I., Sleptzova L.P., Bochkarev N.A. et al. 2022. Mitochondrial lineage diversity and phylogeography of *Daphnia* (*Daphnia*) (Crustacea: Cladocera) in North-East Russia // Water. V. 14. № 1946.
<https://doi.org/10.3390/w14121946>

Comparative Phylogeography of Vicariant Species of the *Daphnia longispina* s.lat. Complex (Crustacea: Cladocera) in North Eurasia

E. I. Zuykova^{1,2}, L. P. Sleptzova¹, N. A. Bochkarev^{1,2}, E. S. Zakharov³,
N. N. Zakharova³, A. A. Kotov⁴

¹Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

²Saint Petersburg branch of the Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography", Saint Petersburg, Russia

³Federal State Autonomus Education Institute of Higher Education "M.K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russia

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

*e-mail: zuykova1064@yandex.ru

This study presents new data on population-genetic polymorphism, phylogeny and phylogeography of two vicariant species belonging to the *Daphnia longispina* s.lat. complex (Crustacea: Cladocera) in northern Eurasia, *D. longispina* s.str. and *D. dentifera*. Based on the variability of the fragments of non-coding 12S rRNA and the protein coding ND2 genes of mitochondrial DNA, the demographic processes that took place in populations of this vast region have been reconstructed. The previously suggested hypothesis about the different demographic history of the "Siberian" and "European" *D. longispina* s.str. clades has not been confirmed, since we first revealed a deep mitochondrial divergence within the "Siberian" clade. Moreover, a new divergent lineage of *D. longispina* s.str. in Siberia has been identified. Nevertheless, the phylogeographic patterns of *D. longispina* s.str. and *D. dentifera* in northern Eurasia confirm the earlier conclusion that repeated, combined effects on their populations of dispersion and vicariate events occurred in different phases of the Pleistocene.

Keywords: Branchiopoda, mitochondrial phylogeny, zoogeography, Russian Federation

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 616.995.132

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ ТКАНЕВОЙ НЕМАТОДЫ *Philometroides strelkovi* (Chromadorea: Dracunculoidea) ИЗ ТРЕХ ВИДОВ КАРПОВЫХ РЫБ НА СЕВЕРЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

© 2024 г. К. С. Вайнутис^{a, b, *}, А. Н. Воронова^c, М. Е. Андреев^{c, d}, Н. Е. Зюмченко^d

^aНациональный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, Россия

^bДальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток, Россия

^cТихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии”, Владивосток, Россия

^dДальневосточный Федеральный университет, Владивосток, Россия

*e-mail: vainutisk@gmail.com

Поступила в редакцию 29.08.2023 г.

После доработки 25.02.2024 г.

Принята к публикации 01.03.2024 г.

Представлено переописание паразитической нематоды *Philometroides strelkovi* (Chromadorea: Dracunculoidea) на основе новых морфометрических данных. Отмечены новые хозяева из сем. Карповые (*Rhodeus sericeus*, *Hemiculter leucisculus*, *Hemibarbus labeo*) и местонахождение — Лучегорское водохранилище в бассейне р. Амур (Пожарский р-н Приморского края на юге Дальнего Востока России). Впервые для *Philometroides strelkovi* получены последовательности маркерного гена 18S рРНК. На их основании проведена филогенетическая реконструкция, показана отдельная от сестринского вида *P. moravec* кластеризация *P. strelkovi*, подтвержденная высокой статистической поддержкой в узлах ветвления и размером генетических дистанций 0.11–0.56% между *P. strelkovi* и другими представителями рода, наряду с межродовой дивергенцией в >4%. В свете новых молекулярных данных поднимается вопрос об искусственности родов *Philometroides* и *Philometra*.

Ключевые слова: Philometridae, филометроидоз, карповые, морфология, филогения

DOI: 10.31857/S0320965224050024, **EDN:** XSMXPO

ВВЕДЕНИЕ

Philometroides Yamaguti, 1935 (сем. Philometridae Baylis & Daubney, 1926, отряд Spirurida Chitwood, 1933) — род нематод, половозрелые особи которых паразитируют в тканях и брюшной полости пресноводных и морских рыб на всех пяти континентах. Промежуточными хозяевами филометрид служат копеподы и остракоды (Moravec, 2023). Морфологически филометриды трудно дифференцируемы, а генетические данные доступны для ограниченного числа видов, поэтому по сравнению с другими группами типа Nematoda их систематика остается одной из самых запутанных (Moravec, Buron, 2013; Barton et al., 2022; Ailán-Choke et al., 2023). Более того, исследования этих нематод разрознены по географии, таксонам—хозяевам и отдельным местонахождениям. В роде зарегистрировано 36 валидных видов, из них 13 видов были отмечены в четырех странах Дальнего Востока: *P. anguillae* (Ishii, 1916) Rasheed, 1963

(рыбные фермы в Токио и Тохаси, Япония) (Ishii, 1931), *P. atropi* (Parukhin, 1966) Moravec & Ergens, 1970 (залив Бакбо, Вьетнам) (Парухин, 1966), *P. branchiostegi* Moravec, Nagasawa & Nohara, 2012 (юг Японского моря) (Moravec et al., 2012), *P. cuprini* (Ishii, 1931) Nakajima, 1970 (оз. Ханка, Приморский край) (Белоус, 1965), *P. dogieli* Vismanis & Jukhimenko, 1974 (оз. Болонь, Хабаровский край) (Висманис, Юхименко, 1974), *P. fulvidraconi* Yu, Wu & Wang, 1983 (р. Зея, бассейн р. Амур) (Финогенова, 1971), *P. masu* (Fujita, 1940) Rasheed, 1963 (Хоккайдо, Япония) (Moravec, Nagasawa, 1989), *P. moravec* Vismanis & Yunchis, 1994 (бассейн р. Амур, Приморский край) (Vismanis, Yunchis, 1994; Соколов, Фролов, 2012), *P. pseudaspis* Moravec & Ergens, 1970 (бассейн р. Амур), *P. pseudorasbori* Wang, Yu & Wu, 1995 (район Линьгуй, Китай) (Wang et al., 1995), *P. sanguineus* (Rudolphi, 1819) Rasheed, 1963 (палеарктический регион Евразии) (Moravec, 2006), *P. seriola* (Ishii, 1931) Yamaguti, 1935 (Япония) (Moravec et al., 1998) и *P. strelkovi* Vismanis &

Yunchis, 1994 (оз. Ханка, реки Амур и Мельгуновка) (Vismanis, Yunchis, 1994). Из них виды *P. dogieli*, *P. moravecii*, *P. strelkovi* распространены в реках Амурского бассейна. Кроме того, *P. moravecii* отмечен в бассейне р. Раздольная Приморского края (Ермоленко, 1992, 2004). Половозрелых самцов филометроидесов сложно обнаружить, их локализация весьма вариативна в зависимости от вида (глаза, мускулатура, брюшная полость, плавательный пузырь, плавники), совпадает с таковой самок или вовсе неизвестна. Различную локализацию самок (в мышечной ткани, чешуйных кармашках, межлучевых пространствах плавников или в полости тела рыб) часто используют как видоспецифичный признак (Moravec, 2023). Полный жизненный цикл *P. strelkovi* неизвестен, в качестве типовых окончательных хозяев выступают ханкайские пескари *Squalidus chankaensis* Dybowski, 1872 (Vismanis, Yunchis, 1994; Moravec, 2023).

Цель работы — получить морфометрические и генетические данные и привести наиболее подробное морфологическое описание *Philometroides strelkovi*, собранного у карповых рыб Лучегорского водохранилища на севере Приморского края.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего получено 104 экз. взрослых нематод (самок) из тканей головы рыб — ноздрей, эпителия ротовой полости, жаберных крышек, мышц нижней челюсти. Количество нематод в каждой рыбе-хозяине было следующим: горчак обыкновенный *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776) — 71 экз.; востробрюшка корейская *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky, 1855) — 29; конь-губарь *Hemibarbus labeo* (Pallas, 1776) — 4. Для морфологического и молекулярно-генетического анализов пробы фиксировали в 70%-ном (10 экз.) и 96%-ном этаноле (3) соответственно. Зоологические препараты изготавливали по общепринятой методике заключения нематод в глицерин желатин с предварительным просветлением в молочной кислоте (Роскин, Левинсон, 1957), анализировали под световым микроскопом с использованием программного обеспечения CellSens Standard 1.6 software (Olympus, Япония).

Для уточнения эволюционных отношений внутри сем. Philometridae использовали выборку, состоящую из самостоятельно полученных нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК и данных GenBank. Полные нуклеотидные последовательности гена 18S рРНК исследуемых нематод (1859 пн) были амплифицированы с двумя парами праймеров G18s4F+647R и 652F+136R по протоколу (Callejón et al., 2013). Фрагмент гена *cox1* мтДНК амплифицировали с использованием универсальных праймеров LCO1490 и HCO2198 (Folmer et al., 1994). Затем все последовательности расшифровывали методом Сэнгера на автоматическом лазерном секвенаторе ABI 3500 Ge-

netic Analyzer (Thermo Scientific, USA) (на базе Центра коллективного пользования Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН) с использованием BigDye Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems) (по инструкции производителя) и ряда внутренних праймеров (645R, 648F, 649R, 650F) как описано в работе (Callejón et al., 2013). Последовательности были собраны с использованием Finch TV и MEGA X (Kumar et al., 2018) и депонированы в GenBank под номерами: OR042769—OR042771. Филогенетические реконструкции проводили с использованием непараметрического подхода по Байесу (BI) с запуском в 500 000 генераций. Первые 25% деревьев исключались из анализа (burn-in). Генетические *p*-расстояния (дистанции, *d*) рассчитывали в программе MEGA 7.0 (Kumar et al., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфологическое описание *Philometroides strelkovi* Vismanis et Yunchis, 1994 (рис. 1, табл. 1).

Типовой хозяин. Ханкайский пескарь *Squalidus chankaensis* Dybowski, 1872

Новые хозяева. Горчак обыкновенный *Rhodeus sericeus*, востробрюшка корейская *Hemiculter leucisculus*; конь-губарь *Hemibarbus labeo*.

Типовое местонахождение. Озеро Ханка, реки Мельгуновка и Амур, Дальний Восток России.

Новое местонахождение. Лучегорское водохранилище (46°27'43.7"с.ш., 134°18'01.8"в.д.), близ пгт. Лучегорск, Пожарский р-н, север Приморского края, Россия.

Локализация. Под кожным покровом головы, ноздрей, ротовой полости, на жаберных крышках и в мышцах нижней челюсти.

Экстенсивность и средняя интенсивность инвазии. *Rhodeus sericeus* — 37.8%, 2.6 червей на одну зараженную рыбу; *Hemiculter leucisculus* — 46.4%, 2.2 червей на одну зараженную рыбу; *Hemibarbus labeo* — 12.5%, 4 червя на одну зараженную рыбу.

Регистрация в базе данных Zoobank. Номер LSID: urn:lsid:zoobank.org:act:090CBBC3-51B3-4879-8DF1-B20AC977A87D.

Молекулярно-генетические данные. Нуклеотидные последовательности *P. strelkovi* загружены в базу данных NCBI GenBank под следующими номерами доступа: полный ген 18S рРНК — OR042769—OR042771; фрагмент гена *cox1* мтДНК — OR936353—OR936358.

Описание. Зрелые самки (самцы не обнаружены). Тело красно-бурое, с плотной кутикулой. Головной конец закруглен. Сферические папиллы хаотично распределены по все поверхности тела,

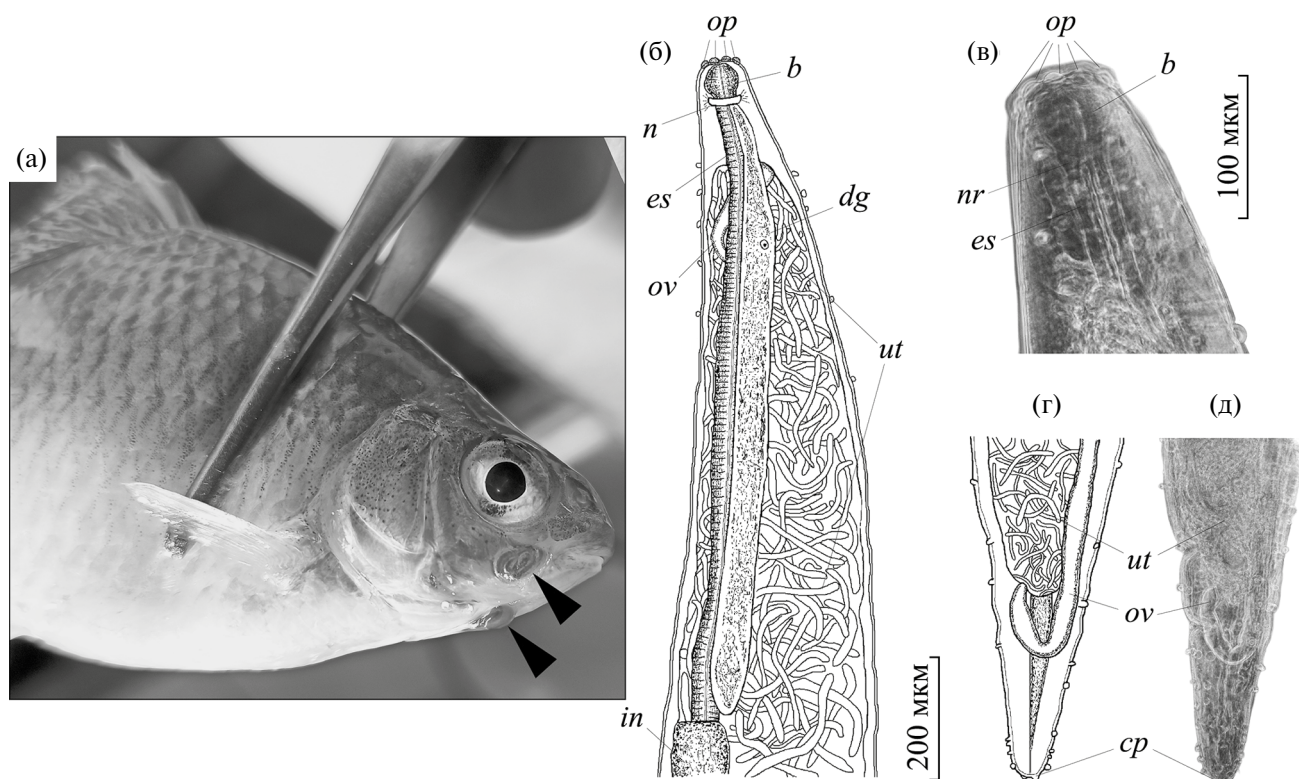


Рис. 1. Обыкновенный горчак, зараженный *P. strelkovi*, локализация нематоды отмечена черными стрелками (а), передняя часть тела самки (б), фотография переднего конца тела самки (в), задний конец тела самки (г); фотография заднего конца тела самки (д): *b* — бульбус, *cp* — клоакальные сосочки, *dg* — дорсальная железа, *es* — пищевод, *in* — кишечник, *n* — нервное кольцо, *op* — ротовые сосочки, *ov* — яичник, *ut* — матка.

0.013–0.019 мм в длину и 0.012–0.017 мм в ширину. Тело расширено, сужается к переднему и заднему концам. Длина тела 9.94–26.06 мм, максимальная ширина 0.42–0.79 мм. На переднем конце тела расположены четыре пары головных папилл, ротовое отверстие терминальное. Хвостовой конец закруглен, с двумя латеральными папиллярными выростами. Нервное кольцо на расстоянии 0.068–0.084 мм от переднего конца тела. Пищевод 1.07–1.31 мм в длину, его передний конец имеет расширение в форме луковицы (бульбус) 0.057–0.06 мм в длину и 0.052–0.064 мм в ширину. Просвет бульбуса трехлучевой. Три передние лопасти бульбуса не выступают за пределы ротового отверстия. Расстояние от переднего конца тела до начала бульбуса 0.008–0.014 мм. Пищеводная железа хорошо развита, веретенообразная, кпереди простирается до нервного кольца и кзади до пищеводно-кишечного перехода, содержит большое ядро, расположенное посередине или слегка смещено кпереди. Желудочек слабо развит. Кишечник прямой, слепо замкнут, заканчивается лигаментом, прикрепленным к стенке у конца тела на расстоянии 0.092–0.187 мм от заднего конца тела. У крупных особей анальное отверстие редуцировано. Два яичника тонкие, образуют петли, расположены у противоположных концов матки. Ширина переднего яичника 0.04–0.046 мм,

заднего — 0.043–0.045 мм. Вульва и влагалище атрофированы. Матка занимает большую часть полости тела, простирается от переднего края пищевода и оканчивается позади лигамента кишечника. У наиболее крупных особей матка обширно заполнена личинками, у мелких особей имеются и яйца, и личинки. Максимальная длина личинок 0.33 мм, максимальная ширина 0.012 мм.

Относится к тканевым паразитам карповых рыб из подсемейств Acheilognathinae, Gobioninae и Xenocypridinae.

Дифференциальный диагноз. По сравнению с другими видами, *P. strelkovi* по взаиморасположению органов наиболее близок к *P. moravecii* Vistanis et Yunchis (1994). При сравнении морфометрических показателей *P. strelkovi* и *P. moravecii* средние значения длины тела *P. strelkovi* из пгт. Лучегорск и экземпляров, собранных Висманисом и Юнхисом (1994), соответствуют минимальным значениям длины тела *P. moravecii*. Размер папилл, бульбуса пищевода и расстояние от переднего конца тела до нервного кольца меньше у *P. strelkovi*. Длина и ширина тела личинок *P. strelkovi* меньше минимальных значений таковых у личинок *P. moravecii*.

Несмотря на широкий круг окончательных хозяев и распространение от Юго-Восточного Ки-

Таблица 1. Морфометрические данные для шести наиболее близких по морфологическому критерию дальневосточных видов рода *Philometroides*

Признак	<i>P. moravecii</i> (по: Соколов, 2013)	<i>P. fulvidraconi</i> (по: Yu et al., 1993)	<i>P. pseudaspis</i> (по: Moravec, Eogens, 1970)	<i>P. ganzhouensis</i> (= <i>P. pseudaspis</i>) (по: Yu, 1998)	<i>P. dogieli</i> (по: Висманис, Юхименко, 1974)	<i>P. strelkovi</i>	
						(по: Vismānis, Yunchis, 1994)	данные авторов
Длина, мм	16.6–68.5	33.50–62.50	54.54–66.91	54–91	10–35	15–22	9.94–26.06
Ширина, мкм	650–880	840–1500	980–1336	861–1230	960 (максимум)	800	420–788
Количество папилл на головном конце	8	8	8	8	6	8	8
Размер папилл, мкм	32–36 × 26–28	–	–	–	–	–	13–19 × 11–17
Длина пищевода, мм	1.23–1.70	1.29–1.93	1.795–1.999	1.917–2.57	1.125–1.344	0.9–1.2	1.07–1.31
“Луковица” пищевода (бульбус), мкм	55–90 × 100–156	70–140 × 70–150	136	59–115	–	–	57–60 × 52–64
Расстояние от переднего края тела до нервного кольца, мкм	150–220	–	285–299	270–486	158–184	150–190	69–85
Личинки							
Длина × ширина, мкм	400–490 × 14	–	367–380 × 15–18	–	314–415	400 × 14	182–328 × 10–12
Окончательный хозяин	<i>Percottus glenii</i>	<i>Tachysurus fulvidraco</i> , <i>T. dumerili</i> , <i>Pseudobagrus longirostris</i>	<i>Pseudaspis leptocephalus</i> , <i>Leuciscus waleckii</i> , <i>Hemibarbus labeo</i>	<i>Hyporhamphichthys nobilis</i> , <i>Megalobrama terminalis</i> , <i>Sinibrama wui</i> , <i>Hemibarbus maculatus</i> , <i>Pseudobagrus crassilabris</i>	<i>Elopichthys bambusa</i>	<i>Squalidus chankaensis</i>	<i>Rhodeus sericeus</i> , <i>Hemiculter leucisculus</i> , <i>Hemibarbus labeo</i>
Локализация	В кожных покровах головы	Жаберная крышка, глазница (взрослые самки); наружная стенка плавательного пузыря и брюшная полость (самцы и личинки)	Брюшная полость, почки, желчные протоки	Брюшная полость, почки	Грудные, брюшные, анальный и спинной плавники	В кожных покровах головы	В кожных покровах головы

тая до Восточной Монголии, *P. pseudaspis* Moravec & Ergens, 1970 не характеризуется высокой морфологической изменчивостью и сохраняет все диагностические признаки (Moravec, Ergens, 1970; Yu, 1998; Luo et al., 2004). При сравнении морфометрии *P. strelkovi* и *P. pseudaspis*, длина и ширина тела, бульбус пищевода, длина пищевода и расстояние от переднего конца тела до нервного кольца меньше у *P. strelkovi*. Длина и ширина тела личинок *P. strelkovi* соответствует диапазону минимальных значений для личинок *P. pseudaspis*. Тело *P. pseudaspis* целиком покрыто многочисленными неравномерными светлыми наростами, формирующими поперечные линии, в отличие от округлых папилл *P. strelkovi*. Кроме того, *P. pseudaspis* локализуется в брюшной полости и почках рыб-хозяев.

При сравнении морфометрии *P. strelkovi* и *P. fulvidraconi* Yu, Wu & Wang, 1983 длина и ширина тела и бульбус пищевода меньше у *P. strelkovi*. В частности, длина пищевода *P. strelkovi* соответствует минимальным значениям такового у *P. fulvidraconi*. Виды различаются локализацией в организме хозяина: *P. fulvidraconi* — в глазницах, *P. strelkovi* — в кожных покровах различных участков головы.

Другой вид, обнаруженный в бассейне р. Амра, *P. dogieli* Vismanis & Jukhimenko, 1974, не имеет значительных морфометрических отличий от *P. strelkovi*. Значения длины тела, пищевода, нервного кольца и длины личинок перекрываются у обоих видов, исключение — ширина тела, которая больше у *P. dogieli*. Количество головных папилл *P. dogieli* меньше (6), чем у всех сравниваемых выше видов, включая *P. strelkovi* (8). В отличие от *P. strelkovi*, *P. dogieli* паразитирует на плавниках рыб.

Филогения. На филогенетическом древе, реконструированном на основании нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК 48 видов из 11 родов сем. Philometridae (рис. 2), продемонстрировано разделение на две основных клады. Первая клада включает три вида из родов *Alinema*, *Rumai* и *Nilonema*. Вторая клада делится на две подклады: первая представлена 17 видами рода *Philometra* Costa, 1845 и двумя видами *Philometroides* Yamaguti, 1935. На второй подкладе сформировалась политомия из четырех ветвей, одна из которых включает *Digitipilometroides marinus* (Moravec & de Buron, 2009) Moravec & Barton, 2018. Остальные три ветви образованы 25 видами из 7 родов, перемежающихся с видами из рода *Philometra* (14 видов). *Philometroides seriola* (Ishii, 1931) Yamaguti, 1935 (типовой вид) и виды рода *Philometra* (*P. lati* и *P. gymnosardae* Moravec, Lorber & Konečný, 2007) вместе находятся на ветви, разрешение которой статистически не поддерживается (всего лишь 0.53 апостериорной вероятности).

Терминальная ветвь древа сформирована смешанной группой *Philometroides sensu lato*, вклю-

чающей роды *Philometroides* (*P. strelkovi*, *P. ganzhounensis* Yu, 1998, *P. moravec*, *P. branchiostegi*, *P. grandipapillatus*), *Philometra* (*P. diplectri*, *P. aequispiculata*) и *Margolisianum bulbosum* Blaylock & Overstreet, 1999 с высокой статистической поддержкой (1.0 апостериорной вероятности). Ожидаемо, *P. moravec* занял сестринское положение по отношению к политомичной группе *P. strelkovi* + *P. ganzhounensis*. *Philometroides ganzhounensis* Yu, 1998 не разрешился по отношению к *P. strelkovi*, так как у обоих видов фрагмент гена 18S, выбранный для филогенетических реконструкций, идентичен. Значения генетических дистанций, рассчитанные на основе полного гена 18S, между *P. strelkovi* и тремя видами *Philometroides* следующие: *P. ganzhounensis* Yu, 1998 — 0.11%; *P. moravec* — 0.4%; *P. fulvidraconi* — 0.56%. Среднее значение генетических дистанций между самыми крупными по количеству видов родами внутри семейства, а именно *Philometra* и *Philometroides*, составило значимые 4%. Междовые генетические дистанции на основе гена *cox1* мтДНК варьировали от 16.99 до 28.69%. Значения дистанций между *P. strelkovi* и видами родов *Philometra*, *Philometroides* и *Clavinema* находились в диапазоне от 20.12 до 24.62%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

За последние несколько лет опубликованы работы, расширяющие представления о разнообразии представителей сем. Philometridae. Их значительная часть, связанная с генетической характеристикой, филогенетическими реконструкциями и систематикой, проведена европейскими коллегами для филOMETРИД из карповых Австралии, Южной и Северной Америки, Европы (Negreiros et al., 2019; Moravec et al., 2021; Barton et al., 2022; Montes et al., 2022). Для Дальневосточного региона известно несколько работ из России, Кореи и Китая (Yu, 1998; Wu et al., 2005; Seo et al., 2015; Wang et al., 2015; Sokolov et al., 2020) с описанием новых видов или генетической характеристикой уже известных. В частности, одна из них посвящена описанию нового вида *Philometroides ganzhounensis*, для которого позже были получены генетические данные (Wu et al., 2005). Недавно *P. ganzhounensis* и еще один вид из Китая *P. buirurensis* Luo, Chen, Fang, Wang, 2004 из-за идентичной морфологии были сведены в синонимы с *P. pseudaspis* Moravec et Ergens, 1970 (Moravec, 2023). *Philometroides pseudaspis* на древе, опубликованном китайскими коллегами (Wu et al., 2005), не был представлен.

Морфологически черви из карповых рыб, выловленных в Лучегорском водохранилище, относятся к виду *Philometroides strelkovi*, извлеченного Висманисом и Юнхисом (1994) из пескаря *Squalidus chankaensis*. Взаиморасположение органов у самок, локализация в тканях головы хозяина и распространение в бассейне р. Амра не

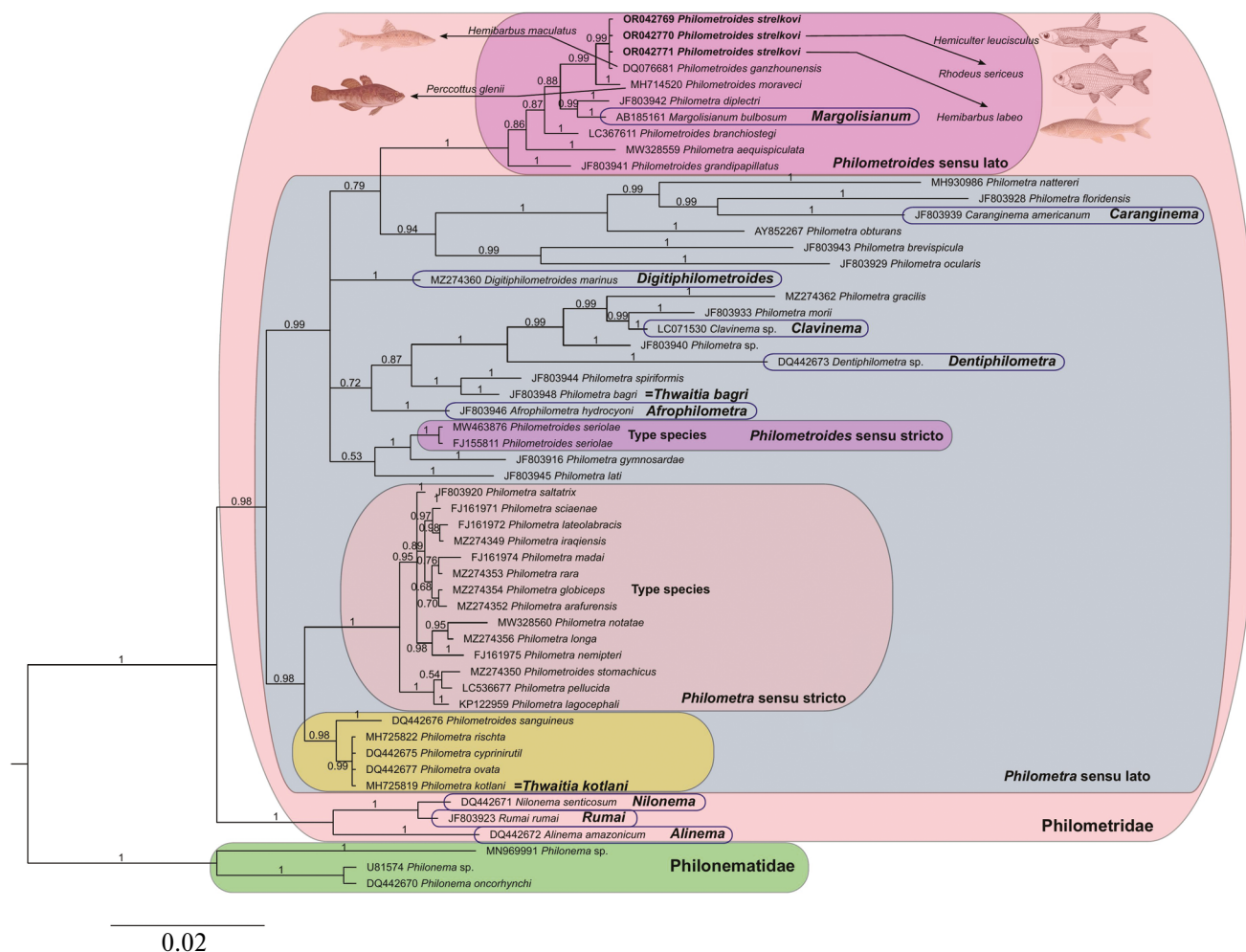


Рис. 2. Филогенетическое древо для представителей сем. Philometridae на основе последовательностей 18S рДНК длиной 1820 пн. Поддержка в узлах — апостериорные вероятности BI. Представлены виды рыб, описанные как новые хозяева для *P. strelkovi* и типовые хозяева *P. pseudaspis* (syn. *P. ganzhounensis*) и *P. moravec*. Ключевые группы выделены цветом.

полностью, если далее идут различия совпадали с описанными ранее (Vismanis, Yunchis, 1994). В общем, морфометрия исследованных червей соответствует таковой *P. strelkovi*, но наблюдались и отличия по следующим признакам: ширине тела, расстоянию от переднего конца тела до нервного кольца и размеру личинок, который был меньше у червей из Лучегорского водохранилища. Такая фенотипическая изменчивость популяций *P. strelkovi* может быть связана с эволюцией хозяин-специфичности филOMETРИД, паразитирующих у карповых, однако, столь существенных различий между червями из разных рыб-хозяев Лучегорского водохранилища не наблюдали. По-видимому, ведущую роль в появлении изменчивости *P. strelkovi* могла сыграть совокупность средовых факторов локального местообитания.

Значения генетических дистанций по маркеру 18S невелики, но, тем не менее, подтверждают независимость *P. strelkovi*, с учетом того, что для нематод показатели *d* от 0.06% между вида-

ми можно считать значимыми для установления их валидности (Pyziel et al., 2018; Vainutis et al., 2023). В опубликованных источниках диапазоны по дистанциям, рассчитанным с использованием гена *cox1*, для нематод не установлены. Однако, исходя из известных значений для гена *cox2* родов Anisakidae (9.06–17.21%) (Bao et al., 2023), параллелизма и соизмеримой скорости эволюции этих генов, можно предположить, что рассчитанные нами дистанции между *P. strelkovi* и видами *P. sanguineus*, *Clavinema parasiluri* и *Philometra* spp. (20.12–24.62%) соответствуют межродовым.

На основании полученных результатов (рис. 2) встает вопрос об истинном видовом составе родов *Philometroides* и *Philometra*. Из 30-ти видов *Philometra* положение 17 видов в его таксономической системе сомнительно в связи с неструктурированным распределением на филогенетическом древе. Другие 13 видов *Philometra* и *Philometroides stomachicus* сформировали самостоятельную группу. Девять видов из этой

группы паразитируют в гонадах рыб — *Philometra saltatrix*, *P. sciaenae*, *P. lateolabracis*, *P. iraqiensis*, *P. madai*, *P. rara*, *P. globiceps*, *P. arafurensis* и *P. nemipteri*. Подобная кластеризация видов *Philometra*, паразитирующих в гонадах, впервые была отмечена в работе (Cernotikova et al., 2011) (на основе гена 18S рРНК). По данным (Barton et al., 2022), эти виды также входят в состав наиболее крупной клады на филогенетическом древе из 14 видов *Philometra* и *Philometroides stomachicus*, где *Philometra globiceps* — типовой, соответственно, именно данная группа видов может представлять истинный род *Philometra sensu stricto*.

Согласно последней таксономической ревизии (Moravec, 2023), виды *Philometra rischta*, *P. cyprinirutili*, *P. ovata* и *P. kotlani* — подтвержденные представители рода *Philometra*. Следует учитывать, что на представленной нами филогенетической реконструкции *P. sanguineus* с видами *P. rischta*, *P. cyprinirutili*, *P. ovata* и *P. kotlani* имеют единый предковый узел и формируют группу, родственную группе *Philometra sensu stricto*. Несмотря на различия по локализации самцов и самок между пятью видами (*P. sanguineus*, *P. rischta*, *P. cyprinirutili*, *P. ovata* и *P. kotlani*), у них общее паразитирование неоплодотворенных самок под серозной оболочкой задней части плавательного пузыря. Более того, локализация и хозяева *P. rischta* соответствуют таковым для многих видов из рода *Philometroides* — подкожные ткани, жаберная крышка карповых рыб, а также этот паразит может быть обнаружен в хвостовом плавнике, как и *P. sanguineus*. На филогенетическом древе Бартона и соавт. (Barton et al., 2022), реконструированном на основе гена 18S рРНК, виды *P. sanguineus*, *P. rischta*, *P. cyprinirutili*, *P. ovata* и *P. kotlani* также кластеризуются вместе, из них *P. kotlani* и *P. rischta* ранее рассматривали в роде *Thwaitia* (Molnár, 1969; Wierzbicka, 1977; Boni et al., 1989). Кроме *P. kotlani*, генетические данные предоставлены для *Thwaitia bagri* (= *Philometra bagri*) (Cernotíková et al., 2011), которая расположилась на отдельной от *Philometra sensu stricto* подкладе. Не исключено, что при добавлении в анализ генетических данных для других представителей *Thwaitia* (типовой вид *T. balistii*, *T. macroandri*, *T. macronesi*), ныне перенесенных в род *Philometra*, встанет необходимость восстановления этого рода.

Аналогично должен быть пересмотрен статус рода *Margolisianum*, который занял положение внутри группы *Philometroides sensu lato*. Авторы (Moravec, Van As, 2001) синонимизировали *Margolisianum* с родом *Philometroides*, основываясь на морфологическом критерии, однако позже (Moravec, de Buron, 2006) перевели этот род в статус *genus inquirendum*. Вероятно, группа *Philometroides sensu lato* представляет отдельный род в системе сем. *Philometridae* при условии, что типовой вид *Philometroides seriolae* имеет обособленное

положение (*Philometroides sensu stricto*) по отношению к вышеуказанной группе. Учитывая этот факт, наиболее верным было бы перенести виды терминальной ветви в род *Margolisianum*. На данный момент мы оставляем данную группу с названием *Philometroides sensu lato*, отталкиваясь от последней принятой системы (Moravec, 2023). Дальнейшие таксономические перестановки в сем. *Philometridae* должны быть проведены с обязательным использованием интегративного подхода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основываясь на морфологической идентичности и локализации в тканях хозяина, обнаруженные в Лучегорском водохранилище у карповых рыб нематоды были отнесены к впервые описанному в работе (Vismanis, Yunchis, 1994) виду *Philometroides strelkovi* из ханкайских песчарей, выловленных в водоемах Амурского бассейна. Дополнено предыдущее описание этого вида новыми морфометрическими данными: размеры расширения пищевода (бульбуса) и сосочков на переднем и заднем концах тела, морфология отдельных структур пищевода. Отмечено паразитирование *Philometroides strelkovi* в ранее неизвестных окончательных хозяевах из сем. Карповые: корейская востробрюшка *Hemiculter leucisculus*, конь-губарь *Hemibarbus labeo* и обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus*. Получены генетические данные для *P. strelkovi*, подтверждающие его валидность. Полифилия, демонстрируемая на молекулярной филогении, свидетельствует об искусственности родов *Philometroides* и *Philometra* и указывает на необходимость переоценки их родового диагноза в будущем. Необходимо провести пересмотр морфологических признаков родов *Philometroides* и *Philometra* вкупе с использованием сравнительно-эволюционных методик, без которых будет сложно преодолеть противоречия и трудности, возникающие при изучении происхождения, путей развития и эволюции паразитических организмов и их хозяев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны профессору В.С. Ли (Кафедра паразитологии рыб, Центр изучения биологии рыб и биотехнологии рыболовства, Институт гидробиологии, Китайская академия наук) и профессору Ф. Моравцу (Лаборатория гельминтологии, Институт паразитологии, Биологический центр Чешской академии наук) за предоставление оригинальных описаний *P. ganzhounensis* и *P. strelkovi* соответственно.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Минобрнауки РФ (тема № 124021900011-9 “Биоразнообразие Мирового

океана: таксономия и эволюция, репродуктивная биология, биогеография и биоинвазии”). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоус Е.В. 1965. Нематоды пресноводных рыб Приморского края // Паразитические черви домашних и диких животных. Владивосток: ДВФ СО АН СССР. С. 48.
- Висманис К.О., Юхименко С.С. 1974. О морфологии *Philometroides dogieli* sp. n. (Nematoda, Philometridae) из плавников желтощека // Паразитология. Т. 8. № 1. С. 53.
- Ермоленко А.В. 1992. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток: ДВО РАН.
- Ермоленко А.В. 2004. Фауна паразитов головешки ротана *Perccottus glenii* (Eleotridae) Приморского края // Паразитология. Т. 38. С. 251.
- Парухин А.М. 1966. *Pseudophilometroides atropi* gen. et sp. n. — новая нематода семейства Dracunculidae Leiper, 1912 // Зоол. журн. Т. 45. С. 766.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука.
- Соколов С.Г. 2013. Переописание паразитической нематоды *Philometroides moravecii* (Dracunculoidea, Philometridae) // Зоол. журн. Т. 92. № 7. С. 866. <https://doi.org/10.7868/S004451341307012X>
- Соколов С.Г., Фролов Е.В. 2012. Разнообразие паразитов ротана (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала // Зоол. журн. Т. 91. № 1. С. 17.
- Финогенова С.П. 1971. Круглые черви рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 25. С. 140.
- Ailán-Choke L.G., Paschoal F., Couto J.V., Pereira F.B. 2023. On the evolutionary history of philometridae (nematoda: dracunculoidea): integrative taxonomy reveals evidence of character diversification and host-parasite cophylogenetic patterns // Diversity. V. 15(6). P. 763. <https://doi.org/10.3390/d15060763>
- Bao M., Giulietti L., Levens A., Karlsbakk E. 2023. Resurrection of genus *Phocanema* Myers, 1959, as a genus independent from *Pseudoterranova* Mozgovoi, 1953, for nematode species (Anisakidae) parasitic in pinnipeds and cetaceans, respectively // Parasitol. Int. V. 97. P. 102794. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2023.102794>
- Barton D.P., Moravec F., Zhu X., Shamsi S. 2022. Phylogenetic relationships of philometrid nematodes (Philometridae Baylis & Daubney, 1926) inferred from 18S rRNA, with molecular characterisation of recently described species // Parasitol. Res. V. 121(1). P. 127. <https://doi.org/10.1007/s00436-021-07373-8>
- Boni P., Zanardi G., Orecchia P. et al. 1989. Paraqssitosi da *Thwaitia rischta* in alborelle (*Alburnus alburnus*) del lago d'Idro // Selez. Veter. V. 30. P. 1477.
- Callejon R., Nadler S., Rojas M. et al. 2013. Molecular characterization and phylogeny of whipworm nematodes inferred from DNA sequences of *cox1* mtDNA and 18S rDNA // Parasitol. Res. V. 112(11). P. 3933. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3584-z>
- Cernotíková E., Horák A., Moravec F. 2011. Phylogenetic relationships of some spirurine nematodes (Nematoda: Chromadorea: Rhabditida: Spirurina) parasitic in fishes inferred from SSU rRNA gene sequences // Folia Parasitol. V. 58(2). P. 135.
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. and Biotechnol. V. 3. P. 294. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013102>
- Ishii S. 1931. Parasites of fishes of Japan. Tokyo: Iwanami Publ. Comp.
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // Mol. Biol. and Evol. V. 35(6). P. 1547. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Luo D., Chen X., Fang W., Wang G. 2004. *Philometroides buirurensis* n. sp. (Nematoda: Philometridae) from cyprinid fishes in the Buir Nur Lake on the border of China and Mongolia // J. Parasitol. V. 90(4). P. 813. <http://www.jstor.org/stable/3286331>
- Molnár K. 1969. Morphology and development of *Thwaitia kotlani* sp. n. (Philometridae, Nematoda) // Acta Vet. Acad. Sci. Hung. V. 19. P. 137.
- Montes M.M., Acosta Albarracin M., Barneche J. et al. 2022. Molecular phylogenetic relationship between *Philometroides tahieli* (Nematoda, Philometridae) and other philometrids from South America // Parasitol. Res. V. 121(11). P. 3091. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07652-y>
- Moravec F. 2006. Dracunculoid and anguillicoloid nematodes parasitic in vertebrates. Prague: Academia.
- Moravec F. 2023. Philometrid nematodes parasitic in fishes. Academia Praha.
- Moravec F., de Buron I. 2006. Two new species of philometrid nematodes (Nematoda: Philometridae) from the southern flounder *Paralichthys lethostigma* in the estuaries of South Carolina, USA // Folia Parasitol. V. 53(2). P. 139. <https://doi.org/10.14411/fp.2006.018>
- Moravec F., Ergens R. 1970. Nematodes from fishes and cyclostomes of Mongolia // Folia Parasitol. V. 17(3). P. 217.
- Moravec F., Nagasawa K. 1989. Three species of philometrid nematodes from fishes in Japan // Folia Parasitol. V. 36(2). P. 143.
- Moravec F., Nagasawa K., Ogawa K. 1998. Observations on five species of philometrid nematodes from marine fishes in Japan // Syst. Parasitol. V. 40. P. 67. <https://doi.org/10.1023/A:1005976012723>
- Moravec F., Nagasawa K., Nohara K. 2012. Two species of philometrid nematodes (Philometridae) from marine fishes off Japan, including *Philometroides branchiostegi* sp. n. from *Branchiostegus japonicus* (Malacanthidae) // Folia Parasitol. V. 59(1). P. 71. <https://doi.org/10.14411/fp.2012.011>
- Moravec F., de Buron I.A. 2013. Synthesis of our current knowledge of philometrid nematodes, a group of in-

- creasingly important fish parasites // *Folia Parasitol.* V. 60(2). P. 81.
<https://doi.org/10.14411/fp.2013.010>
- Moravec F., Bakenhaster M.D., Seyoum S., Tringali M.D. 2021. Morphological and genetic description of two new species of philometrid nematodes (Philometridae) parasitic in needlefishes (Belonidae) from estuaries of Florida, USA // *Folia Parasitol.* V. 68. P. 008.
<https://doi.org/10.14411/fp.2021.008>
- Moravec F., Van As J.G. 2001. *Philometroides africanus* sp. n. (Nematoda: Philometridae), a new tissue parasite of the African pike *Hepsetus odoe* (Pisces) in Botswana // *Folia Parasitol.* V. 48. Is. 2. P. 127.
<https://doi.org/10.14411/fp.2001.019>
- Negreiros L.P., Tavares-Dias M., Elisei C. et al. 2019. First description of the male of *Philometroides acreanensis* and phylogenetic assessment of Philometridae (Nematoda: Dracunculoidea) suggest instability of some taxa // *Parasitol. Int.* V. 69. P. 30.
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2018.10.010>
- Pyziel A.M., Dolka I., Werszko J. et al. 2018. Pathological lesions in the lungs of red deer *Cervus elaphus* (L.) induced by a newly-described *Dictyocaulus cervi* (Nematoda: Trichostrongyloidea) // *Vet. Parasitol.* V. 261. P. 22.
<https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.08.003>
- Seo H.-G., Seo J.S., Ryu M.K. et al. 2015. Molecular identification and development of a PCR assay for the detection of a philometrid nematode in Rockfish *Sebastes schlegelii* // *Korean J. Fish and Aquat. Sci.* V. 48(5). P. 731.
<https://doi.org/10.5657/KFAS.2015.0731>
- Sokolov S.G., Kalmykov A.P., Malysheva S.V. 2020. Phylogeny of dracunculoid nematodes (Chromadorea: Rhabditida: Spirurina: Dracunculoidea) from some Eurasian freshwater fishes // *Zootaxa.* V. 4858(4). zootaxa.4858.4.3.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4858.4.3>
- Vainutis K.S., Voronova A.N., Andreev M.E. et al. 2023. Morphological and molecular description of *Dictyocaulus xanthopygus* sp. nov. (Nematoda: Trichostrongyloidea) from the Manchurian wapiti *Cervus elaphus xanthopygus* // *Syst. Parasitol.*
<https://doi.org/10.1007/s11230-023-10105-4>
- Vismanis K., Yunchis O. 1994. Two new fish nematode species of the genus *Philometroides* (Nematoda, Philometridae), found in Lake Khanka and the River Amur, Russia // *Proc. Latv. Acad. Sci. Section B.* № 5/6 (562/563). P. 113.
- Wang D., Yu Y., Wu H. 1995. Studies on the philometroidosis of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) // *Trans. Res. Fish Dis.* V. 2. P. 121.
- Wang S.-X., Li L., Zhang L. -P. 2015. Redescription and genetic characterization of *Philometra lagocephali* Moravec et Justine 2008 (Nematoda: Philometridae) from *Lagocephalus lunaris* (Bloch and Schneider) (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) in the South China Sea // *Acta Parasitol.* V. 60(3). P. 395.
<https://doi.org/10.1515/ap-2015-0055>
- Wierzbicka J. 1977. An attempt to explain affinities between *Blicca bjoerkna* (L.), *Abramis brama* (L.), and *A. ballerus* (L.) on the grounds of their parasitic fauna // *Acta Ichthyologica et Piscatoria.* V. 7(1). P. 3.
<https://doi.org/10.3750/AIP1977.07.1.01>
- Wu S.-G., Wang G.-T., Li W.-X., Nie P. 2005. A preliminary study on phylogeny of nine species of philometrids in China // *Acta Hydrobiol. Sin.* V. 29(5). P. 571.
- Yu Y. 1998. *Philometroides ganzhounensis* n.sp. (Nematoda: Philometridae), with a note on the philometroidosis of fish // *Acta Hydrobiol. Sin.* V. 22. P. 77.
- Yu Y., Wu H.S., Wang G.T. 1993. Note on *Philometroides fulvidraconi* sp. nov. // *Transactions of Researches on Fish Diseases.* Department of Fish Diseases, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Ocean Press, Beijing. P. 112.

Morphological and Molecular Identification of Tissue Nematode *Philometroides Strelkovi* (Chromadorea: Dracunculoidea) from Three Cyprinid Species in the North of Primorsky Region

K. S. Vainutis^{a, b, *}, A. N. Voronova^c, M. E. Andreev^{c, d}, N. E. Zyumchenko^d

^aZhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
 Vladivostok 690041, 17 Palchevskogo Street, Russian Federation

^bThe Far Eastern State Technical Fisheries University (FESTFU), 52B Lugovaya Street, Vladivostok 690087, Russian Federation

^cPacific branch of the Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and
 oceanography", 4 Alley Shevchenko, Vladivostok 690091, Russian Federation

^dFar Eastern Federal University, 10 Ajax Bay, Russky Island, Vladivostok 690922, Russian Federation

*e-mail: vainutisk@gmail.com

The paper presents a redescription of the parasitic nematode *Philometroides strelkovi* (Chromadorea: Dracunculoidea) based on the new morphometric data. New hosts from the Cyprinidae family (*Rhodeus sericeus*, *Hemiculter leucisculus*, *Hemibarbus labeo*) and locality – the Luchegorsk reservoir belonging to the Amur River basin (Pozharsky district of Primorsky Krai in the south of the Russian Far East) have been described. For the first time, sequences of the 18S rRNA marker gene have been obtained for *P. strelkovi*. On the basis of genetic data, we performed phylogenetic reconstruction and showed the clustering of *P. strelkovi*, separate from the sister species *P. moraveci*, confirmed by high statistical support at branching nodes and the size of genetic distances — 0.11–0.56% between *P. strelkovi* and other representatives of the genus, along with intergeneric divergence of >4%. In the light of new molecular data, the question of the artificiality of the genera *Philometroides* and *Philometra* is raised.

Keywords: Philometridae, philometroidosis, Cyprinidae, morphology, phylogeny

УДК 556.531.4+282.252.1

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА АКТИВНОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ БУРЕЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РАЙОНЕ ОПОЛЗНЯ

© 2024 г. Л. М. Кондратьева^a, Д. В. Андреева^{a,*}, З. Н. Литвиненко^a, Е. М. Голубева^{b,c}

^aИнститут водных и экологических проблем Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Хабаровск, Россия

^bИнститут тектоники и геофизики им. Ю.А. Косыгина Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Хабаровск, Россия

^cТихоокеанский государственный университет, Хабаровск, Россия

*e-mail: freckles2008@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.08.2023 г.

После доработки 18.10.2023 г.

Принята к публикации 24.10.2023 г.

Представлены результаты экспериментальных исследований адаптационного потенциала микроорганизмов, входящих в состав бактериопланктона поверхностных и придонных слоев воды Бурейского водохранилища вокруг оползня, который сошел в зимний период 2018 г. В летний период 2022 г. в зоне влияния оползня исследованы структура и активность микробных комплексов, выделены >60 штаммов микроорганизмов разных физиологических групп. На примере четырех штаммов из разных местообитаний (выше и ниже тела оползня, поверхностные и придонные слои воды) после 30 сут замораживания при температуре -18°C показана их жизнеспособность и активность в утилизации легкодоступных азотсодержащих органических веществ. При экспериментальном циклическом замораживании/оттаивании применяли два варианта оттаивания: медленное оттаивание в холодильнике от -18°C до $+4^{\circ}\text{C}$; быстрое оттаивание при широком диапазоне температуры от -18°C до $+23^{\circ}\text{C}$ (при комнатной температуре). Независимо от местообитания все штаммы активно росли *in vitro* при использовании легкодоступного источника углерода пептона до и после замораживания. Максимальную активность на пептоне, проявлял штамм 40 НД (ниже тела оползня, придонная вода) при отсутствии смены субстрата. Утилизация пептона как источника аминокислот и пептидов могла сопровождаться активизацией защитной функции от холодового стресса. Выбранные штаммы микроорганизмов различались по своей способности трансформировать молекулы гумата натрия в зависимости от условий циклов заморозания/оттаивания. Согласно спектральным характеристикам, существенные изменения алифатической и ароматической составляющей молекулы гумата происходили при участии штаммов 45ВД и 40НД, выделенных из придонной воды. Эти штаммы оказались более активными при низкой температуре оттаивания, которая соответствовала температуре придонных слоев воды *in situ*, составляющей $4-6^{\circ}\text{C}$. Для штамма 13НП из поверхностной воды, отобранной ниже тела оползня, характерна активная трансформации ароматической составляющей гуминовых веществ при широком диапазоне температуры оттаивания (от -18 до $+23^{\circ}\text{C}$). Полученные результаты свидетельствуют, что в разных регионах могут проявляться свои механизмы формирования качества природных вод при таянии многолетней мерзлоты и поступлении специфических органических веществ.

Ключевые слова: Бурейское водохранилище, оползень, микроорганизмы, заморозание/оттаивание, деструкция органических веществ

DOI: 10.31857/S0320965224050035, EDN: XSMIWN

ВВЕДЕНИЕ

Исследования многолетней мерзлоты в условиях изменения климата показывают, что крупномасштабные эффекты на нашей планете могут быть связаны с биологической и химической активностью на микроскопическом уровне (Zona, 2016). В значительной степени это касается вы-

деления парниковых газов, включая метан, оксиды углерода и азота (Dutta et al., 2006; Kwon et al., 2019). Многолетняя мерзлота представлена низкотемпературными биотопами, которые успешно заселены адаптированными к холоду организмами трех доменов: Bacteria, Archaea и Eukarya (Struvay, Feller, 2012).

Микроорганизмы холодных местообитаний находятся в постоянном динамическом состоянии, взаимодействуют с физической и химиче-

Сокращения: ОВ — органические вещества; ОВ₂₅₄ и ОВ₂₇₅ — ОВ при λ 254 нм и λ 275 нм соответственно.

ской средой, участвуя в биогеохимических циклах (Rivkina et al., 2004; Jansson, Tas, 2014). Показано, что многолетнемерзлые почвы являются важным источником не только парниковых газов, но и других летучих органических веществ, поступающих в атмосферу. Согласно проведенной масс-спектрометрии при оттаивании мерзлых грунтов Гренландии обнаружено >300 различных органических соединений (Kramshøj et al., 2018), которые могут вовлекаться в микробиологические процессы.

Таяние многолетней мерзлоты в последние годы сопровождается опасными геологическими явлениями (оползнями, провалами, наводнениями и др.), которые представляют угрозу для инфраструктуры региона (Andres, Badoux, 2018; Patton et al., 2019) и считаются важной предпосылкой для изменения качества поверхностных и подземных вод.

В северных областях Сибири и Дальнего Востока России, а также в других регионах мира с широким диапазоном изменения температур все более актуальными становятся исследования поведения мерзлых грунтов на крутых склонах, которые выступают факторами риска при строительстве дорог и эксплуатации водохранилищ (Кусковский, 2011; Zheng et al., 2019). Одним таким опасным явлением можно считать Бурейский оползень, который произошел в декабре 2018 г. при довольно низкой температуре (-36°C), он сопровождался речным цунами, поступлением в воду водохранилища большого объема разрушенных пород, раздробленной древесины и поверхностного слоя почв (Зеркаль и др., 2019; Кулаков и др., 2019; Махинов и др., 2019).

Предполагают, что при дальнейшем потеплении климата запасы углерода в многолетней мерзлоте будут подвергаться микробному разложению, генерируя дальнейшее потепление (Schuur et al., 2021), пересыхание почв и значительное перераспределение водных ресурсов (Lawrence et al., 2015). Недавно установлено, что микробные сообщества способны преодолевать пределы эволюционных допусков при изменении климата и даже влиять на формирование микробно-опосредованной холодоустойчивости у растений (Asiña-Rodríguez et al., 2020; Allsup et al., 2023). Базовой основой служат взаимосвязанные процессы микробиологической трансформации ОВ и адаптации микроорганизмов к изменению температуры (Oh et al., 2020).

Цель наших исследований — оценить активность роста на разных субстратах отдельных штаммов микроорганизмов, выделенных из воды Бурейского водохранилища (выше и ниже тела оползня, в поверхностных и придонных слоях воды) после длительного замораживания при

-18°C и пяти циклов заморзания/оттаивания при разном диапазоне температур.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На Дальнем Востоке России участки многолетнемерзлых толщ приурочены к водоразделам и склонам северной экспозиции, включая долину бассейна р. Бурей. Водосбор Бурейского водохранилища расположен на территории с очень сложными мерзлотно-гидрогеологическими условиями (Кулаков и др., 2019). Мощность многолетнемерзлых пород достигает при сплошном распространении — 300–500 м, при слабо прерывистом — 100–300 м и при сильно прерывистом — 50–100 м (Мордовин и др., 2006). В южной части водосбора водохранилища в долинах некоторых притоков распространены массивно-островные и островные типы многолетнемерзлых пород, входящие до редко-островного типа с толщиной <50 м.

При строительстве плотины ГЭС и формировании Бурейского водохранилища многие специалисты прогнозировали активизацию экзогенных геологических процессов в виде оползней. Впервые на Дальнем Востоке России в зимний период (11 декабря 2018 г.) при температуре -36°C произошел крупный оползень объемом 24.5 млн м^3 , сопровождавшийся перемещением большого объема горных пород. Оползень обрушился непосредственно в Бурейское водохранилище, перекрыв его на месте схода от берега до берега. Согласно расчетам, объем надводной части оползня превышал 4.5 млн м^3 , основная его часть находилась под водой. Глубина водохранилища на месте схода оползня была >70 м. Параметры оползня: длина — 800 м от края до края, высота — от 7.5 до 46 м. Описание геологических, геоморфологических и геофизических особенностей Бурейского оползня представлены в работах (Зеркаль и др., 2019; Кулаков и др., 2019; Махинов и др., 2019).

Высокая скорость прохождения волны и физические свойства почвы (большая пористость, способность к размыканию, повышенная пластичность) привели к полному разрушению почвенного покрова фактически до скальных пород. Весь органо-терригенный материал был смыт в водохранилище. Согласно проведенным расчетам, площадь разрушенного почвенного покрова достигла 120 га, с нее было смыто ~6000 т неразложившихся органических веществ органо-дерновых и торфянисто-органогенных почв и еще больше тонкодисперсного органического материала (Махинов и др., 2020). Изменение состава воды в зимний период в Бурейском водохранилище было исследовано непосредственно после схода оползня и проведения взрывных работ для восстановления гидрологического режима перед

плотиной ГЭС (Кондратьева и др., 2020). Первые микробиологические исследования в зоне влияния оползня проведены в период ледостава и в весенний период 2019 г. (Кондратьева и др., 2021).

В августе 2022 г. пробы воды отобраны в двух заливах (Первый и Средний Сандар) на левом берегу Бурейского водохранилища, в которые поступили раздробленная древесина и поверхностный слой почвы, смытый речным цунами; а также поверхностные и придонные воды выше и ниже тела оползня (рис. 1).

Содержание органических веществ в воде. Для оценки содержания ОВ в воде Бурейского водохранилища в районе оползня применяли спектрофотометрический метод (спектрофотометр Shimadzu UV-3600). Пробы воды фильтровали, используя мембранный фильтр (размер пор – 0.45 мкм). Основные водорастворимые фракции определяли при следующих длинах волн: суммарное содержание растворенных ОВ ($ОВ_{254}$) при $\lambda = 254$ нм, содержание ароматических соединений ($ОВ_{275}$) – при $\lambda = 275$ нм (Kumar, 2006). В качестве микробиологических показателей присутствия ОВ разного строения использовали численность основных эколого-физиологических групп бактериопланктона: культивируемые гетеротрофные бактерии, аммонифицирующие бактерии, нитрифицирующие; сульфатредуцирующие и бактерии, растущие на гуминовых веществах. Все микробиологические исследования проводили в трех повторностях. Для культивирования использовали соответствующие агаризованные питательные среды, численность выражали в колониеобразующих единицах (КОЕ/мл) (Намсараев и др., 2006).

Потенциальную активность микробных комплексов по отношению к различным источникам углерода, включая лактат кальция, пептон и гулат натрия, определяли по результатам их культивирования при температуре 20°C на среде М9 следующего состава (г/л): дистиллированная вода – 1, KH_2PO_4 – 1.33; K_2HPO_4 – 2.67; NH_4Cl – 1; Na_2SO_4 – 2; KNO_3 – 2; $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0.001; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0.1. Источники углерода использовали в следующих концентрациях: лактат кальция и пептон – 2 г/л, гулат натрия – 0.2 г/л.

Выделение штаммов и подготовка к эксперименту. В летний период 2022 г. из поверхностных и придонных вод вокруг Бурейского оползня выделено 62 штамма микроорганизмов. Многие из них росли на богатых и разбавленных питательных средах, большинство штаммов продуцировали полимерный матрикс, обладали амилазной активностью и росли на агаризованной среде с гулатом натрия в качестве источника углерода. Для оценки устойчивости штаммов к минусовым температурам, циклическому замерзанию и оттаиванию были выбраны четыре штамма бактерий из разных местообитаний, с характерными фи-



Рис. 1. Карта-схема отбора проб воды в районе Бурейского оползня в августе 2022 г.: 1 – залив Первый; 2 – источник Средний Сандар; 3 – залив Средний Сандар; 4, 5 – выше тела оползня, поверхностная и придонная вода, соответственно; 6, 7 – ниже тела оползня, поверхностная и придонная вода; 8 – тело оползня; 9 – место схода тела оползня.

зиологическими свойствами, защищающими их от экстремальных факторов: штамм 13 НП (ниже плотины, поверхностные воды), синтезирующий фиолетово-черный пигмент виолацин (violacin); штаммы 17ВП (выше плотины, поверхностные воды) и 40 НД (ниже плотины, придонные воды), продуцирующие слизистый матрикс; штамм 45ВД (выше плотины, придонные воды), образующий споры и способный быстро осваивать местообитание, благодаря скользящему росту.

Влияние минусовой температуры и условий оттаивания *in vitro*. Эксперимент проводили в стерильных одноразовых медицинских полимерных контейнерах на 50 мл с крышкой (Berimed, ООО “ЕВРОКЭП”, РФ).

Все варианты образцов питательного раствора с пептоном и гулатом натрия с внесенными инокулятами четырех штаммов замораживали в морозильной камере при –18°C. Первое длительное замораживание штаммов было в течение 30 сут. Затем проводили пять циклов поочередного замораживания/оттаивания через 7 сут. Формировали две группы образцов, которые отличались условиями оттаивания: медленное оттаивание в холодильнике при температуре от –18°C до +4°C; быстрое оттаивание при комнатной температуре от –18°C до +23°C (более широкий диапазон температуры оттаивания).

Для оценки адаптационного потенциала штаммов к минусовым температурам использовали два параметра: выживаемость на агаризованной среде РПА:10 при посеве штрихом; активность роста на жидкой среде с легкодоступным источником углерода пептоном после длительного 30-суточного замораживания. В конце эксперимента

после пяти циклов замораживания/оттаивания определяли способность к росту на пептоне, лактате и гумате натрия.

Рост микроорганизмов на легкодоступных субстратах (накопление биомассы на пептоне и лактате) определяли фотометрическим методом по изменению оптической плотности культуральной жидкости на КФК-3-01 при длине волны 600 нм.

Особенности микробиологической трансформации гумата натрия определяли по изменению спектров растворенных ОВ в области 200–500 нм и значений абсорбции культуральной жидкости на 30-е сутки при разных длинах волн: изменение общего содержания ОВ при $\lambda = 254$ нм; присутствие ароматических групп при $\lambda = 275$ нм (Kumar, 2006; Шишова и др., 2015), используя спектрофотометр SHIMADZU UV-3600.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Содержание ОВ и численность бактериопланктона Бурейского водохранилища. В летний период 2022 г. максимальное общее содержание растворенных ОВ₂₅₄ и ароматических соединений ОВ₂₇₅ в Бурейском водохранилище зарегистрировано в придонной воде выше тела оползня (табл. 1). В поверхностной воде содержание различных ОВ было в 2 раза меньше и минимально в заливах Первый и Средний Сандар. Возможно, такие различия связаны с присутствием в воде коллоидных фракций ОВ, продуктов разложения растительных остатков, которые отфильтровывали перед проведением спектрофотометрии. Доказательством могут служить результаты определения общей численности разных физиологических групп бактериопланктона (табл. 1).

Максимальная численность культивируемых гетеротрофных бактерий и сульфатредуцирую-

щих бактерий отмечена в пробах воды из заливов Первый и Средний Сандар. Кроме того, здесь была выявлена высокая численность микроорганизмов, участвующих в цикле азота (аммонифицирующие и нитрифицирующие бактерии). В пробе придонной воды, отобранной выше тела оползня с максимальным содержанием растворенных ОВ₂₅₄ и ОВ₂₇₅, зарегистрирована высокая численность гетеротрофных и сульфатредуцирующих бактерий, но она была значительно ниже, чем в заливах. В пробах воды, отобранных ниже тела оползня, различия в численности бактериопланктона в поверхностных и придонных водах были незначительными, вероятно, из-за существующего гидродинамического перемешивания слоев воды после прохождения через узкий канал.

Влияние 30-суточного замораживания при –18°C на выживаемость штаммов. По мнению Глушаковой и др. (2021), краткосрочное замораживание (1–3 сут) замедляет рост и активность микробных сообществ, а после 7- и 15-суточного замораживания численность микроорганизмов повышается. Однако ранее получены иные сведения, что при длительном замораживании микроорганизмам требуется больше времени для адаптации к новым условиям после размораживания (Черобаева и др., 2011).

Выбранные для эксперимента четыре штамма бактерий перед замораживанием прошли адаптацию в течение 7 сут на двух субстратах: пептоне и гумате натрия. Затем их заморозили в водном растворе с этими источниками углерода. После 30-суточного замораживания и оттаивания при комнатной температуре проведена оценка активности штаммов с разным адаптационным потенциалом (к пептону и гумату натрия) на свежей питательной среде с легко доступным источником углерода (пептоном). Все штаммы показали

Таблица 1. Суммарное содержание растворенных органических, ароматических веществ и численность различных физиологических групп бактериопланктона в Бурейском водохранилище в районе оползня (август 2022 г.)

№ станции	Содержание органических веществ, ед. абс.		Численность микроорганизмов, КОЕ/мл				
	ОВ ₂₅₄	ОВ ₂₇₅	КГБ	АМБ	СРБ	НБ	ГВ
1	0.206	0.207	141 ± 2	82 ± 4	140 ± 4	60 ± 1	<500
2	0.285	0.229	57 ± 14	9 ± 3	24 ± 2	<10	—
3	0.163	0.130	151 ± 12	82 ± 4	282 ± 4	82 ± 3	49 ± 3
4	0.274	0.219	63 ± 14	40 ± 6	34 ± 2	22 ± 1	47 ± 2
5	0.415	0.337	75 ± 4	36 ± 1	80 ± 3	28 ± 1	42 ± 3
6	0.343	0.277	99 ± 11	25 ± 2	74 ± 2	13 ± 0.2	31 ± 3
7	0.297	0.239	85 ± 3	28 ± 1	66 ± 3	29 ± 0.2	25 ± 2

Примечание. АМБ – аммонифицирующие бактерии; ГВ – бактерии, растущие на гуминовых веществах; КГБ – культивируемые гетеротрофные бактерии; НБ – нитрифицирующие бактерии; СРБ – сульфатредуцирующие бактерии. “—” – не обнаружены. Местонахождение станций 1–7 дано на рис. 1.

свою жизнеспособность после замораживания при -18°C . Активность роста зависела от места их изоляции и предварительной активизации в течение 7 сут на разных субстратах (табл. 2).

Наиболее адаптированным к смене субстратов оказался штамм 40 НД, выделенный из придонных слоев воды ниже плотины. Максимальную активность на пептоне, несмотря на 30-суточное пребывание в замороженном состоянии, этот штамм проявлял при отсутствии смены субстрата (посев с пептона на пептон). Следует подчеркнуть, что независимо от местообитания все штаммы более активно росли *in vitro* при использовании легкодоступного источника углерода пептона до и после замораживания.

Известны различные метаболиты, которые защищают бактериальные клетки от холодового шока. Выявлен ряд белков, повышающих свою активность в ответ на холод, которые участвуют в транспорте метаболитов из клетки и обеспечивают эластичность мембран (Koh et al., 2017). В нашем эксперименте утилизация пептона как источника аминокислот и пептидов могла сопровождаться активизацией защитной функции от холодового стресса.

Изменение состава гуминовых веществ после заморозания/оттаивания. Гуминовые вещества рассматриваются как неотъемлемый компонент ОВ водных экосистем, выполняющий множество жизненно важных функций. В состав молекул гуминовых веществ входят ароматические и алифатические структуры с различными функциональными группами (Bell et al., 2014; Lee et al., 2015). Такая сложность макромолекулярной структуры гуминовых веществ отражается, в первую очередь, в их физико-химических особенностях, приводит к уникальным и разнообразным взаимодействиям с разными соединениями и элементами, поэтому они играют значимую роль в биохимических процессах (Perminova et al., 2019).

Согласно полученным результатам (табл. 3), выбранные штаммы микроорганизмов отличались по своей способности трансформировать молекулы гумата натрия при разных условиях циклического заморозания/оттаивания.

Так, штамм 17 ВП, выделенный из поверхностной воды выше тела оползня, активно трансформировал молекулы гумата натрия при широком диапазоне температуры оттаивания (-18°C ... $+23^{\circ}\text{C}$). При изменении температуры оттаивания от -18°C до $+4^{\circ}\text{C}$ спектральные характеристики гумата натрия изменялись незначительно. Штаммы 45ВД и 40НД, выделенные из придонной воды выше и ниже тела оползня, оказались более активными при низкой температуре оттаивания, которая фактически соответствовала температуре придонных слоев воды *in situ* -4 – -6°C . Для штамма 13НП из поверхностной воды

Таблица 2. Активность роста штаммов микроорганизмов из разных местообитаний на жидкой среде с пептоном после 30 сут замораживания (-18°C) с разными источниками углерода (единицы оптической плотности при длине волны 600 нм)

Штамм	Место изоляции, субстрат адаптации	Активность роста штаммов	
		Гумат натрия	Пептон
17ВП	Выше плотины, поверхностные воды	0.140 ± 0.01	0.153 ± 0.02
13НП	Ниже плотины, поверхностные воды	0.133 ± 0.02	0.155 ± 0.015
45ВД	Выше плотины, придонные воды	0.138 ± 0.02	0.147 ± 0.02
40 НД	Ниже плотины, придонные воды	0.148 ± 0.01	0.173 ± 0.01

Таблица 3. Влияние микроорганизмов из Бурейского водохранилища на изменение состава гуминовых веществ *in vitro* при разном диапазоне оттаивания

Штамм	Содержание органических веществ, ед. абс.			
	254 нм	275 нм	254 нм	275 нм
	-18°C ... $+4^{\circ}\text{C}$		-18°C ... $+23^{\circ}\text{C}$	
Контроль	3.035	2.715	3.110	2.650
17ВП	2.930	2.374	0.255	0.207
13НП	0.783	0.647	0.600	0.474
45ВД	0.734	0.592	0.526	0.426
40НД	0.643	0.501	0.551	0.433

Примечание. Контроль – исходный водный раствор гумата натрия.

ниже тела оползня, характерна активная трансформация ароматической составляющей гумата натрия при широком диапазоне температуры оттаивания (от -18 до $+23^{\circ}\text{C}$). Незначительные изменения спектральных характеристик гумата натрия (рис. 2) зарегистрированы при участии штамма 17ВП при узком диапазоне оттаивания (-18°C ... $+4^{\circ}\text{C}$). Различия в изменении спектров гумата натрия при участии трех других штаммов отсутствовали.

Рост штаммов на пептоне и лактате при разном диапазоне оттаивания. В результате экспериментальных исследований при длительном культивировании микроорганизмов на гумате натрия и пептоне установлено, что все выбранные штаммы, присутствующие в поверхностной и придонной воде вокруг тела оползня, мало отличались по своей активности на лактате, продукте трансформации растительных остатков, при низкой температуре оттаивания (-18°C ... $+4^{\circ}\text{C}$) (табл. 4). Максимальная активность роста на пептоне (при длительном культивировании на гумате натрия) отмечена у штамма 13НП, выделенного из по-

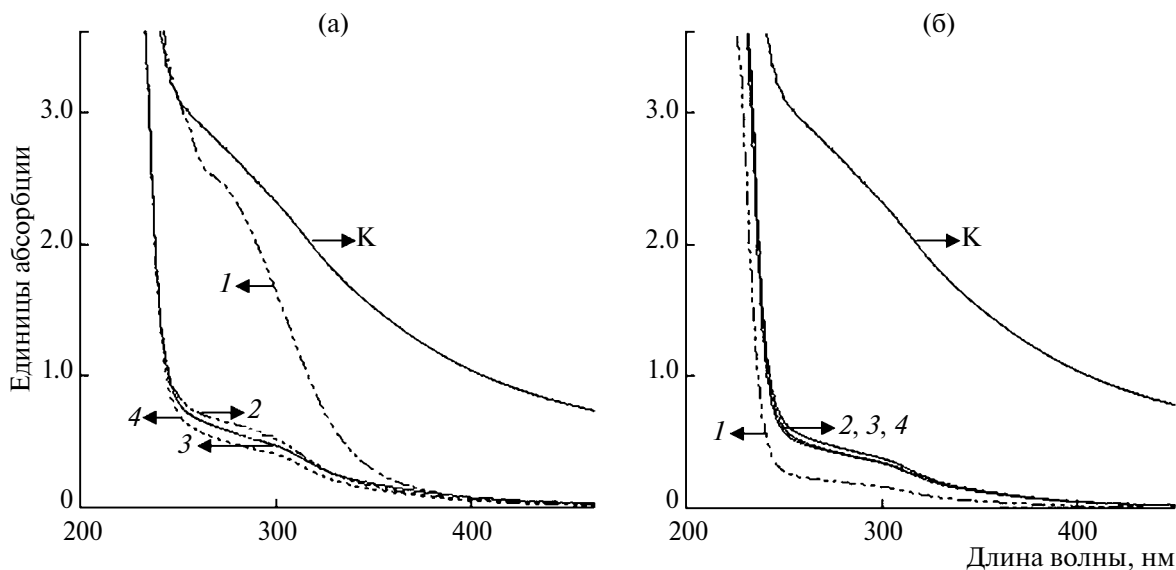


Рис. 2. Спектральная характеристика изменения состава гуминовых веществ при разном диапазоне оттаивания: а – $-18^{\circ}\text{C}...+4^{\circ}\text{C}$, б – $-18^{\circ}\text{C}...+23^{\circ}\text{C}$; на оси ординат – единицы абсорбции, на оси абсцисс – длина волны; К – контроль; штаммы: 1 – 17ВП, 2 – 13НП, 3 – 45ВД, 4 – 40НД.

Таблица 4. Влияние диапазона температуры оттаивания на активность штаммов микроорганизмов Бурейского водохранилища на разных источниках углерода (ОП 600 нм)

Штамм	Пептон	Лактат	Пептон	Лактат
	$-18^{\circ}\text{C}...+4^{\circ}\text{C}$	$-18^{\circ}\text{C}...+4^{\circ}\text{C}$	$-18^{\circ}\text{C}...+23^{\circ}\text{C}$	$-18^{\circ}\text{C}...+23^{\circ}\text{C}$
Длительное культивирование на гумате натрия				
Контроль	0.023	0.015	0.020	0.014
17ВП	0.068	0.023	0.053	0.015
13НП	0.094	0.015	0.093	0.017
45ВД	0.062	0.015	0.052	0.036
40НД	0.030	0.016	0.094	0.015
Длительное культивирование на пептоне				
17ВП	0.044	0.015	0.042	0.040
13НП	0.056	0.015	0.083	0.028
45ВД	0.053	0.016	0.051	0.030
40НД	0.040	0.018	0.057	0.016

верхностной воды ниже тела оползня, независимо от способа оттаивания.

Однако при более широком диапазоне температуры оттаивания ($-18^{\circ}\text{C}...+23^{\circ}\text{C}$) максимальной активностью роста на лактате выделялся штамм 45ВД из придонной воды выше тела оползня, где отмечали максимальное содержание растворенных ОВ_{254} (табл. 1). При длительном культивировании на пептоне и широком диапазоне температуры оттаивания ($-18^{\circ}\text{C}...+23^{\circ}\text{C}$) максимальная активность роста отмечена без смены субстрата у штамма 13НП из поверхностной воды

ниже тела оползня, а при смене пептона на лактат у штамма 17ВП из поверхностной воды выше тела оползня. Поэтому основное условие активного роста при разном диапазоне температуры оттаивания – это предварительная адаптация к конкретному субстрату или смена субстратов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Влияние климата на функционирование геосистем проявляется в виде ряда фундаментальных проблем, которые не всегда можно прогнозировать и предотвращать экологические риски, в основе которых лежат сложные природные процессы. Несмотря на многочисленные исследования, проводимые в Швейцарии с привлечением большого объема данных об ущербе от наводнений, селевых потоков и оползней за период 1972–2016 гг., не удалось доказать прямую связь этих процессов с изменением климата (Andres, Badoux, 2018).

Это связано с тем, что довольно трудно установить общие закономерности взаимодействия воды с горными породами, не принимая во внимание роль биогенного фактора, который оказывает существенное влияние на динамику многих процессов на поверхности Земли, в ее недрах и на так называемых биогеохимических барьерах. К таким уникальным барьерам относят зону оттаивания многолетней мерзлоты, где самым неустойчивым фактором является температура.

При исследовании процессов оттаивания в холодных регионах установлено, что наиболее экологически уязвимы внешние границы районов многолетней мерзлоты. Согласно расчетам, до 71% запасов углерода хранится в быстро отта-

ивающих минеральных почвах (Keuschnig et al., 2022). Однако, несмотря на обширные сведения о местах оттаивания многолетней мерзлоты и экспериментальные данные по замерзанию/оттаиванию почв и пород (Глушакова и др., 2021; Zhang et al., 2013), крайне мало общего представления об изменении экологической обстановки в районах с периодическим замерзанием/оттаиванием, особенно с точки зрения последствий поступления ОВ для биогеохимических процессов в водных экосистемах.

Последствия потепления климата приводят к эколого-биогеохимическим изменениям, которые учитывают, главным образом, по изменению состава парниковых газов в атмосфере. Однако известно, что изменение климата сопровождается активизацией метаногенных и метанотрофных микроорганизмов (Rivkina et al., 2007), которые оказывают влияние на другие формы микроорганизмов цикла углерода. Рост глобальной температуры приводит к крупномасштабным изменениям в биосфере и криосфере, включая многолетнюю мерзлоту (Margesin, Collins, 2019).

Изменения в динамике биохимических процессов в многолетней мерзлоте могут критически влиять на водные экосистемы и ландшафты непосредственно через активность микробных сообществ. Показано (Messan et al., 2020), что функциональная реакция микробиома многолетней мерзлоты на изменение температуры, имитирующей оттаивание, больше зависела от конечной температуры оттаивания, чем от местоположения отбора проб и их фильтрации.

Известны исследования, в которых доказана метаболическая активность микроорганизмов при низких температурах от -20°C (Christner, 2002) до -40°C (Price, Sowers, 2004). Наши экспериментальные исследования показали, что пребывание микроорганизмов в замороженном состоянии при -18°C в течение 30 сут и пять циклов замерзания/оттаивания не влияло на их жизнеспособность. Более того, важными факторами оказались диапазон оттаивания и присутствие органических веществ. Ранее установлено, что циклы оттаивания—промерзания приводят к интенсивным изменениям состава гумуса и его коллоидных физико-химических свойств. Эти изменения проявляются в повышении лабильности гуминовых веществ из-за увеличения полидисперсности их молекул (Vasilevich et al., 2018). Недавно выявлены различные по своему генезису противоморозные соединения (криопротекторы), антифризные белки, некоторые сахара, аминокислоты и органические кислоты, которые помогают адаптироваться к холоду, и обеспечивают выживание при отрицательных температурах (Hou et al., 2017).

Нами отмечено разное влияние лабильных и стойких ОВ на характер роста микроорганизмов в зависимости от диапазона температур оттаивания. По-видимому, в разных регионах могут проявляться свои механизмы формирования качества природных вод при таянии многолетней мерзлоты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования по оценке влияния изменения температуры на активность микроорганизмов из разных местообитаний в зоне влияния Бурейского оползня показали, что процессы сезонного замерзания и оттаивания оказывают влияние на пространственную структуру микробных сообществ. Выбранные нами штаммы бактерий различались по своей способности продуцировать полимерный матрикс, который выступал важным агентом к противостоянию длительному замораживанию и последующим пяти циклам замерзания/оттаивания. Несмотря на холодовой шок, все четыре штамма проявляли активность по отношению к ОВ разного строения (пептону, лактату, гумату натрия). Максимальную активность штаммов наблюдали при росте на пептоне. Предположительно, входящие в его состав олигомеры пептидов могли принимать участие в синтезе специализированных аминокислот, которые защищают бактериальные клетки от низких температур. Независимо от местообитания, выбранные изоляты бактерий участвовали в трансформации алифатической и ароматической составляющих в составе молекулы гумата натрия. Изменение структуры микробных сообществ в зоне взаимодействия воды с береговыми склонами может служить причиной доминирования холодолюбивых метаногенных бактерий и накоплению метана в поровом пространстве горных пород вокруг тела оползня. Полученные результаты свидетельствуют, что микробиологические процессы становятся решающими для прогнозирования состава поверхностных и придонных вод в водохранилище при сезонном изменении температурного режима.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам из лаборатории гидрологии и гидрогеологии Института водных и экологических проблем ДВО РАН А.Н. Махинову, В.И. Киму и Д.В. Матвеевко за отбор проб воды из Бурейского водохранилища.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по Государственному заданию Министерства науки и высшего образования РФ № 121021500060-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глушакова А.М., Лысак Л.В., Качалкин А.В. и др. 2021. Трансформация микробных комплексов в компонентах почвенных конструкций разного генезиса (почва, торф, песок) при процессах замораживания–оттаивания // Микробиология. Т. 90. № 2. С. 166.
- Зеркаль О.В., Махинов А.Н., Кудымов А.В. и др. 2019. Бурейнский оползень 11 декабря 2018 г. Условия формирования и особенности механизма развития // ГеоРиск. Т. XIII. № 4. С. 18.
- Кондратьева Л.М., Махинов А.Н., Андреева Д.В., Башкурова А.С. 2020. Изменение качества воды в Бурейском водохранилище в результате крупного оползня // Водн. ресурсы. Т. 47. № 2. С. 170.
- Кондратьева Л.М., Литвиненко З.Н., Андреева Д.В., Башкурова А.С. 2021. Изменение численности и активности микробоценозов в зоне влияния крупного оползня на Бурейском водохранилище // Биология внутр. вод. № 3. С. 243. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030086>
- Кулаков В.В., Махинов А.Н., Ким В.И., Остроухов А.В. 2019. Катастрофический оползень и цунами в водохранилище Бурейской ГЭС (бассейн Амура) // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. № 3. С. 12.
- Кусковский В.С. 2011. Экзогенные геологические процессы на берегах Саяно-Шушенского водохранилища // Проблемы гидрогеологии, инженерной геологии и гидрогеоэкологии: Матер. Всерос. науч. конф. Томский политехн. ун-т. Томск: Изд-во НТЛ. С. 140.
- Махинов А.Н., Ким В.И., Остроухов А.В., Матвеев Д.В. 2019. Крупный оползень в долине реки Бурей и цунами в водохранилище Бурейской ГЭС // Вестн. Дальневосточного отделения Российской академии наук. № 2. С. 35.
- Махинов А.Н., Махинова А.Ф., Левшина С.И. 2020. Оценка смыва водно-ледяным цунами почвенного покрова и качество воды в районе оползня на Бурейском водохранилище // Метеорология и гидрология. № 11. С. 64.
- Мордовин А.М., Шестеркин В.П., Антонов А.Л. 2006. Река Бурей: гидрология, гидрохимия, ихтиология. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН.
- Намсараев Б.Б., Бархутова Д.Д., Хасинов В.В. 2006. Полевой практикум по водной микробиологии и гидрохимии. Методическое пособие. Улан-Удэ: Изд-во БГУ.
- Черобаева А.С., Степанов А.Л., Кравченко И.К. 2011. Отклик аммонийоокисляющих бактерий и архей на резкие изменения температуры в почвах разных климатических зон // Проблемы агрохимии и экологии. № 3. С. 17.
- Ширшова Л.Т., Гиличинский Д.А., Остроумова Н.В., Ермолаев А.М. 2015. Применение спектрофотометрии для определения содержания гуминовых веществ в многолетнемерзлых отложениях // Криосфера Земли. Т. 19. № 4. С. 107.
- Acuña-Rodríguez I.S., Newsham K.K., Gundel P.E. et al. 2020. Functional roles of microbial symbionts in plant cold tolerance // Ecol. Lett. V. 23. P. 1034.
- Allsup C.M., George I., Lankau R.A. 2023. Shifting microbial communities can enhance tree tolerance to changing climates // Science. V. 380(6647). P. 835. <https://doi.org/10.1126/science.adf2027>
- Andres N., Badoux A. 2018. The Swiss flood and landslide damage database: normalisation and trends // J. Flood Risk Manag. e12510.
- Bell N.G.A., Murray L., Graham M.C., Uhrin D. 2014. NMR methodology for complex mixture 'separation' // Chem. Communications. V. 50. №. 14. P. 1694.
- Christner B.C. 2002. Incorporation of DNA and protein precursors into macromolecules by bacteria at –15 degrees C // Appl. Environ. Microbiol. V. 68. P. 6435.
- Dutta K., Schuur E.A.G., Neff J.C., Zimov S.A. 2006. Potential carbon release from permafrost soils of North-eastern Siberia // Global Change Biol. V. 12. P. 2336.
- Jansson J.K., Tas N. 2014. The microbial ecology of permafrost // Nat. Rev. Microbiol. V. 12. P. 414.
- Hou N., Wen L., Cao H. et al. 2017. Role of psychrotrophic bacteria in organic domestic waste composting in cold regions of China // Bioresour. Technol. V. 236. P. 20.
- Lee B.M., Seo Y.S., Hur J. 2015. Investigation of adsorptive fractionation of humic acid on graphene oxide using fluorescence EEM-PARAFAC // Water Res. V. 73. P. 242.
- Patton A.I., Rathburn S.L., Capps D.M. 2019. Landslide response to climate change in permafrost regions // Geomorphology. V. 340. P. 116.
- Perminova I.V. 2019. From green chemistry and nature-like technologies towards ecoadaptive chemistry and technology // Pure and Appl. Chem. V. 91. № 5. P. 851.
- Price P.B., Sowers T. 2004. Temperature dependence of metabolic rates for microbial growth, survival and maintenance // Proc. Nat. Acad. Sci. V. 101. P. 4631.
- Keuschnig C., Larose C., Rudner M. et al. 2022. Reduced methane emissions in former permafrost soils driven by vegetation and microbial changes following drainage // Global Change Biol. V. 28(10). P. 3411.
- Koh H.Y., Park H., Lee J.H. et al. 2017. Proteomic and transcriptomic investigations on cold-responsive properties of the psychrophilic Antarctic bacterium *Psychrobacter* sp. PAMC 21119 at subzero temperatures // Environ. Microbiol. V. 19(2). P. 628.
- Kramshøj M., Albers C.N., Holst T. et al. 2018. Biogenic volatile release from permafrost thaw is determined by the soil microbial sink // Nat. Commun. V. 9. e-3412. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05824-y>
- Kumar S. 2006. Organic chemistry. spectroscopy of organic compounds // Guru Nanak Dev University.
- Kwon M.J., Jung J.Y., Tripathi B.M. et al. 2019. Dynamics of microbial communities and CO₂ and CH₄ fluxes in the tundra ecosystems of the changing Arctic // J. Microbiol. V. 57(5). P. 325. <https://doi.org/10.1007/s12275-019-8661-2>
- Lawrence D.M., Koven C.D., Swenson S.C. et al. 2015. Permafrost thaw and resulting soil moisture changes regu-

- late projected high-latitude CO₂ and CH₄ emissions // *Environ. Res. Letters*. V. 10(9). e094011. <https://doi.org/110.1088/1748-9326/10/9/094011>
- Margesin R., Collins T. 2019. Microbial ecology of the cryosphere (glacial and permafrost habitats): current knowledge // *Appl. Microbiol. and Biotechnol.* V. 103. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s00253-018-9435-1>
- Messan K.S., Jones R.M., Doherty S.J. et al. 2020. The role of changing temperature in microbial metabolic processes during permafrost thaw // *PLoS ONE*. V. 15(4). e0232169. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232169>
- Oh Y., Zhuang Q., Liu L. et al. 2020. Reduced net methane emissions due to microbial methane oxidation in a warmer Arctic // *Nature Climate Change*. V. 10(4). P. 317. <https://doi.org/110.1038/s41558-020-0734-z>
- Rivkina E., Laurinavichius K., McGrath J. et al. 2004. Microbial life in permafrost // *Adv. Space Res.* V. 33. P. 1215.
- Rivkina E., Shcherbakova V., Laurinavichius K. et al. 2007. Biogeochemistry of methane and methanogenic archaea in Permafrost // *FEMS Microbiol Ecol.* V. 61. P. 1.
- Schuur E.A.G., Bracho R., Celis G. et al. 2021. Tundra underlain by thawing permafrost persistently emits carbon to the atmosphere over 15 years of measurements // *J. Geophys. Res: Biogeosciences*. V. 126(6). e2020JG006044. <https://doi.org/10.1029/2020JG006044>
- Struvay C., Feller G. 2012. Optimization to Low Temperature Activity in Psychrophilic Enzymes // *Int. J. Molecular Sci.* V. 13(9). P. 11643. <https://doi.org/10.3390/ijms130911643>
- Vasilevich R., Lodygin E., Abakumov E. 2018. Molecular composition of humic substances isolated from permafrost peat soils of the eastern European Arctic // *Pol. Polar Res.* V. 39(4). P. 48.
- Zhang D., Chen A.Q., Xiong D.H., Liu G.C. 2013. Effect of moisture and temperature conditions on the decay rate of purple mudstone in south-western China // *Geomorphology*. V. 182. P. 125.
- Zheng Q., Shen S.-L., Zhou A.-N., Cai H. 2019. Investigation of landslides that occurred in August on the Chengdu–Kunming Railway, Sichuan, China // *Geosciences*. V. 9. № 12. e 497.
- Zona D. 2016. Long-term effects of permafrost thaw // *Nature*. V. 537(7622). P. 625. <https://doi.org/10.1038/537625a>

The Effect of Temperature on the Activity of Microorganisms in the Area of the Bureiskiy Landslide

L. M. Kondratyeva¹, D. V. Andreeva^{1,*}, Z. N. Litvinenko¹, E. M. Golubeva^{2,3}

¹*Institute of the Water and Ecology problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia*

²*Kosygin Institute of Tectonics and Geophysics, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia*

³*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Pacific State University", Khabarovsk, Russia*

* e-mail: freckles2008@yandex.ru

The manuscript presents the results of experimental studies of the adaptive potential of microorganisms that are part of the bacterioplankton of the surface and bottom water layers of the Bureiskoe Reservoir in the zone of the landslide that descended in the winter of 2018. In the summer of 2022, the structure and activity of microbial complexes from area near the landslide were studied. More than 60 strains of microorganisms of different physiological groups were isolated. On the example of 4 strains isolated from different habitats (above and below the landslide body, surface and bottom layers of water) after 30 days of freezing at a temperature of –18°C, their viability and activity in the utilization of easily available nitrogen-containing organic substances were shown. In experimental cyclic freezing-thawing, two variants of thawing were used: slow thawing in a refrigerator from –18°C to +4°C; fast defrosting over a wide temperature range from –18°C to +23°C (at room temperature). Regardless of location, all strains grew vigorously *in vitro* with use of a readily available peptone carbon source before and after freezing. The maximum activity on peptone was shown by strain 40 BB (below the landslide body, bottom water) in the absence of substrate change. Utilization of peptone as a source of amino acids and peptides could be accompanied by activation of the protective function against cold stress. The selected strains of microorganisms differed in their ability to transform sodium humate molecules depending on the conditions of the freeze/thaw cycles. According to the spectral characteristics, significant changes in the aliphatic and aromatic components of the humate molecule occurred with the participation of strains 45 AB and 40 BB isolated from the bottom water. These strains were more active at low thawing temperatures, which actually corresponded to the *in situ* temperature of the bottom water layers, which is 4–6°C. Strain 13 BS from surface water sampled below the landslide body is characterized by active transformation of the aromatic component of humic substances in a wide range of thawing temperatures (from –18 to +23°C). The results indicate that in different regions during the thawing of permafrost and the influx of specific organic substances the specific mechanisms of formation of the quality of natural waters may manifest.

Keywords: Bureiskoe Reservoir, landslide, microorganisms, freezing/thawing, destruction of organic substances

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 556.555.6:581.132.1

ХЛОРОФИЛЛ В ВОДЕ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ТРОФИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ЛАГУНЫ БУССЕ (о. САХАЛИН)

© 2024 г. Т. Г. Коренева^{а, *}, Л. Е. Сигарева^б, И. В. Сырбу^а

^аСахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии, Южно-Сахалинск, Россия

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

*e-mail: t.koreneva@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 16.09.2023 г.

После доработки 28.11.2023 г.

Принята к публикации 01.12.2023 г.

Получены новые сопряженные данные о содержании хлорофилла *a* (Хл *a*) и его производных (феопигментов — Ф) в воде и донных отложениях лагуны Буссе (о. Сахалин). Хл *a* + Ф в воде представлен преимущественно активной формой ($61.4 \pm 1.1\%$), в донных отложениях — продуктом его деградации ($84.7 \pm 2.5\%$). Выявлена связь пигментов в воде и донных отложениях между собой, а также с абиотическими условиями первичного продуцирования. Впервые показано для уникального водоема, характеризующегося зарастанием водной растительностью, илонакоплением и регулярной гибелью гидробионтов, сходство среднегодовой скорости осадконакопления в лагуне с соотношением пигментов пелагиали и бентали. Установлено превалирующее влияние биотического фактора на формирование трофических условий в период сезонного минимума развития фитопланктона. По среднему содержанию Хл *a* + Ф в воде (4.1 ± 0.8 мкг/дм³) и донных отложениях (13.5 ± 4.0 мкг/г с.о.), лагуна Буссе — мезотрофный водоем. Трофическое состояние бентали за период 2013–2021 гг. сохраняется, оставаясь олиготрофным в мелководном прибрежье и мезотрофным в центральной части лагуны.

Ключевые слова: лагуна Буссе, хлорофилл, феопигменты, вода, донные отложения, трофическое состояние

DOI: 10.31857/S0320965224050045, EDN: XSMDFW

ВВЕДЕНИЕ

Продуктивность водной экосистемы — основной показатель, отражающий особенности функционирования биологических сообществ в различных условиях среды. Целостное представление о формировании и трансформации ОВ в водоеме дает комплексное изучение пелагиали и бентали. Взаимодействие биотопов отражает, наряду с другими характеристиками, информация о фотосинтетических пигментах, которые относятся к маркерам ОВ, синтезированного фитопланктоном, фитобентосом и другими растительными сообществами и микроорганизмами. Концентрацию Хл *a* — основного пигмента фитопланктона, количественно связанного с продуктивностью водорослей, используют для изучения трофического статуса водных экосистем (Винберг, 1960;

Carlson, 1977; Китаев, 2007). Интегральным показателем продукционно-деструкционных процессов в водоеме служит содержание пигментов в ДО, позволяющее проследить эволюцию его продуктивности (Сигарева, 2012; Linghan, 2023). Несмотря на высокую информативность, связь между пигментами ДО и первичной продукцией, в том числе Хл *a* в воде, изучена недостаточно. Особый интерес в этом аспекте представляют высокопродуктивные экосистемы, находящиеся в терминальной стадии развития (Reavie et al., 2017; Guimaraes-Bermejo et al., 2018). Для лагуны Буссе — перспективного для марикультуры водоема о. Сахалин, характерны регулярная гибель водных организмов и заиление (Калганова, 1993; Тепаева, Калганова, 2012), что относится к признакам олиготрофно-эвтрофной сукцессии экосистемы. В этой связи для своевременного выявления трансформации продуктивности водоема необходима комплексная оценка его состояния.

Сокращения: ДО — донные отложения, ОВ — органическое вещество, с.о. — сухой осадок, Ф — феопигменты, Хл *a* — хлорофилл *a*.

При хорошей изученности фитопланктона лагуны (Кантаков и др., 2007; Ефанов, Тепаева, 2014; Мотылькова, Коновалова, 2021 и др.), данные о пигментах в ДО единичны (Коренева и др., 2021), а в воде отсутствуют.

Цель работы — оценить содержание Хл *a* и продуктов его деградации в воде и ДО лагуны Буссе в связи с условиями формирования продуктивности для получения целостного представления о состоянии его экосистемы на современном этапе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Лагуна Буссе — морской водоем (Хлебович, 1989), среднего размера (Бровко и др., 2002). Имеет статус природного парка. Занимает площадь ~43 км², преобладают глубины 2–5 м, площадь водосборного бассейна 700 км² (Задкова и др., 1975). Это полузакрытый водоем, соединенный с зал. Анива (Охотское море) проходом Сулово (Бровко и др., 2002). Гидрохимические условия зависят от водообмена с зал. Анива, приливно-отливных течений и циркуляции вод, поверхностного стока (Шпилько, Шевченко, 2018). Грунтовый комплекс представлен песком (43%), алевроито-пелитом (31%), галечником и гравием (26%) (Ефанов и др., 2013). Пески доминируют в прибрежье, илы — в центре лагуны (Коренева и др., 2021). Первичное продуцирование определяют диатомовые и динофитовые водоросли (Мо-

тылькова, Коновалова, 2021). В последние годы в составе доминантного комплекса отмечен вид динофлагелляты — *Prorocentrum micans* (Ehrenberg) (Ефанов, Тепаева, 2014; Мотылькова, Коновалова, 2021), подавляющий рост других водорослей (Гольдин, 2013). Данный вид вызывает “цветение” воды (Матишов, Фуштей, 2003) и замор гидробионтов, связанный с гипоксией (Faust et al., 1999). Основной продуцент среди макрофитов — красная морская водоросль анфельция тобучинская *Ahnfeltia fastigiata* var. *tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Skriptsova et Zhigadlova, запасы которой за 1916–2012 гг. сократились в 3.8 раз (Евсеева, 2016). На анфельции в виде эпифитов произрастают бурые и ламинариевые водоросли. Прибойная полоса занята отмершей водной растительностью, побережье — морскими травами, устья рек — рдестами и зостерой (Задкова и др., 1975). Лагуна является местом обитания и воспроизводства уникальных видов гидробионтов — гребешка, трепанга, краба и др.

Материал собран 12 и 13 июля 2021 г. на 24 станциях разнотипных районов лагуны Буссе — прибрежных (0.5–1.2 м) и центральном (3.6–5.6 м) (рис. 1, табл. 1). Пробы отбирали в подповерхностном (0.5 м) слое воды тefлоновым пробиротборником ПЭ-1420 (объем 2 дм³) и в верхнем (0–5 см) слое ДО дночерпателем Ван–Вина (площадь захвата 0.025 м²). На всех станциях измеряли температуру воды (Т, °С), соленость (S, ‰),

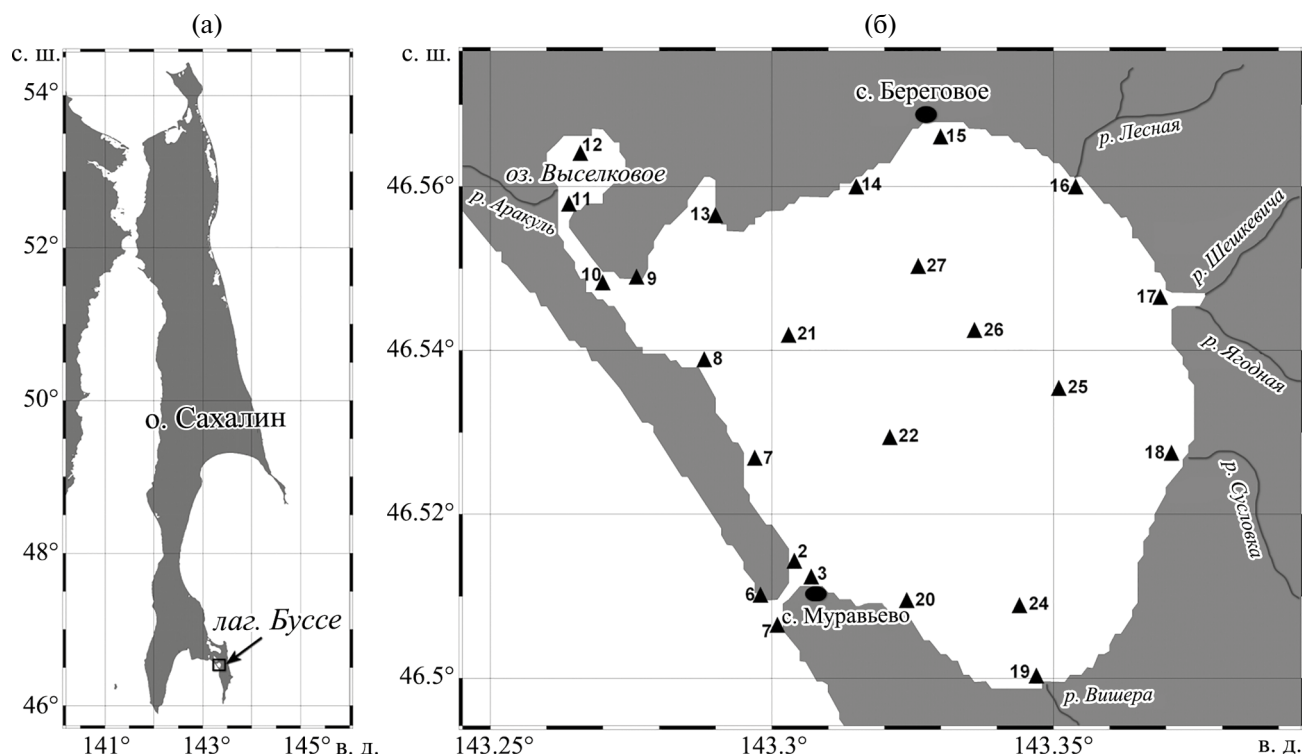


Рис. 1. Схема расположения станций в лагуне Буссе в 2021 г.

Таблица 1. Некоторые характеристики изученных районов в лагуне Буссе

№ района	Район	Станции	Глубина, м	Влажность ДО, %	ОВ в ДО, %	Фракция ДО <0.1 мм, %
I	Проход Суслова	2, 3	0.5–0.7	19.9 ± 0.3	0.68 ± 0.14	1.2 ± 0.2
II	Зал. Анива	4, 6	0.5–0.7	20.1 ± 0.4	0.79 ± 0.16	2.1 ± 0.3
III	Западное побережье	7–10	0.8–1.0	28.8 ± 0.4	1.6 ± 0.3	5.8 ± 0.7
IV	оз. Выселковое	11, 12	0.8–1.2	37.4 ± 0.6	2.2 ± 0.4	5.9 ± 0.7
V	Северное побережье	13–15	0.7–1.0	44.8 ± 0.8	2.6 ± 0.5	41.3 ± 6.4
VI	Восточное побережье	16, 17	0.7–1.0	29.5 ± 0.6	1.7 ± 0.4	20.3 ± 7.5
VII	Южное побережье	18–20	0.7–1.0	35.2 ± 1.0	1.9 ± 0.4	25.4 ± 6.4
VIII	Центральный район	21, 22, 24–27	3.6–5.6	51.9 ± 6.0	4.0 ± 0.7	58.8 ± 14.6

водородный показатель (рН, ед.). На базе аккредитованной лаборатории с использованием аттестованных методик параллельно с определением пигментов проводили гидрохимические исследования (БПК₅, растворенный кислород, биогенные элементы (азот аммонийный, нитритный и нитратный; фосфор фосфатный и общий; кремний) и физико-химический анализ ДО (влажность, гранулометрический состав, тип и содержание ОВ).

Пробы для исследования пигментов в воде и ДО подготавливали по стандартной процедуре.¹ Содержание Хл *a* и Ф – производных Хл *a*, определяли спектрофотометрическим методом (Logezzen, 1967; Jeffrey, Humphrey, 1975). Концентрацию пигментов в ДО рассчитывали с использованием тех же формул, что и в воде, используя вместо объема воды массу сухого грунта. Содержание Хл *a* + Ф выражали в микрограммах на 1 г сухой массы образца (мкг/г с.о.), миллиграммах на 1 г органического вещества (мг/г ОВ) и сырого осадка на площади 1 м² толщиной 1 мм (мг/(м² × мм)). Соотношение между концентрациями пигментов (СКП) в воде и ДО определяли как толщину слоя грунта, в котором концентрация Хл *a* + Ф соответствует его концентрации в столбе воды (Сигарева, 2012).

Трофический статус пелагиали оценивали по концентрации Хл *a* + Ф в фитопланктоне (Carlson, 1977; Китаев, 1984), бентали – по его концентрации в расчете на сухой осадок (Möller, Scharf, 1986). Статистическую обработку результатов выполняли с помощью прикладных программ MS Excel и Statistica v. 10. Анализ массива данных проводили методом главных компонент. Достоверность различий средних значений оценивали по коэффициенту ранговой корреляции Спирмена ($p < 0.05$).

¹ ГОСТ 17.1.4.02–90. Вода. Методика спектрометрического определения хлорофилла *a*. [Электронный ресурс]. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200009756> (дата обращения 16.09.2023 г.)

Таблица 2. Абиотические характеристики воды и ДО лагуны Буссе

Показатель	Центральный район (n = 6)	Прибрежье (n = 18)
Температура, °C	21.0 ± 0.5 (6)	22.1 ± 0.4 (7)
Соленость, ‰	28.3 ± 1.1 (9)	24.8 ± 5.8 (33)
рН, ед.	8.18 ± 0.02 (1)	8.23 ± 1.9 (4)
Растворенный кислород, %	111.7 ± 7.9 (17)	118.6 ± 28.0 (24)
БПК ₅ , мг/дм ³	1.20 ± 0.09 (18)	1.95 ± 0.46 (58)
Азот нитритный, мкг/дм ³	<0.25 (1)	0.7 ± 0.2 (132)
Фосфор фосфатный, мкг/дм ³	5.3 ± 0.7 (32)	16.0 ± 3.8 (60)
Влажность ДО, %	51.9 ± 6.0 (29)	30.8 ± 2.7 (36)
ОВ, %	4.0 ± 0.7 (41)	1.7 ± 0.3 (48)
Фракция ДО <0.1 мм, %	58.8 ± 14.6 (61)	14.6 ± 3.3 (108)

Примечание. Здесь и в табл. 4, даны средние значения со стандартной ошибкой, в скобках – коэффициент вариации C_v , %; n – число станций.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

По данным системы Terascan², июль 2021 г. в районе исследования характеризуется как аномально теплый. Температура поверхности воды в лагуне превысила нормальное значение, рассчитанное за период 1998–2022 гг., на 5.8°C. Наиболее теплые воды (до 25.0°C) зарегистрированы у восточного побережья, наиболее холодные (до 18.8°C) – в проходе Суслова. Вариации солености в прибрежье лагуны были гораздо шире, чем в ее центре (табл. 2). Слабощелочная реакция среды и значительная вариабельность содержания растворенного в воде кислорода отражали фотосинтетическую способность растительных организ-

² <http://www.seaspace.com> (дата обращения 16.09.2023 г.)

мов. Концентрации биогенных элементов были невысокими, тогда как содержание ОВ (по БПК₅) в отдельных прибрежных районах (станции 12, 15–17, 19) достигало существенных значений (2.56–4.86 мкг/дм³). Влажность осадков, доля в них илистых фракций и ОВ в центральном районе превышали таковые в прибрежье (табл. 2). Максимальное содержание ОВ в ДО (2.1–6.0%) отмечено в наиболее влажных (33.2–68.5%) алевро-пелитах в центре лагуны.

Концентрации Хл *a* + Ф в воде лагуны Буссе изменялись в диапазоне 0.87–16.0 мкг/дм³, в ДО – 0.22–64.8 мкг/г с.о. (0.03–1.35 мкг/г ОВ). Средние значения содержания пигментов приведены в табл. 3. Количество продуктов деградации хлорофилла – феопигментов в водной толще достигало 0.43–10.4 мкг/дм³ (C_v 132 ± 3%) или 23.9–74.3% суммы с чистым Хл *a*. Содержание Ф в грунтах изменялось в пределах 3.9–52.5 мкг/г с.о. (C_v 142 ± 17%), создавая основную часть пигментов ДО (67.1–98.8%). Между Ф и Хл *a* + Ф в воде и ДО установлена тесная зависимость (рис. 2). В прибрежье содержание пигментов и характеристики абиотических условий варьировали в более широких пределах, чем в центре лагуны (табл. 2, 3). Коэффициенты вариации (C_v) средних концентраций Хл *a* + Ф в воде (92 ± 4%) были ниже, чем в грунтах (144 ± 20%). Повышенные уровни Хл *a* + Ф в воде (7.1–12.1 мкг/дм³) приурочены к местам впадения рек в северном (ст. 15) и восточном (ст. 16–18) районах лагуны с максимумом (16.0 мкг/дм³) в оз. Выселковое (ст. 12). Наиболее высокие концентрации осадочных пигментов (>42.8 мкг/г с.о. или 0.96 мкг/г ОВ) зарегистрированы для зоны “затишья” в центре лагуны (Задкова и др., 1975).

Корреляционная связь между содержанием Хл *a* + Ф в ДО и его концентрацией в единице объе-

ма воды слабо выражена (табл. 4). Значимая положительная связь отмечена между концентрацией пигментов в воде под единицей площади (м²) и в сухом осадке, а также в отложениях с натуральной влажностью. Соотношения между количеством Хл *a* в водном столбе и верхнем слое осадка изменялись от 0.1 до 7.5 мм в зависимости от станции. Вариабельность и средняя величина соотношения между концентрациями пигментов в центре лагуны меньше, чем в прибрежье (табл. 3). Среднее значение этого показателя для лагуны (1.7 ± 0.4 мм) почти совпадает со среднегодовой скоростью осадконакопления (1.6 мм) (Задкова и др., 1975).

Таблица 3. Содержание пигментов и их соотношения в воде и ДО лагуны Буссе

Показатель	Центральный район (<i>n</i> = 6)	Прибрежье (<i>n</i> = 18)
Вода		
Хл <i>a</i> + Ф, мкг/дм ³	2.1 ± 0.3 (30)	4.7 ± 1.0 (90)
Хл <i>a</i> + Ф, мкг/м ²	9.8 ± 1.0 (24)	3.6 ± 0.8 (91)
Ф, мкг/дм ³	0.76 ± 0.14 (44)	2.2 ± 0.6 (126)
Ф, % суммы Хл <i>a</i> + Ф	35.1 ± 4.2 (29)	42.2 ± 3.9 (38)
Донные отложения		
Хл <i>a</i> + Ф, мкг/г с.о.	39.9 ± 9.9 (61)	4.8 ± 1.0 (95)
Хл <i>a</i> + Ф, мкг/(м ² · мм)	22.8 ± 4.2 (45)	5.0 ± 1.0 (81)
Хл <i>a</i> + Ф, мкг/г ОВ	0.90 ± 0.15 (42)	0.24 ± 0.04 (77)
Ф, мкг/г с.о.	34.2 ± 8.6 (62)	4.3 ± 0.9 (89)
Ф, % от суммы Хл <i>a</i> + Ф	82.7 ± 3.5 (10)	86.7 ± 1.5 (7)
СКП, мм	0.6 ± 0.2 (69)	2.1 ± 0.5 (104)

Примечание. с.о. – сухой осадок, остальные обозначения даны в табл. 2.

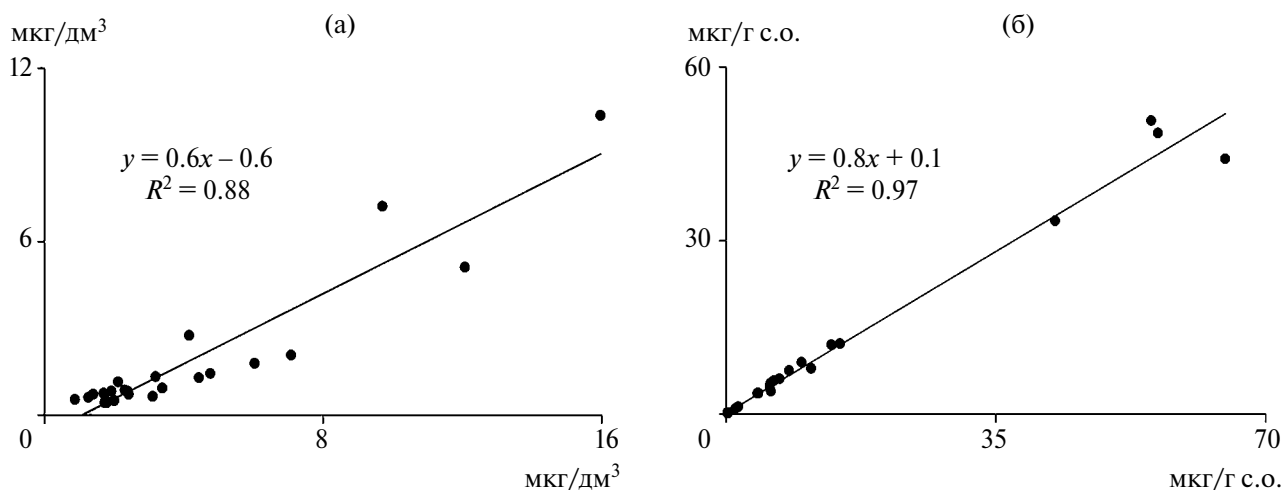


Рис. 2. Корреляционная зависимость между содержанием Ф и Хл *a* + Ф в воде (а) и ДО (б). По оси абсцисс – концентрация Хл *a* + Ф, по оси ординат – концентрация Ф.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между содержанием пигментов в лагуне Буссе и абиотическими характеристиками водной среды

Показатель, ед. измерения	Хл <i>a</i> + Ф в воде		Хл <i>a</i> + Ф в ДО	
	мкг/дм ³	мг/м ²	мкг/г с.о.	мг/(м ² × мм)
Глубина, м	–0.29	0.71	0.70	0.72
БПК ₅ , мг/дм ³	0.62	0.18	–0.24	–0.26
Азот нитритный, мкг/дм ³	0.64	0.30	–0.10	–0.10
Фосфор фосфатный, мкг/дм ³	0.59	–0.25	–0.62	–0.48
Хл <i>a</i> + Ф, мкг/дм ³	1.0	0.50	–0.21	–0.27
Хл <i>a</i> + Ф, мг/м ²	0.50	1.0	0.51	0.56
Хл <i>a</i> + Ф в ДО, мкг/г с.о.	–0.21	0.51	1.0	0.94
Хл <i>a</i> + Ф, мг/(м ² · мм)	–0.27	0.56	0.94	1.0
ОВ в ДО, %	0.00	0.65	0.88	0.79
Влажность, %	0.05	0.65	0.89	0.76
Хл <i>a</i> + Ф, мг/г ОВ	–0.28	0.44	0.92	0.98
Диаметр частиц, %:				
10–1 мм	0.38	–0.23	–0.77	–0.77
0.9–0.1 мм	–0.21	–0.52	–0.15	–0.10
0.09–0.005 мм	0.04	0.55	0.55	0.53

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты корреляции ($p < 0.05$).

Содержание Хл *a* + Ф в единице объема воды связано с концентрацией биогенных и органических веществ (табл. 4). Еще более сильная связь получена между количеством пигментов под единицей площади воды, а также в грунтах и глубиной станции. Влияние температуры, солености, рН и содержания растворенного в воде кислорода на пигментные показатели в лагуне не выявлено.

Количество осадочного Хл *a* + Ф связано с типологическими характеристиками грунтов, более тесная зависимость отмечена с влажностью и содержанием ОВ (табл. 4). Характер связей отражает взаимный рост концентрации хлорофилла в осадках и их физико-химических характеристик. Так, в песчаных ДО с низкой влажностью и минимальным содержанием ОВ у прохода Суслова (районы I и II) количество пигмента наиболее низкое (рис. 3). В илисто-песчаных ДО с повышенными влажностью и концентрацией ОВ у западного побережья и в оз. Выселковое (районы III и IV соответственно) содержание Хл *a* + Ф существенно выше. Максимальное содержание

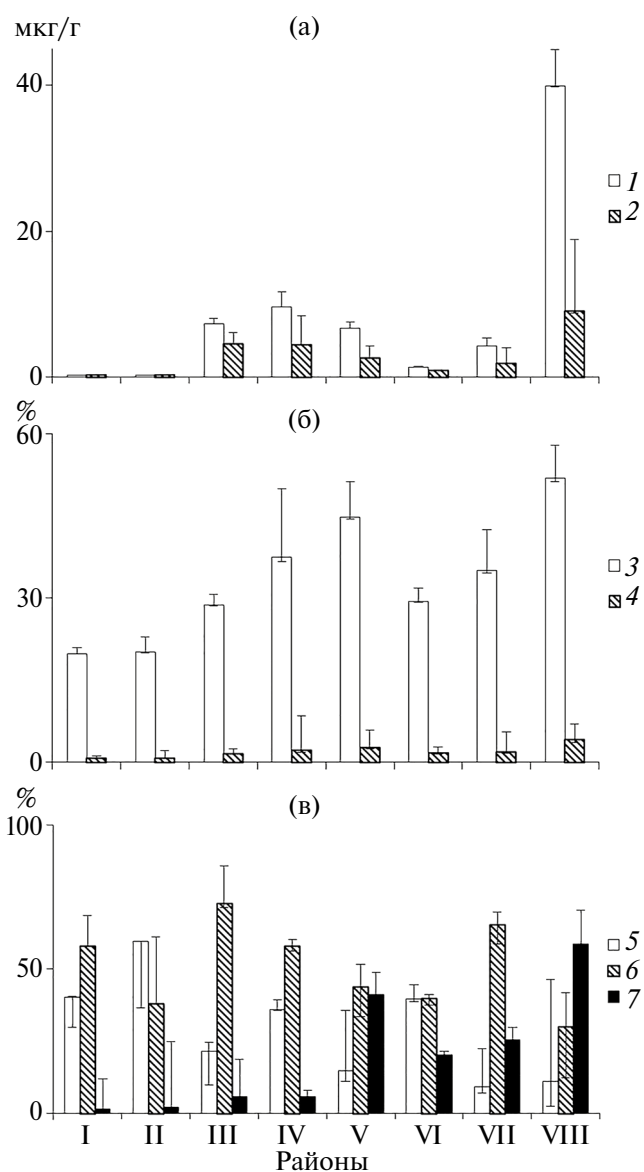


Рис. 3. Содержание пигментов (а), воды и ОВ (б), типа грунта (в) в ДО исследованных районов лагуны Буссе. По оси ординат: а – концентрация Хл *a* + Ф в сухом осадке (1) и в ОВ (2); б – влажность сырого осадка (3) и содержание ОВ в сухом осадке (4); в – доля в ДО галечника и гравия (5), песка (6), алевритов и пелитов (7); по оси абсцисс – номера районов.

Хл *a* + Ф отмечено в илах с наибольшими влажностью и долей ОВ в центре лагуны (район VIII).

Анализ массива данных показал, что наиболее значимый фактор (30% общей дисперсии) связывает пигменты ДО, физико-химические характеристики бентали (влажность, содержание ОВ, доля илов) и глубину станции (табл. 5). Второй фактор (25%) группирует пигменты и характеристики пелагиали (БПК₅, N-NO₂, P-PO₄). В меньшей степени (23%) связаны между собой гидролого-гидрохимические (температура, соленость,

Таблица 5. Факторные нагрузки для некоторых изученных параметров воды и ДО в лагуне Буссе

Показатель	Фактор			
	1	2	3	4
Температура, °C	0.25	−0.44	−0.61	0.24
Глубина, м	−0.79	−0.21	0.13	−0.08
Соленость, ‰	0.18	−0.23	0.89	−0.11
pH, ед.	0.27	0.10	0.61	−0.16
Растворенный кислород, % насыщения	0.19	0.12	0.89	0.06
БПК ₅ , мг/дм ³	0.24	0.69	−0.35	−0.03
Азот нитритный, мкг/дм ³	0.10	0.72	−0.37	0.04
Фосфор фосфатный, мкг/дм ³	0.35	0.52	0.19	−0.23
Хл <i>a</i> + Ф, мкг/дм ³	0.11	0.94	+0.10	0.08
Хл <i>a</i> + Ф, мг/м ²	−0.65	0.52	−0.12	0.05
Ф, мкг/дм ³	0.12	0.88	−0.02	0.16
Хл <i>a</i> + Ф, мкг/г с.о.	−0.96	−0.10	−0.11	−0.13
Хл <i>a</i> + Ф, мг/(м ² × мм)	−0.91	−0.12	−0.15	−0.09
Ф, мкг/г с.о.	−0.95	−0.07	−0.13	−0.10
Влажность, %	−0.84	0.16	−0.07	−0.39
ОВ в ДО, %	−0.83	0.13	−0.10	−0.44
Хл <i>a</i> + Ф, мг/г ОВ	−0.91	−0.12	−0.21	−0.21
Диаметр частиц, %:	0.24	0.31	0.04	0.83
10–1 мм	0.27	0.31	−0.04	0.65
>1–0.1 мм	−0.52	0.16	−0.01	−0.74
>0.1–0.005 мм				
Вклад фактора в суммарную дисперсию, %	33	22	13	10

Примечание. Значения получены путем многомерного факторного анализа корреляционной матрицы (для 20 переменных) по методу главных компонент с варимакс-вращением. Жирным шрифтом выделены значимые нагрузки (при $p < 0.05$).

pH, концентрация растворенного в воде кислорода) и геоморфологические (гранулометрический состав грунтов) показатели.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Содержание Хл *a* + Ф (4.1 ± 0.8 мкг/дм³) в воде лагуны Буссе в июле 2021 г. в среднем превышало уровни, характерные для зал. Анива Охотского моря в аналогичный период 2007 г. (0.74 ± 0.07 мкг/дм³), 2009 г. (1.08 ± 0.06 мкг/дм³) и 2012 г. (1.05 ± 0.09 мкг/дм³) (Коренева, Латковская, 2013). Средняя концентрация Хл *a* + Ф в ДО лагуны (13.5 ± 4.0 мкг/г с.о.) также была выше, чем в зал. Анива (6.5 ± 0.7 мкг/г с.о.) и Амурском лимане Японского моря ($3.0–10.0$ мкг/г с.о.) (Марьяш и др., 2010). Более высокое содержание Хл *a* + Ф в воде и ДО лагуны по сравнению с морскими водоемами умеренно-муссонного климата

обусловлено специфичностью водоема. Известно, что лагуны — это центры химических природных превращений, где происходит интенсификация биологических процессов (Cadier et al., 2017). Несмотря на аномально жаркое лето, среднее содержание Хл *a* + Ф в ДО водоема в 2021 г. было в 1.6 раз ниже, чем в июле 2013 г. (Коренева и др., 2021). Исходя из максимальной продукционной активности фитопланктона в лагуне Буссе при температуре воды $3.0–11.7^\circ\text{C}$ в мае и $16.0–16.8^\circ\text{C}$ в сентябре (Мотылькова, Коновалова, 2021), можно предположить, что условия экстремального прогрева в июле 2021 г. не были благоприятными для развития водорослей. Пониженная продуктивность также могла быть следствием низкой солнечной активности (Goloso et al., 2021). Среднее значение солнечной активности (число Вольфа) в июле 2021 г. было значительно ниже, чем в июле 2013 г.³.

В пигментном составе воды преобладала активная форма Хл *a*, в осадочном комплексе — продукты его деградации. Это связано с более сильным разрушением пигментов в ДО, чем в воде, а также с неблагоприятными условиями для сохранения осадочного Хл *a* в составе новообразованного ОВ. Тесная зависимость между Хл *a* + Ф и Ф указывает, что основной источник Ф в лагуне — планктонные водоросли. Содержание Ф в воде сопоставимо с таковым для зал. Анива в период сезонного минимума развития фитопланктона (Коренева, Латковская, 2013).

Неоднородность пространственного распределения концентраций Хл *a* + Ф в воде согласуется с таковым для фитопланктона в период его летнего минимума (Мотылькова, Коновалова, 2021). В отличие от зал. Анива с наибольшими показателями продуктивности в центре акватории (Коренева, Латковская, 2013), в лагуне Буссе максимумы содержания Хл *a* + Ф отмечены в устьевых зонах побережья, обогащенных биогенными элементами за счет речных вод (Ефанов и др., 2014).

Неоднородность распределения Хл *a* + Ф в ДО является следствием различных условий формирования грунтов и их продукционных свойств. В зоне влияния речных вод в побережье высокая доля ОВ и повышенная влажность осадков связаны с активным развитием бентосных водорослей при хорошей обеспеченности их минеральными солями. Максимальное содержание пигментов в ДО глубоководных станций центрального района типично для лагуны и согласуется со статичностью и повышенным заилинием (Коренева и др., 2021). Причиной повышенного содержания Хл *a* + Ф в ДО в центре лагуны может быть большее количество осаждающейся растительной взвеси на глубоководных станциях и деструкция

³ <https://www.sidc.be/SILSO/home> (Дата обращения 16.09.2023 г.)

илистых осадков в условиях дефицита растворенного в воде кислорода, фиксируемого по присутствию сероводорода в придонных слоях. Тесная связь содержания Хл $a + \Phi$ с распределением ДО по площади дна зависит от их типологических и физико-химических свойств, что согласуется с полученными ранее для лагуны Буссе и зал. Анива данными (Коренева, Сигарева, 2019; Коренева и др., 2021). Зависимость между количеством осадочного Хл $a + \Phi$ и содержаниями ОВ в ДО подтверждает индикаторную значимость пигментов ДО как продукционных показателей, поскольку регулируется в основном физиологическим состоянием планктона и бентоса, а также доступностью ОВ в качестве субстрата (Агатова, 2017).

Наличие связи между содержанием пигментов в воде и донных отложениях лежит в основе использования данных о пигментах ДО в оценке трофического состояния водных экосистем и его изменений (Krishnan et al., 2022; Raja, Rosell-Melé, 2022). В лагуне зависимость между содержанием Хл $a + \Phi$ в ДО и его концентрацией в единице объема воды достоверно не установлена. По-видимому, на содержание осадочных пигментов оказывали влияние интенсивный водообмен, препятствующий осаждению фитопланктона; хороший прогрев, стимулирующий деструкцию ОВ в толще воды; выедание водорослей зоопланктоном (Guimaraes-Bermejo et al., 2018; Мотылькова, Коновалова, 2021). Вместе с тем, отмечена положительная связь между содержанием пигментов в столбе воды ($\text{мг}/\text{м}^2$) и сухом осадке, а также ДО с натуральной влажностью. Показано, что количественное соотношение между показателями продуктивности фитопланктона в воде и ДО лагуны Буссе сопоставимо со среднегодовой скоростью осадконакопления, что объясняется вкладом растительной взвеси в формирование отложений. Отклонения значений соотношения между концентрациями пигментов на станциях от их среднего значения в лагуне обусловлены различием факторов формирования трофических условий на отдельных участках. Результаты исследований согласуются с полученными ранее данными на пресноводных волжских водоемах, для которых был предложен примененный в настоящей работе способ расчета соотношения пигментов (Сигарева, 2010, 2012). Следовательно, для разнотипных водоемов (пресноводных и морских) характерны общие количественные связи между продукционными и деструкционными процессами, что позволяет использовать соотношение пигментов в воде и ДО в качестве показателя продуктивности в настоящем и будущем.

Основной фактор, влияющий на продуктивность лагуны — биотический: в воде — это продукция, в грунтах — деструкция ОВ. Гидрохими-

ческий, гидрологический и геоморфологический факторы оказывали меньшее влияние на формирование трофических условий в лагуне летом. Доминирующее влияние биотического фактора на изменчивость показателей продуктивности в летний период отмечали и ранее для лагуны Буссе (Коренева и др., 2021) и зал. Анива (Коренева, Сигарева, 2019).

Содержание хлорофилла в воде характеризует трофические условия в лагуне Буссе, сложившиеся в аномально теплом июле 2021 г. По среднему содержанию Хл $a + \Phi$ в воде ($4.1 \pm 0.8 \text{ мкг}/\text{дм}^3$) лагуна — мезотрофный водоем (Carlson, 1977; Китаев, 1984). Отдельные участки в прибрежье (станции 15–18) и оз. Выселковое (ст. 12) имеют эвтрофный статус ($12.1\text{--}16.0 \text{ мкг}/\text{дм}^3$), что обусловлено активным развитием водорослей в приустьевых водах с повышенным за счет влияния речного стока содержанием биогенных элементов. Высокую продуктивность фитопланктона в мелководье летом наблюдали и ранее (Мотылькова, Коновалова, 2021). Количество Хл $a + \Phi$ в ДО отражает продукционные свойства экосистемы водоема за более длительный период функционирования. Согласно средней концентрации Хл $a + \Phi$ в ДО ($13.5 \pm 4.0 \text{ мкг}/\text{г с.о.}$ или $0.41 \pm 0.10 \text{ мг}/\text{г ОВ}$), лагуна Буссе — тоже мезотрофный водоем (Möller, Scharf, 1986). Особенности распределения пигментов в бентали лагуны обуславливают различия оценок биологической продуктивности ее отдельных участков. Так, по содержанию Хл $a + \Phi$ в ДО прибрежье ($0.22\text{--}11.06 \text{ мкг}/\text{г с.о.}$ или $0.03\text{--}0.58 \text{ мг}/\text{г ОВ}$) имеет олиготрофный статус, центральный район ($14.8\text{--}56.1 \text{ мкг}/\text{г с.о.}$ или $0.96\text{--}1.35 \text{ мг}/\text{г ОВ}$) — мезотрофный. Эвтрофное состояние характерно для глубоководного участка (ст. 24) в центре лагуны с концентрацией Хл $a + \Phi$ $64.80 \text{ мкг}/\text{г с.о.}$ или $1.09 \text{ мг}/\text{г ОВ}$. Трофический статус мелководной лагуны Буссе соответствует категории трофии в прежние годы, хотя средняя концентрация Хл $a + \Phi$ в ДО в июле 2021 г. была меньше, чем в июле 2013 г. ($21.4 \pm 5.6 \text{ мкг}/\text{г с.о.}$) (Коренева и др., 2021). Трофность лагуны превышала таковую ближайшего более крупного морского водоема — зал. Анива (Кантаков и др., 2007). Вместе с тем, универсальная связь между содержанием осадочных пигментов и физико-химическими характеристиками ДО в водоемах с разным уровнем трофии сохраняется (Коренева, Сигарева, 2019; Сигарева и др., 2020; Коренева и др., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопряженные данные о содержании Хл $a + \Phi$ в воде и ДО лагуны Буссе позволили выявить закономерности их распределения на разнотипных

участках пелагиали и бентали в период сезонного минимума продуктивности фитопланктона. Несмотря на значительную вариабельность абиотических условий, между содержанием пигментов в воде и ДО установлена зависимость, отражающая роль фитопланктона в формировании продукционных свойств бентали. Величина соотношения пигментов в воде и ДО может быть использована при оценке состояния и динамики продуктивности водоема.

По среднему содержанию $Хл\ a + Ф$ в воде и ДО, лагуна Буссе — мезотрофный водоем. На отдельных участках трофическое состояние лагуны изменяется от олиготрофного (в прибрежных районах) до мезотрофного (в центральном районе). В статической глубоководной зоне и северо-восточном побережье выявлены станции с эвтрофным статусом. Трофическое состояние бентали лагуны с 2013 по 2021 гг. остается олиготрофным в мелководном побережье и мезотрофным в центре лагуны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.Е. Марыхину за помощь в проведении экспедиционных работ и Д.М. Ложкину (Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии) за предоставление данных по температуре воды в лагуне Буссе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках договора о сотрудничестве между Сахалинским филиалом Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, а также по темам государственного задания (№ 076-00001-24-00 и № 124032100076-2).

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

Автор Т.Г. Коренева: разработка цели и постановка задач исследования; анализ результатов исследования и подготовка данных; написание текста статьи.

Автор Л.Е. Сигарева: генерация идеи исследования; проведение научного консультирования; участие в обсуждении результатов.

Автор И.В. Сырбу: отбор проб, подготовка и спектрофотометрическое исследование образцов, расчет результатов анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агапова А.И. 2017. Органическое вещество в морях России. М.: ВНИРО.
- Бровко П.Ф., Микишин Ю.А., Рыбаков В.Ф. и др. 2002. Лагуны Сахалина. Владивосток: ДВГУ.
- Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР.
- Гольдин Е.Б. 2013. Биологическая активность микроводорослей и ее значение в межвидовых взаимоотношениях // Экосистемы, их оптимизация и охрана. Симферополь: ТНУ. Вып. 9. С. 49.
- Евсеева Н.В. 2016. Современное состояние ресурсов анфельдии тобучинской Сахалино-Курильского региона и перспективы их рационального использования // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: Матер. VII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (Петропавловск-Камчатский, 22–24 марта 2016 г.). С. 85.
- Ефанов В.Н., Тепаева А.Е. 2014. Сезонное развитие и количественные показатели фитопланктона лагуны Буссе // Перспективы науки. № 11(62). С. 22.
- Ефанов В.Н., Выпряхкин Е.Н., Латковская Е.М. 2013. Современное состояние донных отложений лагуны Буссе (залив Анива) // Наука и бизнес: пути развития. № 11(41). С. 31.
- Ефанов В.Н., Выпряхкин Е.Н., Латковская Е.М., Пономарева О.С. 2014. Гидрохимическая характеристика и видовой состав организмов спата лагуны Буссе (залив Анива) в июне 2012 года // Инновации и инвестиции. № 12. С. 159.
- Задкова И.И., Малюшко Л.Д., Сарочан В.Ф. 1975. Геохимия лагуны Буссе на Сахалине. Новосибирск: Наука.
- Калганова Т.Н. 1993. Питание приморского гребешка и использование им кормовой базы в лагуне Буссе (о. Сахалин) // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование экосистем и их отдельные компоненты: Межвузовский сборник научных трудов. М.: МПУ. С. 71.
- Кантаков Г.А., Стоник И.В., Селина М.С., Орлова Т.Ю. 2007. Адвекция, вертикальная устойчивость вод и особенности пространственно-временного распределения фитопланктона в заливе Анива Охотского моря в 2001–2003 гг. // Тр. СахНИРО. Т. 9. С. 295.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск. КарНЦ РАН. 395 с.
- Коренева Т.Г., Латковская Е.М. 2013. Характеристика изменчивости вод залива Анива по содержанию пигментов фитопланктона // Вода: химия и экология № 10. С. 68. <https://elibrary.ru/rovykld>
- Коренева Т.Г., Сигарева Л.Е. 2019. Распределение хлорофилла *a* в донных отложениях залива Анива (Охотское море) // Биология моря. Т. 45. № 5. С. 299.
- Коренева Т.Г., Сигарева Л.Е., Латковская Е.М. 2021. Содержание хлорофилла *a* в донных отложениях

- мелководной лагуны Буссе (остров Сахалин) // Биология моря. Т. 47. № 5. С. 339.
- Марьяш А.А., Ходоренко Н.Д., Звалинский В.И., Тищенко П.Я. 2010. Хлорофилл, гуминовые вещества и органический углерод в эстуарии реки Раздольная в период ледостава // Вестн. ДВО РАН. № 6. С. 44.
- Матишов Г.Г., Фуштей Т.В. 2003. К проблеме вредоносных “цветений воды” в Азовском море // Электронный журнал “Исследовано в России”. С. 213.
<http://zhurnal.apc.relarn.ru/articles/2003/022.pdf>
- Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. 2021. Состав и структура фитопланктона лагуны Буссе (юго-восточный Сахалин) // Биология моря. Т. 27. № 5. С. 301.
- Сигарева Л.Е. 2010. Содержание хлорофилла в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 3. С. 38.
- Сигарева Л.Е. 2012. Хлорофилл в донных отложениях волжских водохранилищ. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 217 с.
- Сигарева Л.Е., Коренева Т.Г., Минеева Н.М., Тимофеева Н.А. 2020. Сравнительный анализ содержания хлорофилла а в пресноводном и морском водоемах // Биология внутр. вод. № 5. С. 439.
- Тепалева А.Е., Калганова Т.Н. 2012. Развитие фитопланктона в лагуне Буссе летом 2011 года // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. № 1. С. 104.
- Хлебович В.В. 1989. Критическая соленость и хлорофиллин: современный анализ понятий // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 189. С. 5.
- Шпилько Т.С., Шевченко Г.В. 2018. Влияние приливо-отливной динамики на обмен меропланктона (Bivalvia, Gastropoda) между лагуной Буссе и прилегающей морской акваторией залива Анива // Изв. ТИНРО. Т. 195. С. 92.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-195-92-110>
- Cadier M., Sourisseau M., Gorgues T. et al. 2017. Assessing spatial and temporal variability of phytoplankton communities' composition in the Iroise Sea ecosystem (Brittany, France): A 3D modeling approach: Part 2: Linking summer mesoscale distribution of phenotypic diversity to hydrodynamism // J. Mar. Systems. V. 169. P. 111.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.01.004>
- Carlson R.E. 1977. A trophic state index for lakes // Limnol., Oceanogr. V. 22. № 2. P. 361.
<https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.2.0361>
- Faust M., Larsen J., Moestrup Ø. 1999. Potentially toxic phytoplankton (3) Prorocentrum (Dinophyceae) // ICES Identification Leaflets for Plankton. № 184. P. 2.
<https://doi.org/10.17895/ices.pub.5164>
- Golosov S., Zverev I., Terzhevik A. et al. 2021. On the parameterization of phytoplankton primary production in water ecosystem models // J. of Physics: Conference Series 2131 (3): 032079.
<https://doi.org/10.1088/1742-6596/2131/3/032079>
- Guimaraes-Bermejo M.O., Merino-Ibarra M., Valdespino-Castillo P.M. et al. 2018. Metabolism in a deep hypertrophic aquatic ecosystem with high water-level fluctuations: a decade of records confirms sustained net heterotrophy // PeerJ6: e5205.
<https://doi.org/10.7717/peerj.5205>
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 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)
- Krishnan S., Patil J.S., Anil A.C. 2022. Benthic-pelagic coupling assessed using phytoplankton marker pigments: a case study from the Paradip port, East Coast of India // Environ. Sci. and Pollut. Res. V. 29. P. 27761.
<https://doi.org/10.1007/s11356-021-17458-7>
- Lorenzen C.J. 1967. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations // Limnol., Oceanogr. V. 12. № 2. P. 343.
<https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343>
- Linghan Z., Swann G.E.A., Leng M.J. et al. 2023. Ecosystem deterioration in the middle Yangtze floodplain lakes over the last two centuries: Evidence from sedimentary pigments // Quaternary Science Reviews. V. 302. P. 107954.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.107954>
- Möller W.A.A., Scharf B.W. 1986. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // Hydrobiologia. V. 143. № 1. P. 327.
<https://doi.org/10.1007/BF00026678>
- Raja M., Rosell-Melé A. 2022. Quantitative link between sedimentary chlorin and sea-surface Chlorophyll-a // J. Geophys. Res.: Biogeosciences. V. 127(5).
<https://doi.org/10.1029/2021JG006514>
- Reavie E.D., Edlund M.B., Andresen N.A. et al. 2017. Paleolimnology of the lake of the woods southern basin: continued water quality degradation despite lower nutrient influx // Lake and Reservoir Manage. V. 33. № 4. P. 369.
<https://doi.org/10.1080/10402381.2017.1312648>

Chlorophyll in Water and Bottom Sediments as an Indicator of the Trophic State of Busse Lagoon (Sakhalin Island)

T. G. Koreneva¹, L. E. Sigareva², I. V. Syrbu¹

¹*Sakhalin Branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

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

*e-mail: t.koreneva@sakhniro.ru

New associated data on the content of chlorophyll *a* and its derivatives in the water and bottom sediments of Busse Lagoon (Sakhalin Island) have been obtained. Chlorophyll *a* and chlorophyll degradation products (Chl *a* + Ph) in the water column is represented predominantly by the active form ($61.4 \pm 1.1\%$), in bottom sediments – by a product of its degradation ($84.7 \pm 2.5\%$). The connection between pigments in water and bottom sediments, as well as the abiotic conditions of primary production, has been revealed. For the first time, for a unique reservoir characterized by overgrowth of aquatic vegetation, silt accumulation and regular death of aquatic organisms, the similarity of the average annual sedimentation rate in the lagoon with the ratio of pelagic and benthic pigments was shown. The prevailing importance of the biotic factor in the formation of trophic conditions has been established. Based on the average content of Chl *a* + Ph in water (4.1 ± 0.8 mg/dm³) and in bottom sediments (13.5 ± 4.0 µg/g d.s.), Busse Lagoon is a mesotrophic reservoir. Trophic state of benthic in the period 2013–2021 is preserved, remaining oligotrophic in the shallow coastal zone and mesotrophic in the central part of the lagoon.

Keywords: Busse Lagoon, chlorophyll, water, bottom sediments, trophic state

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(282.247.413.5):592

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА, ОБИЛИЯ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕТНЕГО МАКРОЗООБЕНТОСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 г. **Т. А. Ловкова**^а, **Е. Г. Пряничникова**^{а, *}

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

*e-mail: pryanichnikova_e@ibiw.ru

Поступила в редакцию 22.05.2023 г.

После доработки 18.08.2023 г.

Принята к публикации 24.08.2023 г.

Изучены основные структурные характеристики летнего макрозообентоса Рыбинского водохранилища по данным расширенной сети станций в 2019 и 2021 гг. Выявлено 80 видов и форм донных беспозвоночных, большую часть которых составляли хирономиды, олигохеты и моллюски. Во всех зонах и плесах водохранилища основа видового богатства бентоса была представлена хирономидами. Доминантный комплекс на всех грунтах включал в себя *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, в большинстве случаев — *Chironomus* f. l. *plumosus*, за исключением заиленного песка, где к ним прибавлялись *Cladotanytarsus* gr. *mancus* и *Tubifex newaensis* (Michaelson, 1902). На заиленном ракушечнике в состав доминантов входил *Potamothenis moldaviensis* Vojtovsky et Mrazek, 1902. В основе численности (93%) и биомассы (86%) животных были хирономиды и олигохеты. Наибольшее обилие донных беспозвоночных зарегистрировано на серых илах и в глубоководной зоне водохранилища. Шекснинский плес характеризовался наибольшей биомассой бентоса, Волжский — наибольшей численностью. Среди трофических групп в численности макрозообентоса на всех основных грунтах, во всех плесах, в глубоководной зоне и устьевых областях притоков водоема доминировали детритофаги—глутатели. В зоне открытого мелководья по численности преобладали фитодетритофаги—фильтраторы+собиратели. Эта трофическая группа вносила наибольший вклад в биомассу бентоса серых и торфянистых илов во всех зонах и плесах, кроме Волжского. На заиленном ракушечнике наибольшую долю в общей биомассе составляли фитодетритофаги—фильтраторы+собиратели и детритофаги—глутатели. Детритофаги—глутатели формировали основную часть биомассы бентоса на заиленном песке и в Волжском плесе. При проведении сравнительного анализа с результатами, полученными в 1978 г., зарегистрировано снижение биомассы олигохет на серых илах в ~3 раза. По-видимому, это связано со снижением встречаемости и обилия ранее доминировавшей на серых илах крупной олигохеты, индикатора β-мезосапробных условий *Tubifex newaensis*. В 2019 и 2021 гг. данный вид не входил в доминантный комплекс серых илов. Его стали представлять полисапробы *Limnodrilus hoffmeisteri*. Это может служить косвенным признаком повышения трофического статуса водоема до типично эвтрофного и увеличения накопления органического вещества в грунтах.

Ключевые слова: макрозообентос, видовое богатство, доминантный комплекс, численность, биомасса, трофическая структура

DOI: 10.31857/S0320965224050051, **EDN:** XSBLBG

ВВЕДЕНИЕ

Рыбинское водохранилище — одно из наиболее изученных среди водохранилищ р. Волги и других крупных искусственных водоемов России (Структура..., 2018). Характерной особенностью его водного режима является большой размах внутригодовых колебаний уровня воды, чем многолетних среднегодовых. Видовой состав, распре-

деление и обилие донного населения в значительной степени зависят от глубины и типа донных отложений (Перова, 2012). Пространственное распределение и накопление донных отложений обусловлено морфологическими и гидрологическими особенностями водохранилищ (Эдельштейн, 1998). В Рыбинском водохранилище постоянно идут процессы трансформации донных отложений, пространственное распределение которых часто имеет мозаичный характер (Законнов, 2007). Кроме того, для современного периода

Сокращения: НОТ — низшие определяемые таксоны; НПУ — нормальный подпорный уровень.

актуальны тенденция к сокращению ареалов илистых отложений, увеличение площадей песчаных наносов, а также рост скорости седиментации, по сравнению с 1990-ми годами (Законнов, 2015). Все эти процессы оказывают существенное влияние на макрозообентос водохранилища.

Наблюдать за сообществами донной фауны Рыбинского водохранилища стали >60 лет назад, начиная с момента его создания (Щербина, Перова, 2018). Последние исследования летней донной фауны по расширенной сети станций проводили в 1978 г. (Баканов, Митропольский, 1982), что и обусловило актуальность данной работы. Ее цель — изучить качественные и количественные характеристики летнего макрозообентоса основных грунтов и разнотипных участков Рыбинского водохранилища в 2019 и 2021 гг., выявить основные изменения сообществ по сравнению с данными 1978 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в июле–августе 2019 г. и 2021 г. на 45 станциях Рыбинского водохранилища (рис. 1), из которых 15 относились к устьевым областям притоков: Юхоть, Сить, Тереха, Ухра, Согожа, Маткома, Суда, Большой Юг, Себла, Ламь, Кесьма, Реня, Шексна, Волготня. Устьевые области притоков включали предустьевые заливы и переходные зоны приемника (Цветков и др., 2015). Большая часть станций (23) располагалась в глубоководной зоне водоема с глубиной >5 м при НПУ, меньшая (7) — в мелководной зоне с глубиной <5 м при НПУ (Щербина, 1993).

Пробы макрозообентоса отбирали модифицированными дночерпателями Экмана–Берджа: ДАК-250 с площадью захвата 1/40 м² по одному подъему на станции и ДАК-100 с площадью захвата 1/100 м² по два подъема на станции. Всего было собрано и проанализировано 73 пробы макрозообентоса. Камеральную обработку собранного материала проводили по стандартной методике, принятой в Институте биологии внутренних вод РАН (Методика..., 1975). Крупных моллюсков родов *Unio*, *Viviparus* и *Dreissena* учитывали отдельно.

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность (N , экз./м²), биомассу (B , г/м²), встречаемость (P , %), число НОТ. Видовую идентификацию организмов проводили по определителям (Шилова, 1976; Панкратова, 1977, 1983; Wiederholm, 1986; Кикнадзе и др., 1991; Определитель..., 1995, 1997, 2000, 2004; Timm, 2009).

Для исследования трофической структуры макрозообентоса все виды донных макробеспозвоночных разделили на пять групп по типу питания (Извекова, 1975): 1 — детритофаги–собиратели; 2 — фитодектритофаги–фильтраторы + собирате-

ли; 3 — фитодектритофаги–фильтраторы; 4 — детритофаги–глотатели; 5 — хищники–активные хвататели. Сведения о характере пищи и способе ее добычи взяты из работ (Щербина, 1993; Монаков, 1998). Для выявления комплекса доминантных видов применяли индекс плотности Арнольди в модификации Г.Х. Щербины (1993). Доминантами считали представителей донной фауны с индексом >10%.

Температура придонного слоя воды в период изучения варьировала от 16.3 до 21.8°C, содержание кислорода — от 3.7 до 9.9 мг/л. В Рыбинском водохранилище среднее содержание кислорода в придонном слое воды на момент отбора проб в оба года было почти одинаковым (в 2019 г. — 7.9 мг/л, в 2021 г. — 8 мг/л), средняя температура придонного слоя воды в 2021 г. была выше на 4.3°C, чем в 2019 г. (21.5 и 17.2°C соответственно).

Исследованные станции отличались не только по глубине, но и по характеру донных отложений. Выделено четыре основных грунта: I — серый ил, II — заиленный песок, III — торфянистый ил, IV — заиленный ракушечник. К заиленному ракушечнику относили те грунты, где были выявлены живые моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), а также обнаружено значительное количе-

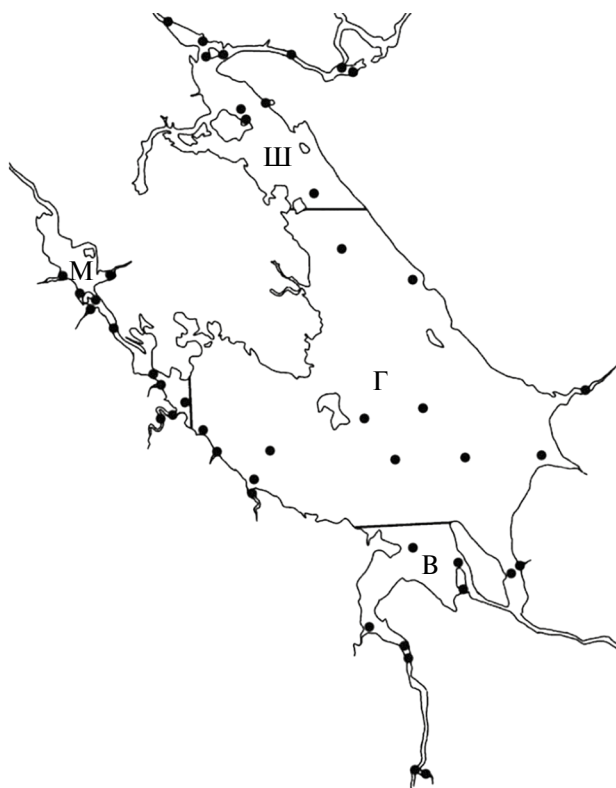


Рис. 1. Карта-схема Рыбинского водохранилища. В — Волжский плес, М — Моложский, Ш — Шекснинский, Г — Главный плесы (по: Фортунатов, 1974); точками обозначены месторасположения станций отбора проб.

Таблица 1. Количество проб макрозообентоса

Участок водохранилища	2019 г.				2021 г.			
Плеси:								
Волжский	1	2	0	1	3	1	1	1
Главный	7	1	2	1	7	2	1	2
Шекснинский	7	1	0	1	1	4	3	2
Моложский	6	4	1	0	6	3	0	1
Зоны:								
открытое мелководье	1	2	0	0	1	3	0	3
глубоководная	12	4	2	2	10	6	3	2
устьевая область притоков	8	2	1	1	6	1	2	1

Примечание. Здесь и в табл. 2–4, I – серый ил, II – заиленный песок, III – торфянистый ил, IV – заиленный ракушечник.

ство раковин дрейссенид или живых моллюсков. Количество проб макрозообентоса, отобранных с разных грунтов на разнотипных участках водохранилища, представлено в табл. 1.

Для оценки достоверности различий количественных показателей макрозообентоса полученные результаты обрабатывали с помощью дисперсионного анализа Краскела–Уоллиса (H) и критерия Фишера (Z) при уровне значимости $p = 0.05$. Для подробного последовательного анализа различий между группами после выявления групповых различий проводили апостериорные попарные сравнения данных с помощью U -критерия Манна–Уитни при $p = 0.05$. При выявлении связи количественных характеристик макрозообентоса от температуры придонного слоя воды использовали регрессионный анализ при $p = 0.05$. Представление данных в графическом виде и статистическую обработку выполняли с использованием рекомендаций в работах (Методика..., 1975; Песенко, 1982; Унгурияну, Гржибовский, 2011). Ошибка среднего арифметического $M \pm SE$ приведена при $n \geq 3$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего в Рыбинском водохранилище в период изучения обнаружено 80 НОТ донных макробеспозвоночных (табл. 2). Число видов и форм основных таксономических групп макрозообентоса было следующим: хирономиды – 25, моллюски – 23, олигохеты – 20, прочие (представители полихет, пиявок, амфипод и цератопогонид, обилие и встречаемость которых были относительно низкими) – 12.

Летом 2019 г. состав донной фауны включал в себя 64 НОТ: хирономид – 21, олигохет – 14, моллюсков – 18, прочих – 11. В 2021 г. видовое богатство беспозвоночных было ниже (57 НОТ): хирономид – 22, олигохет – 16, моллюсков – 15, прочих – 4.

Наибольшим видовым богатством макрозообентоса характеризовались серые илы (59 НОТ),

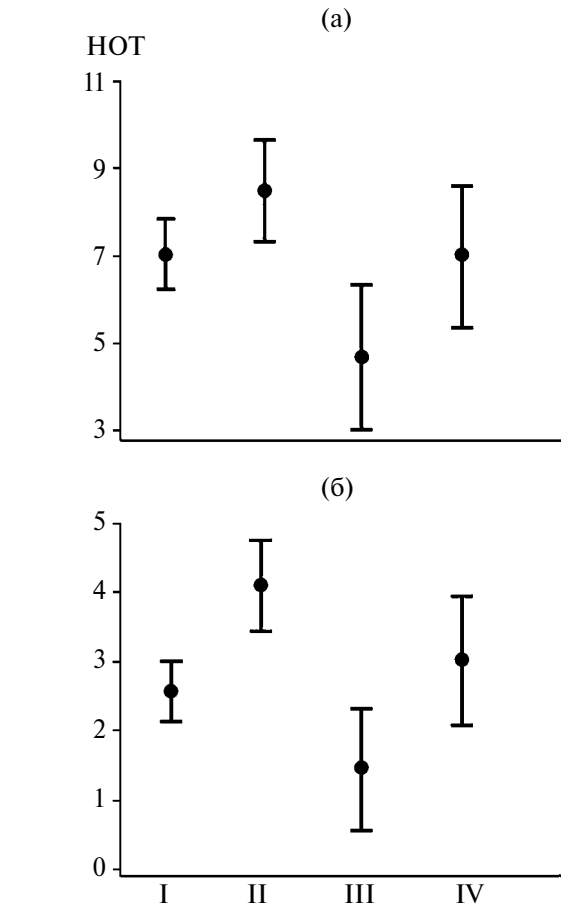


Рис. 2. Число НОТ макрозообентоса (а) и хирономид (б) в пробах, отобранных на разных грунтах (I–IV) Рыбинского водохранилища. Здесь и на рис. 3–6, I – серый ил, II – заиленный песок, III – торфянистый ил, IV – заиленный ракушечник. Приведены значения среднего арифметического и его стандартной ошибки.

наименьшим – торфянистые (23 НОТ). Число НОТ донных беспозвоночных статистически достоверно различалось на сером и торфянистом илах ($U = 84$; $Z = 2.3$; $p = 0.02$), и на заиленном песке и торфянистом иле ($U = 39$; $Z = 2.1$; $p = 0.03$) (рис. 2а). Такие различия можно объяснить тем,

Таблица 2. Таксономический состав и встречаемость макрозообентоса на основных грунтах Рыбинского водохранилища летом 2019 и 2021 гг.

Таксон	P			
	I	II	III	IV
Тип Mollusca				
Класс Gastropoda				
Семейство Viviparidae				
<i>Viviparus viviparus</i> (L., 1758)	11	—	11	44
Семейство Valvatidae				
<i>Cincinna depressa</i> C. Pfeiffer, 1828	5	17	—	—
<i>C. piscinalis</i> (O.F. Müller, 1774)	8	11	—	11
Семейство Lithoglyphidae				
<i>Lithoglyphus naticoides</i> C. Pfeiffer, 1828	5	6	—	—
Класс Bivalvia				
Семейство Sphaeriidae				
<i>Amesoda solida</i> (Normand, 1844)	—	6	11	—
<i>Musculium creplini</i> (Dunker, 1845)	3	—	—	—
<i>Parasphaerium nitidum</i> (Clessin in Westerlund, 1877)	3	6	—	—
Семейство Pisidiidae				
<i>Europisidium tenuilineatum</i> (Stelfox, 1918)	5	—	—	11
<i>Neopisidium moitessierianum</i> (Paladilhe, 1866)	—	6	—	11
<i>N. torquatum</i> (Stelfox, 1918)	—	6	—	—
<i>Pisidium amnicum</i> (O.F. Müller, 1774)	3	—	—	—
<i>P. inflatum</i> (Muehlfeld in Porro, 1838)	3	6	11	—
Семейство Euglesidae				
<i>Cingulopisidium nitidum</i> (Jenyns, 1832)	3	—	11	—
<i>Conventus conventus</i> (Clessin, 1877)	8	6	22	11
<i>Euglesa fossarina</i> (Clessin, 1873)	3	6	—	—
<i>E. ponderosa</i> (Stelfox, 1918)	22	6	22	—
<i>E. sp.</i>	3	6	11	—
<i>Henslowiana conica</i> (Baudon, 1857)	—	—	11	—
<i>H. henslowana</i> (Sheppard, 1823)	11	—	—	11
<i>H. ostroumovi</i> Pirogov et Starobogatov, 1974	8	—	—	—
<i>H. suecica</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	5	17	11	—
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm, 1853)	3	—	—	—
Семейство Dreissenidae				
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	—	—	—	100
Тип Annelida				
Класс Clitellata				
Подкласс Oligochaeta				
Отряд Tubificida				
Семейство Naididae				
<i>Nais communis</i> Piguet, 1906	3	—	—	11
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted, 1842)	—	11	—	—
<i>Stylaria lacustris</i> L., 1767	—	6	—	—
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher, 1899	3	6	—	—
<i>A. pigueti</i> Kowalevsky, 1914	5	—	—	—
<i>A. pluriseta</i> (Piguet, 1906)	5	6	—	11
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel, 1868	22	—	22	33
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	89	78	67	78
<i>L. profundicola</i> Verrill, 1871	14	6	—	—
<i>Potamothenis hammoniensis</i> (Michaelson, 1901)	43	11	33	44
<i>P. heuscheri</i> (Bretscher, 1900)	—	—	—	11
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrazek, 1902	22	28	11	44
<i>P. vejovskyi</i> Hrbac, 1941	5	6	—	11

Продолжение таблицы 2.

Таксон	P			
	I	II	III	IV
<i>Psammoryctides barbatus</i> (Grube, 1861)	—	22	—	22
<i>P. moravicus</i> (Hrabe, 1934)	—	6	—	—
<i>Quistadrilus multisetosus</i> (Smith, 1900)	11	—	—	11
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen, 1879)	8	6	11	—
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1902)	14	67	22	—
<i>T. tubifex</i> (O.F. Müller, 1773)	24	17	—	11
Отряд Lumbriculida				
Семейство Lumbriculidae				
<i>Lumbriculus variegatus</i> (O.F. Müller, 1773)	—	6	—	—
Подкласс Hirudinea				
Отряд Rhynchobdellida				
Семейство Piscicolidae				
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961)	3	—	—	—
Семейство Glossiphoniidae				
<i>Glossiphonia complanata</i> (L., 1758)	—	6	—	—
<i>Helobdella stagnalis</i> (L., 1758)	8	11	11	22
Отряд Arhynchobdellida				
Семейство Erpobdellidae				
<i>Erpobdella octoculata</i> (L., 1758)	3	—	—	—
Класс Polychaeta				
Подкласс Palpata				
Отряд Terebellida				
Семейство Ampharetidae				
<i>Hypania invalida</i> Grube, 1860	—	6	—	—
Тип Arthropoda				
Класс Malacostraca				
Подкласс Eumalacostraca				
Отряд Amphipoda				
Семейство Gammaridae				
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	3	11	—	—
Отряд Isopoda				
Семейство Asellidae				
<i>Asellus aquaticus</i> (L., 1758)	—	—	—	11
Класс Insecta				
Отряд Diptera				
Семейство Chaoboridae				
<i>Chaoborus crystallinus</i> (De Geer, 1776)	5	—	—	—
Семейство Ceratopogonidae				
<i>Mallochohelea inermis</i> Kieffer, 1909	19	6	22	11
<i>Probezzia seminigra</i> (Panzer, 1798)	16	6	—	—
<i>Sphaeromias pictus</i> (Meigen, 1818)	14	6	—	—
<i>S. fasciatus</i> (Meigen, 1804)	3	—	—	—
Семейство Chironomidae				
<i>Procladius choreus</i> (Meigen, 1804)	46	28	—	22
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer, 1919)	38	6	—	22
<i>Tanytus vilipennis</i> (Kieffer, 1918)	3	—	—	—
<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i>	76	39	78	56
<i>Cladopelma viridula</i> (L., 1767)	3	11	—	—
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker, 1856)	22	22	22	22
<i>C. redekei</i> Kruseman, 1933	14	11	11	—
<i>C. ussouriensis</i> Goetghebuer, 1933	—	—	—	11

Окончание таблицы 2.

Таксон	P			
	I	II	III	IV
<i>Dicrotendipes modestus</i> (Say, 1823)	3	6	—	—
<i>Einfeldia dissidens</i> (Walker, 1856)	—	6	—	—
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	—	6	—	—
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen, 1818)	—	—	—	22
<i>G. paripes</i> Edwards, 1929	3	—	—	11
<i>Harnishia curtilamellata</i> (Malloch, 1915)	3	44	—	22
<i>Micrchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	3	22	—	11
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> Malloch, 1915	3	22	11	—
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer, 1921	8	28	—	22
<i>P. gr. nubeculosum</i>	11	6	—	11
<i>P. scalaenum</i> Schrank, 1803	—	17	—	—
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer, 1922)	3	39	—	22
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i>	—	61	—	22
<i>Tanytarsus gr. gregarius</i>	3	17	11	—
<i>T. gr. holochlorus</i>	3	—	—	11
<i>T. medius</i> (Reiss et Fittkau, 1971)	14	17	11	11
<i>Stempellina bausei</i> (Kieffer, 1911)	—	6	—	—
Всего	59	55	23	36

Примечание. P — встречаемость вида на разных типах грунта, %; полужирным шрифтом — встречаемость вида >50%; “—” — отсутствие вида.

что торфянистые илы перегружены лимногумусовыми веществами, трудноусвояемыми гидробионтами (Сорокин, 1959), следовательно, видовое богатство бентоса здесь, вероятно, будет ниже относительно других грунтов. Число НОТ основных таксономических групп макрозообентоса на разных грунтах статистически значимо не различалось, за исключением личинок хирономид ($H = 9.84$; $p = 0.02$) (рис. 26). При попарном сравнении выборок выявлены статистически значимые различия в числе НОТ хирономид на сером иле и заиленном песке ($U = 220$; $Z = -2$; $p = 0.04$), на заиленном песке и торфянистом иле ($U = 32$; $Z = 2.5$; $p = 0.01$), а также на торфянистом иле и ракушечнике ($U = 15$; $Z = -2.2$; $p = 0.02$). Хирономиды составляли основу видового богатства донных макробеспозвоночных на заиленном песке и заиленном ракушечнике. На торфянистых илах большую часть видов и форм макрозообентоса представляли моллюски, на сером иле — хирономиды и олигохеты.

Различия в видовом богатстве донной фауны были обнаружены не только на грунтах, но и на разнотипных участках водохранилища. Большая часть представителей донной фауны зарегистрирована в глубоководной зоне водоема — 70 НОТ, в устьевых областях притоков выявлено 43 НОТ, в зоне открытого мелководья — 34. При этом видовое богатство статистически достоверно различалось только у олигохет ($H = 23.3$; $p < 0.01$). Всего в глубоководной зоне было обнаружено 19 видов

олигохет, в открытых мелководьях и устьевых областях — по 9 видов. Среди плесов водохранилища наибольшее число НОТ беспозвоночных было отмечено в Главном плесе (58), наименьшее — в Шекснинском (38). Однако в разных плесах статистически достоверно различалось только видовое богатство моллюсков ($H = 10.9$; $p = 0.01$). Всего в Главном плесе зарегистрировано 17 видов и форм моллюсков, в Шекснинском — 8. Следует отметить, что личинки хирономид составляли основу видового богатства бентоса во всех зонах и плесах.

Доминантный комплекс макрозообентоса водохранилища представляли хирономиды и олигохеты, однако его состав в значительной степени связан с качеством, местоположением в водоеме и мощностью грунтовых комплексов (Поддубная, 1988). Именно поэтому состав доминантов разнотипных участков Рыбинского водохранилища в основном зависел от преобладающих на них грунтов. На всех грунтах в 2019 и 2021 гг. он включал олигохету *Limnodrilus hoffmeisteri*. Олигохета *Tubifex newaensis* доминировала на заиленном песке. Однако в эти годы доминантный комплекс бентоса на грунтах несколько различался. В большинстве случаев в его состав входили личинки хирономид *Chironomus* f. l. *plumosus*, за исключением заиленного песка в 2019 г., где доминировали мелкие хирономиды *Cladotanytarsus gr. mancus*. В 2021 г. *Potamotheix hammoniensis* преобладал на сером и торфянистом илах. Кроме этого, в состав

доминантов серого ила и заиленного ракушечника в 2021 г. входил *Limnodrilus claparedeanus*. В 2019 г. на заиленном ракушечнике доминировала олигохета *Potamothenis moldaviensis*, частота встречаемости которой в биоценозе дрейссены значительно выше, чем на других биотопах Рыбинского водохранилища (Пряничникова, 2012).

Зону открытого мелководья в основном представлял заиленный песок, поэтому доминантный комплекс макрозообентоса состоял из соответствующих этому грунту представителей. В устьевых областях притоков, где преобладали серые илы, доминировали *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Chironomus f. l. plumosus*. В глубоководной зоне водохранилища в основном находился серый ил, но и остальные грунты здесь преобладали в большей степени, чем в устьевых областях притоков. Как следствие, состав доминантного комплекса макрозообентоса в этой зоне был богаче — помимо доминантов, характерных для серого ила, сюда входили *Tubifex newaensis*, *Potamothenis hammoniensis* и *Potamothenis moldaviensis*.

Доминантный комплекс макрозообентоса Главного плеса, где в оба года преобладали серые илы, представляли олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* и личинки хирономид *Chironomus f. l. plumosus*. В 2019 г. в состав доминантов этого плеса входил *Potamothenis moldaviensis*, также доминирующий в этот год в биоценозе дрейссены. В Шекснинском и Моложском плесах состав доминантов не различался в оба года исследований (*Limnodrilus hoffmeisteri* и *Chironomus f. l. plumosus*), поскольку здесь преобладали илы. В Моложском плесе большая часть станций располагалась на заиленном песке и сером иле, доминировали характерные для этих грунтов *Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Chironomus f. l. plumosus*.

На основных грунтах различались не только доминантный комплекс донных беспозвоночных, но и их обилие. Односторонний дисперсионный анализ показал статистически значимые различия в численности и биомассе олигохеты *Tubifex newaensis* на основных грунтах ($H = 23.92$; $p < 0.01$ и $H = 22.31$; $p < 0.01$ соответственно) (рис. 3а, 3б). Аналогично для хирономид *Chironomus f. l. plumosus* ($H = 13.4$; $p < 0.01$ и $H = 14.4$; $p < 0.01$) (рис. 3в, 3г) и *Cladotanytarsus gr. mancus* ($H = 32.60$; $p < 0.01$ и $H = 32.35$; $p < 0.01$) (рис. 3д, 3е). Результаты одностороннего дисперсионного анализа не показали статистически значимых различий в численности и биомассе олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* на разных грунтах (рис. 3ж, 3з), однако попарное сравнение обилия этого вида на основных грунтах выявил таковые на сером иле и заиленном песке (табл. 3).

В целом, попарное сравнение обилия доминантов в макробентосе на основных грунтах показало, что между серым илом и заиленным песком имеются статистически значимые различия в численности и биомассе всех доминантов. На сером и торфянистом илах, а также на торфянистом иле и ракушечнике обилие доминантов статистически значимо не различалось.

Летом 2019 и 2021 гг. макрозообентос Рыбинского водохранилища представлял олигохетно-хирономидный комплекс, характерный для этого водоема (Перова, 2012). Суммарно олигохеты и хирономиды формировали 93% численности и 86% биомассы бентоса водохранилища, причем на долю олигохет приходилось 55% численности и 44% биомассы донных животных. Относительная численность олигохет была выше, чем таковая хирономид почти на всех грунтах, за исключением заиленного песка, где они были представлены

Таблица 3. Статистические показатели попарного сравнения обилия доминантов на основных грунтах Рыбинского водохранилища

Пара грунтов	N				B				Показатель
	Lmnh	Tbnw	Chpl	Clmn	Lmnh	Tbnw	Chpl	Clmn	
I и II	200	143	155	130	163	151	148	130	U
	2.4	−3.4	3.2	−3.6	3.1	−3.3	3.3	−3.6	Z
	0.02	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	p
I и IV	—	—	—	130	—	—	—	130	U
	—	—	—	−1	—	—	—	−1	Z
	—	—	—	<0.01	—	—	—	<0.01	p
II и III	—	36	29	32	—	38	25	32	U
	—	2.3	−2.6	−2.5	—	2.2	−2.8	2.5	Z
	—	0.01	0.01	<0.01	—	0.02	<0.01	0.01	p
II и IV	—	27	—	—	—	27	—	—	U
	—	2.7	—	—	—	2.7	—	—	Z
	—	<0.01	—	—	—	<0.01	—	—	p

Примечание. N — численность, экз./м², B — биомасса, г/м²; Lmnh — *Limnodrilus hoffmeisteri*; Tbnw — *Tubifex newaensis*; Chpl — *Chironomus f. l. plumosus*; Clmn — *Cladotanytarsus gr. mancus*; “—” — статистически значимые различия между показателями отсутствуют; U — значения критерия Манна-Уитни, Z — значения критерия Фишера, p — уровень значимости.

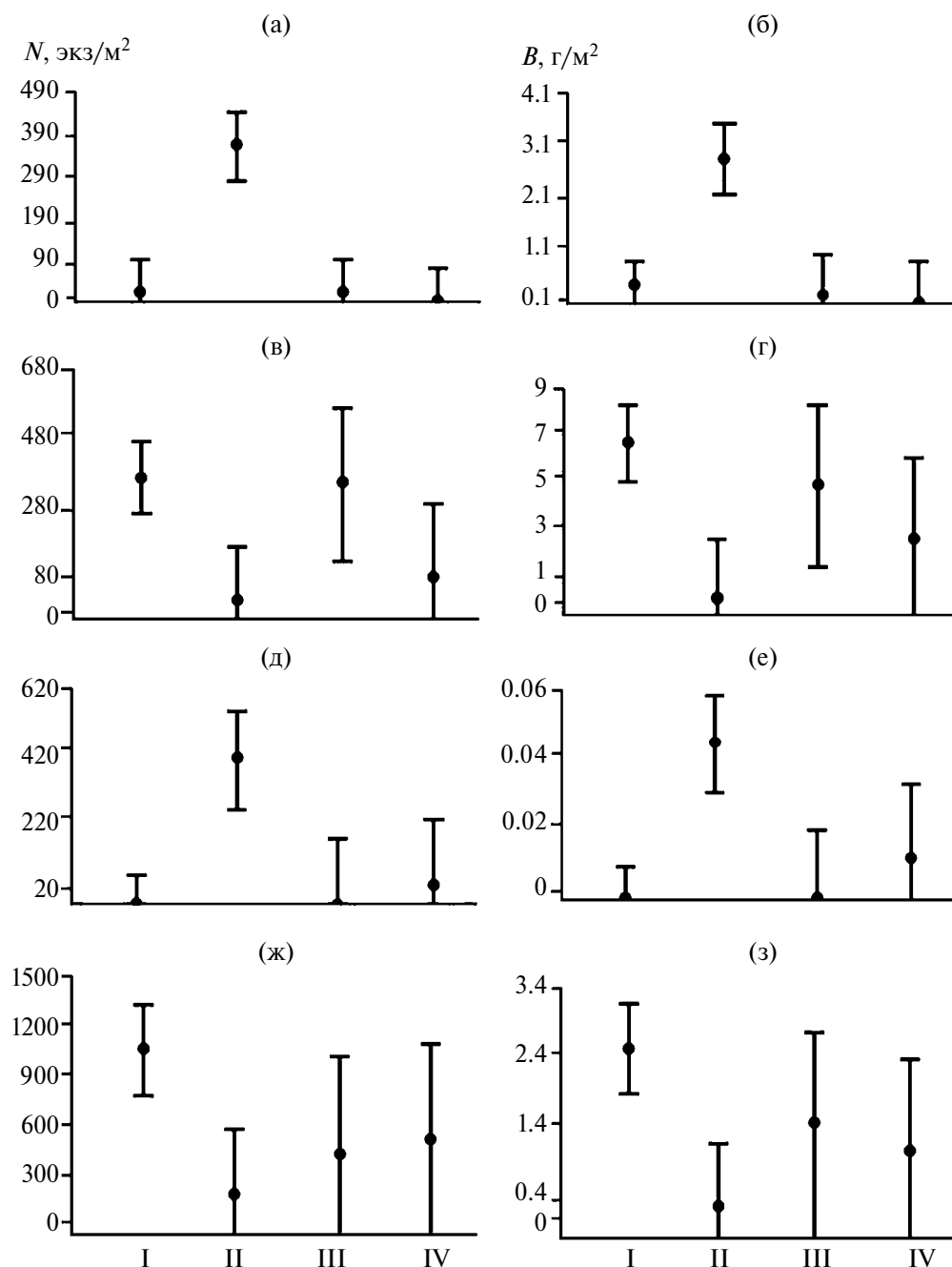


Рис. 3. Численность (N) и биомасса (B) представителей доминантного комплекса макрозообентоса на разных грунтах Рыбинского водохранилища: а, б – *Tubifex newaensis*; в, г – *Chironomus f. l. plumosus*; д, е – *Cladotanytarsus gr. mancus* ж, з – *Limnodrilus hoffmeisteri*. Приведены значения среднего арифметического и его стандартной ошибки.

наравне (по 45%). На серых и торфянистых илах наибольший вклад в биомассу макрозообентоса вносили хирономиды, на заиленном песке – олигохеты. На заиленном ракушечнике эти две основные таксономические группы были в равных долях по биомассе бентоса (по 47%). Статистически значимого различия как в обилии бентоса в целом, так и основных таксономических групп на исследованных грунтах не выявлено, за исключением биомассы хирономид ($H = 9.91$; $p = 0.02$)

(рис. 4а, 4б). Попарный анализ показал значимые различия биомассы хирономид на сером иле и заиленном песке ($U = 183.5$; $Z = 2.67$; $p = 0.01$), а также на торфянистом иле и заиленном песке ($U = 31.5$; $Z = -2.5$; $p = 0.01$). Биомасса хирономид на заиленном песке была в 15 раз меньше, чем на сером иле и в 11 раз меньше, чем на торфянистом. Это связано с особенностями доминантного комплекса макробентоса данных грунтов: на сером и торфянистом илах среди хирономид

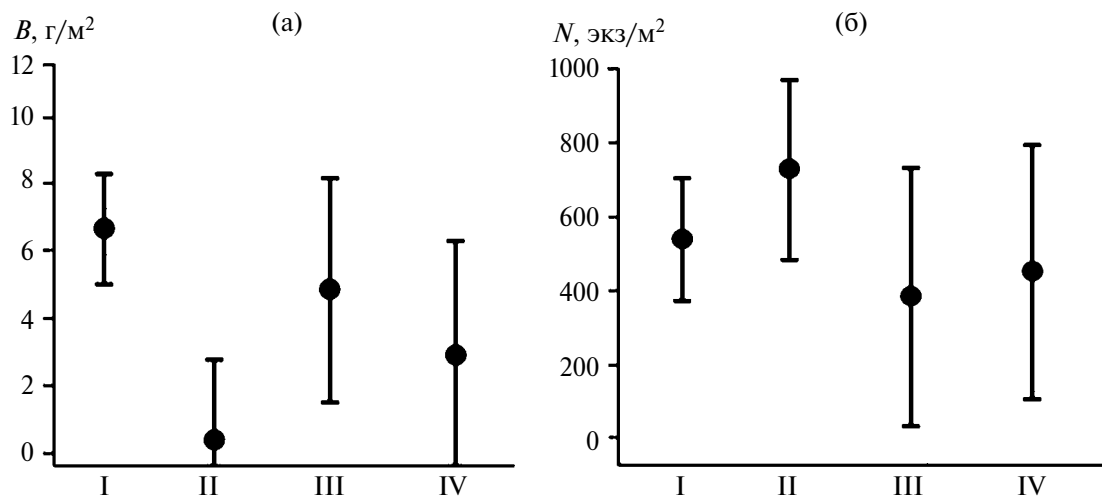


Рис. 4. Биомасса (а) и численность (б) хирономид на разных грунтах Рыбинского водохранилища. Приведены значения среднего арифметического и его стандартной ошибки.

Таблица 4. Основные характеристики летнего макрозообентоса на разных грунтах (I–IV) Рыбинского водохранилища в 2019 и 2021 гг.

Показатель	I	II	III	IV	Весь водоем
<i>S</i>	$\frac{7 \pm 0}{1-13}$	$\frac{8 \pm 1}{2-19}$	$\frac{5 \pm 1}{2-8}$	$\frac{7 \pm 2}{3-15}$	$\frac{7 \pm 0}{1-19}$
<i>N</i>	$\frac{2247 \pm 434}{50-11\,440}$	$\frac{1619 \pm 355}{100-6850}$	$\frac{1164 \pm 214}{350-2320}$	$\frac{2199 \pm 1093}{280-10\,080}$	$\frac{1915 \pm 267}{50-11\,440}$
<i>B</i>	$\frac{11.1 \pm 1.8}{0.2-38.2}$	$\frac{5.5 \pm 1.4}{0.2-19.3}$	$\frac{8.2 \pm 1.6}{1.1-14.7}$	$\frac{6.2 \pm 2.5}{0.4-18.4}$	$\frac{8.8 \pm 1.1}{0.2-38.2}$

Примечание. *S* – удельное видовое богатство; *N* – численность, экз./м²; *B* – биомасса, г/м²; над чертой – среднее и его ошибка, под чертой – min–max.

доминировали крупные по биомассе личинки *Chironomus* f. l. *plumosus*, на заиленном песке – мелкие *Cladotanytarsus* gr. *manicus*.

Численность и биомасса донных беспозвоночных разных зон водоема статистически достоверно различалась ($H = 14.5$; $p < 0.01$ и $H = 8.2$; $p < 0.02$ соответственно). Глубоководная зона водохранилища отличалась максимальным обилием макрозообентоса, средние численность и биомасса достигали 2.5 тыс. экз./м² и 10.9 г/м² соответственно. Вероятно, это связано с наличием в глубоководной зоне в основном серого ила, для которого характерно наибольшее обилие бентоса (табл. 4). Минимальная численность донной фауны отмечена в устьевых областях притоков водоема (1.1 тыс. экз./м²), биомасса – в зоне открытого мелководья (4.5 г/м²). Низкая биомасса бентоса в зоне открытого мелководья объясняется тем, что здесь преобладали пески, на которых зарегистрирована наименьшая биомасса донных животных относительно других грунтов (табл. 4).

Соотношение таксономических групп в общей численности и биомассе макробентоса в разных зонах Рыбинского водохранилища в основном

зависело от преобладающих в них грунтов. Поскольку в глубоководной зоне и устьевых областях притоков доминировали серые илы, основу численности бентоса составляли олигохеты, биомассы – хирономиды. В зоне открытого мелководья основной вклад в численность бентоса вносили хирономиды, а в биомассу – моллюски, аналогично пескам. Статистически значимых различий в обилии основных таксономических групп бентоса в зоне открытого мелководья и устьевых областях притоков не выявлено. Однако таковые обнаружены для олигохет в мелководной и глубоководной зонах (по численности и биомассе соответственно: $U = 49.2$; $Z = -3.4$; $p < 0.01$ и $U = 55.5$; $Z = -3.3$; $p < 0.01$). Численность и биомасса олигохет в глубоководной зоне была в 6 раз больше, чем в мелководной. Так же достоверно различалось обилие олигохет в устьевых областях притоков и глубоководной зоне (по численности и биомассе соответственно: $U = 163.5$; $Z = 4.2$; $p < 0.01$ и $U = 168.2$; $Z = 4.2$; $p < 0.01$). В устьевых областях численность и биомасса олигохет были ниже в 4 и 6 раз соответственно, чем в глубоководной зоне.

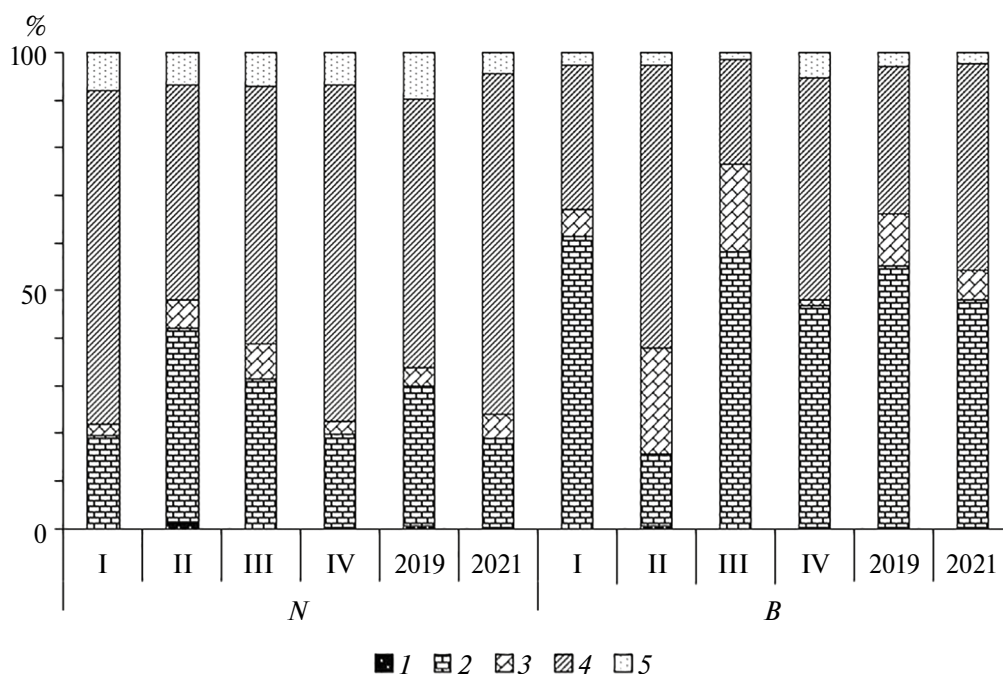


Рис. 5. Соотношение долей трофических групп в общей численности (N , экз./м²) и биомассе (B , г/м²) макрозообентоса Рыбинского водохранилища на разных грунтах. 1 – детритофаги–собиратели, 2 – фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели, 3 – фитодетритофаги–фильтраторы, 4 – детритофаги–глутатели, 5 – хищники–активные хвататели; 2019, 2021 – в целом по водоему за год.

Наиболее высокая средняя численность донных макробеспозвоночных в Рыбинском водохранилище отмечена в Волжском плесе (2.7 тыс. экз./м²), биомасса – в Шекснинском (9.7 г/м²). Наименьшие количественные характеристики макрозообентоса зарегистрированы в Моложском плесе – 1.3 тыс. экз./м² и 7.5 г/м². Следует отметить, что статистически значимых различий в обилии донной фауны разных плесов не выявлено, однако таковые обнаружены в численности и биомассе моллюсков. Достоверные различия в количественных характеристиках моллюсков были зарегистрированы в Главном и Шекснинском плесах (численность и биомасса соответственно: $U = 100$; $Z = 3$; $p < 0.01$ и $U = 117$; $Z = 2.5$; $p = 0.01$), а также в Главном и Моложском (численность и биомасса соответственно: $U = 152.5$; $Z = 2.1$; $p = 0.03$ и $U = 144$; $Z = 2.3$; $p = 0.02$). Во всех плесах основу численности донных беспозвоночных создавали олигохеты. По биомассе в Волжском плесе доминировали малощетинковые черви (59%), а в остальных плесах – личинки хирономид (46–68%).

Основу численности макробентоса на всех грунтах водоема составляли детритофаги–глутатели (45–71%), представленные исключительно олигохетами. В равной степени на всех грунтах были представлены хищники–активные хвататели (рис. 5) – пиявки, цератопогониды и хирономиды родов *Cryptochironomus* и *Procladius*. Детритофаги–собиратели (*Gmelinoides fasciatus* и *Asellus*

aquaticus) обнаружены только на заиленных песках, где их доля была <1% обилия донных беспозвоночных. Соотношение основных трофических групп бентоса по биомассе отличалось от такового по численности. На серых и торфянистых илах наибольший вклад в биомассу макрозообентоса вносили фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели (~60%), поскольку на этих грунтах доминировали составляющие эту трофическую группу личинки хирономид. На заиленном ракушечнике фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели занимали равную долю с детритофагами–глутателями (по 47%) из-за равного соотношения хирономид и олигохет. На заиленном песке основную часть биомассы донных животных представляли детритофаги–глутатели (60%), поскольку на этом грунте большая часть биомассы приходилась на олигохет.

В глубоководной зоне Рыбинского водохранилища и устьевых областях его притоков основу численности бентоса, в основном, составляли детритофаги–глутатели (45 и 73% соответственно), поскольку в этих районах доминировали олигохеты. В зоне открытого мелководья преобладали фитодетритофаги–фильтраторы + собиратели (64%) за счет доминирующих здесь по численности хирономид. Хищники–активные хвататели были наиболее представлены в устьевых областях притоков (21% численности бентоса), чем в других зонах (<10%). По биомассе во всех зонах

доминировала группа фитодетритофагов—фильтраторов + собирателей (52–53%), что также отражает таксономическую структуру бентоса. В глубоководной зоне и в устьевых областях притоков на долю детритофагов—глотателей приходилось по 17% общей биомассы, а на долю фитодетритофагов—фильтраторов ~27%.

Соотношение численности основных трофических групп во всех плесах водохранилища почти не различалось: доминировали детритофаги—глотатели (53–73%), на фитодетритофагов—фильтраторов + собирателей приходилось 16–37% численности, на остальные трофические группы — ≤11%. В Главном, Шекснинском и Моложском плесах по биомассе преобладали фитодетритофаги—фильтраторы + собиратели (48–66%), в Волжском плесе — детритофаги—глотатели (59%).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют о межгодовых изменениях сообществ макрозообентоса. Снижение видового богатства беспозвоночных в 2021 г. по сравнению с 2019 г. произошло в основном за счет относительно редко встречающихся в водоеме представителей донной фауны — пиявок, цератопогонид, ракообразных и полихет. Статистически значимые различия видового богатства между изученными годами выявлены только у хирономид на сером иле ($U=88$; $Z=2.4$; $p=0.01$). В 2019 г. на сером иле зарегистрировано 15 НОТ хирономид, в 2021 — 9 НОТ.

Также несколько различался доминантный комплекс макрозообентоса, что могло быть обусловлено совокупностью различных факторов среды и биологическими особенностями представителей донной фауны. На заиленном песке в 2019 г. в доминантный комплекс входила хирономида *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, а в 2021 г. — *Chironomus* f. l. *plumosus*. Это может быть связано с биологическими особенностями хирономид. *Cladotanytarsus* gr. *mancus* относится к полициклическим хирономидам, а к личинкам *Chironomus* gr. *plumosus* в Рыбинском водохранилище относятся как моноциклические виды (*Ch. anthracinus* Zetterstedt, 1860, *Ch. pilicornis* (Hartig, 1841)), так и дициклические (*Ch. plumosus* (L., 1758)) (Шилова, 1976). Возможно, в 2021 г. на момент отбора проб уже произошел вылет *Cladotanytarsus* gr. *mancus*.

В 2019 г. в доминантный комплекс бентоса заиленного ракушечника входил *Potamothenis moldaviensis*. Эта олигохета относится к постоянным видам биоценоза дрейссены (Пряничникова, 2012), поэтому ее отсутствие в доминантах в 2021 г. может быть связано с уменьшением численности дрейссены относительно 2019 г. в 2 раза.

В 2021 г. в состав доминирующих видов макробентоса серого ила и заиленного ракушечни-

ка вошла олигохета *Limnodrilus claparedeanus*. Это теплолюбивый вид, имеющий южное происхождение (Мороз, 1983), его высокое обилие летом 2021 г. может быть связано с более высокими температурами в 2021 г., чем в 2019 г.: в период с апреля по июль (включительно) средняя температура воздуха в г. Рыбинск в 2021 г. была на 2.4°C выше, чем в 2019 г.¹

Такой температурный режим не мог не отразиться на количественных характеристиках макробентоса. Наибольшее снижение численности в 2021 г. отмечено на заиленном песке и ракушечнике — в 2.6 и в 3.2 раза соответственно (рис. 6а). Однако статистически значимые различия в численности бентоса между изучаемыми годами выявлены только на заиленном песке ($U=8$; $Z=2.8$; $p=0.01$). Вероятно, при меньшей глубине расположения заиленного песка и ракушечника (в среднем 6.3 и 7.4 м при НПУ соответственно), чем серого и торфянистого ила (в среднем 8.6 и 9.6 м при НПУ соответственно), придонный слой воды прогревался более интенсивно в 2021 г., что привело к изменению условий обитания организмов. Возможно, в 2021 г. на всех грунтах, за исключением торфянистого ила, вылет хирономид произошел раньше, чем в 2019 г., из-за более интенсивного прогрева воды.

На заиленном песке численность бентоса сократилась за счет хирономид и моллюсков, на заиленном ракушечнике — за счет хирономид и олигохет (рис. 6а). В 2019 г. на заиленном песке и ракушечнике было отмечено значительное количество мелких (до 5 мм) представителей хирономид (роды *Tanytarsus*, *Cladotanytarsus*, *Polypedilum* и другие). В 2021 г. их численность на этих грунтах значительно сократилась — в >5 раз. Большинство этих хирономид полициклические. Например, некоторые представители родов *Tanytarsus* и *Cladotanytarsus* на глубине ≤1.5 м могут дать до четырех поколений в год (Шилова, 1976). Возможно, на момент отбора проб в 2021 г. большая часть этих хирономид вылетела, вследствие чего снизилась численность личинок хирономид в целом.

В 2021 г. биомасса донных животных в водохранилище снизилась относительно 2019 г. на всех грунтах. Однако статистически значимые различия между биомассой бентоса в изучаемые годы зарегистрированы только на сером иле ($U=88$; $Z=2.4$; $p=0.01$), причем за счет хирономид ($U=77$; $Z=2.8$; $p=0.01$). Отмечено увеличение биомассы отдельных групп на некоторых грунтах (рис. 6б). Увеличение биомассы хирономид на заиленном ракушечнике скорее всего связано с увеличением представленности крупных личинок *Chironomus* f. l. *plumosus* (численность выросла в 2 раза, биомасса — в 7).

¹ https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Рыбинске. Дата обращения 15.01.2023

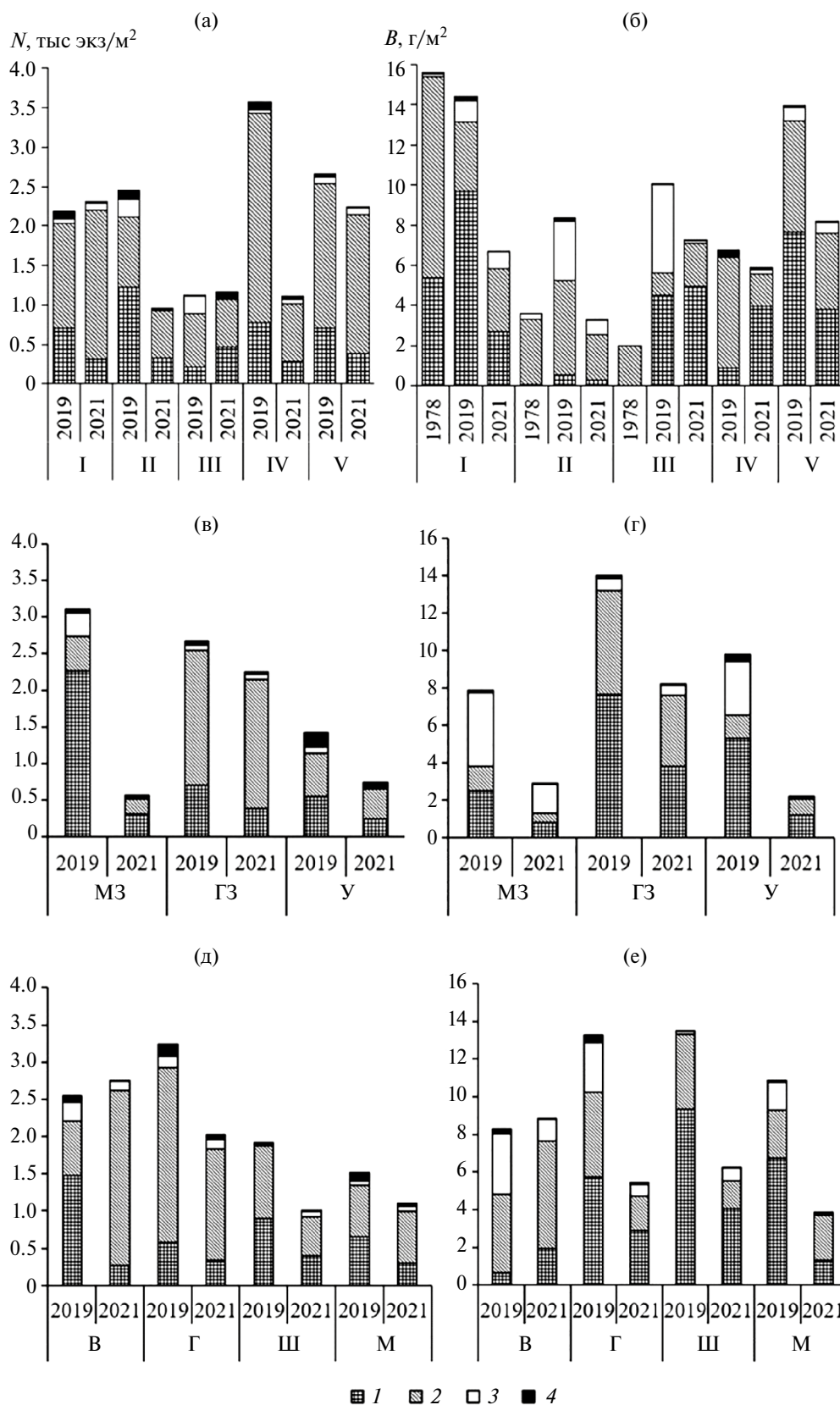


Рис. 6. Численность (N) и биомасса (B) макрозообентоса Рыбинского водохранилища летом 2019 и 2021 гг.: а, б – на основных грунтах (I–IV, V – в целом по водоему); в, г – в разных зонах (МЗ – открытое мелководье, ГЗ – глубоководная зона, У – устьевая область притоков), д, е – в разных плесах (В – Волжский, Г – Главный, Ш – Шекснинский, М – Моложский). 1 – Chironomidae, 2 – Oligochaeta, 3 – Mollusca, 4 – прочие.

Во всех зонах Рыбинского водохранилища в 2021 г. обилие донных беспозвоночных было ниже, чем в 2019 г. (рис. 6в, 6г), в основном за счет личинок хирономид. Наибольшее снижение обилия макрозообентоса зарегистрировано в наиболее хорошо прогреваемых участках водоема: численности — в зоне открытого мелководья (в 6 раз), биомассы — в устьевых областях притоков (в 4.5 раза). На этих же участках водоема зарегистрировано значительное снижение численности моллюсков: в открытом мелководье — в 13 раз, в устьевых областях притоков — в 5. Возможной причиной такового явления могла быть миграция моллюсков в 2021 г. на другие участки водоема, либо их гибель.

В зоне открытого мелководья численность хирономид в 2021 г. снизилась в 7 раз, а биомасса — в 3 раза относительно 2019 г. Высокое снижение численности хирономид может быть связано с их биологическими особенностями. Снижение биомассы хирономид в этой зоне объясняется уменьшением таковой в 3 раза у *Chironomus f. l. plumosus*, который достигал ~82% биомассы хирономид в оба года. Обилие олигохет в открытом мелководье снизилось в 2 раза, поскольку в 2021 г. на заиленном песке, с которого отобрана большая часть проб в мелководье, численность и биомасса олигохет уменьшилась в 2 раза относительно 2019 г.

Различия между основными характеристиками макробентоса разных плесов водохранилища в изучаемые года отчасти отражают различия в таковых на разных грунтах. В 2021 г. во всех плесах Рыбинского водохранилища, кроме Волжского, отмечено снижение численности и биомассы макрозообентоса относительно 2019 г., в основном за счет личинок хирономид (рис. 6д, 6е). Трудно судить о межгодовых различиях в обилии донной фауны Волжского плеса, поскольку в разные годы пробы отбирали с разных грунтов, что связано с методическими особенностями сбора.

В Рыбинском водохранилище в целом обилие летнего макрозообентоса в 2021 г. было ниже, чем в 2019 г. Численность и биомасса донных беспозвоночных в 2019 г. составляла 2.3 тыс. экз./м² и 12 г/м² соответственно. В 2021 г. численность бентоса была меньше почти на 1/3, биомасса снизилась в 2 раза. Такое снижение биомассы макрозообентоса, возможно, связано с более высокой средней температурой воздуха летом 2021 г. (20°C), чем в 2019 г. (16°C)¹ и вызванными этим последствиями в водохранилище. В результате исследования была выявлена отрицательная корреляционная связь (рис. 7а) между изменением температуры придонного слоя воды и биомассой донных беспозвоночных ($r = -0.30$; $p = 0.04$), однако между изменением температуры и численностью бентоса (рис. 7б) таковой не обнаружено ($r = -0.06$; $p = 0.70$).

В 2021 г. количественные характеристики хирономид снизились в 2 раза, моллюсков — в 3 раза, изменения в обилии олигохет были незначительны (рис. 6а, 6б). Уменьшение количественных характеристик хирономид в 2021 г. возможно связано с их более ранним вылетом на момент отбора проб. Сокращение обилия моллюсков в 2021 г. относительно 2019 г. возможно также связано с более высокими показателями температуры в 2021 г.¹ Известно, что стимулирующий эффект подогрева воды может привести к усиленному развитию водорослей (Пырина и др., 1975). В 2021 г. высокая температура, малое количество осадков и штилевая погода были благоприятны для развития цианопрокариот, что определило интенсивную вегетацию водорослей в Рыбинском водохранилище (Семадени, 2023). Скорость фильтрации воды двустворчатыми моллюсками и интенсивность их питания зависят от размера и качества взвешенных частиц (Кондратьев, 1970; Алимов, 1981). При очень высоких концентрациях взвеси в воде у двустворчатых моллюсков происходит механическое забивание фильтрационного аппарата (Алимов, 1981), что может привести их к гибели. Поскольку основная часть моллюсков принадлежала именно двустворчатым, высокая температура в 2021 г. и, как следствие, “цветение” воды за счет массового развития цианобактерий могли стать причиной снижения обилия моллюсков в Рыбинском водохранилище в целом.

Известно, что содержание биогенов соответствует характеру распределения донных отложений и зависит от количества в них илистых фракций (Сорокин, 1959; Буторин и др., 1975; Законнов, 1993). Донные осадки Рыбинского водохранилища отличаются повышенной концентрацией биогенных элементов (Законнов, 1993). Основу численности макрозообентоса на всех грунтах водоема составляют детритофаги—глотатели. Наибольший процент в численности бентоса этой трофической группы зарегистрирован на сером иле (70%) и заиленном ракушечнике (71%). Возможно, причиной этого является большее количество доступного для олигохет органического вещества в таких грунтах. Серые илы, как правило, содержат в достаточном количестве нужные малощетинковым червям пищевые частицы (Поддубная, 1962), а на заиленном ракушечнике в результате присутствия живой *Dreissena polymorpha* на дно поступают продукты жизнедеятельности этого моллюска (агглютинаты и фекалии), которые также служат пищей для донных животных (Пряничникова, 2012). На заиленном песке и торфянистом иле доля детритофагов—глотателей была меньше (45 и 54% соответственно). Вероятно, в этих грунтах меньше доступного органического вещества. Торфянистые илы перегружены лимногумусовыми веществами, достигающими 35–50% массы илов и ~80% общего органического вещества, трудноусвояемого гидробионтами (Сорокин, 1959). Таким образом,

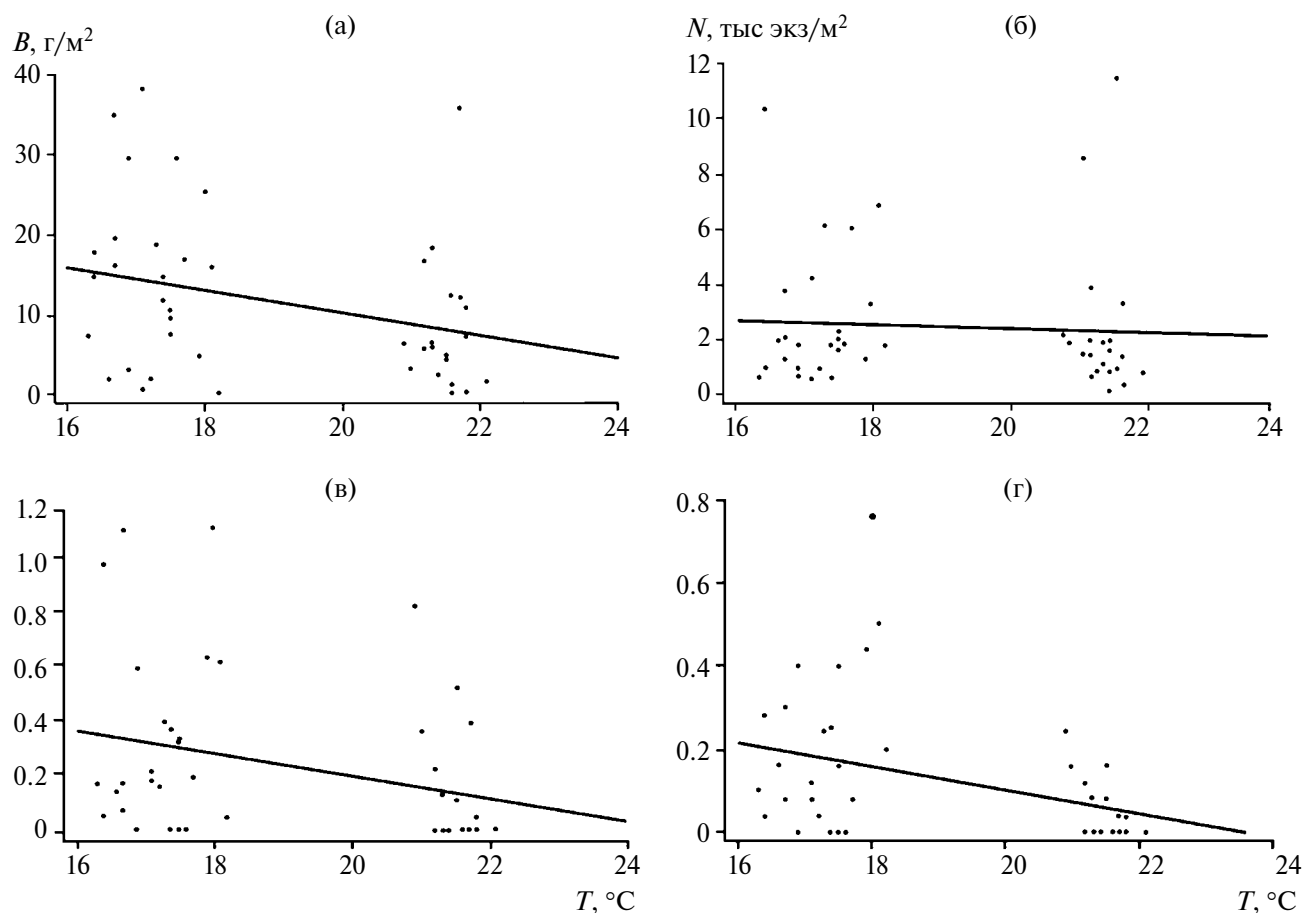


Рис. 7. Связь биомассы (B) и численности (N) макрозообентоса (а, б) и хищников—активных хватателей (в, г) с температурой придонного слоя воды.

соотношение трофических групп макрозообентоса разнотипных участков водохранилища во многом зависит от грунтов.

Долю фитодетритофагов—фильтраторов + собирателей в биомассе макробентоса разных грунтов в основном формировали крупные личинки хирономид *Chironomus* f. l. *plumosus*, входящие в состав этой трофической группы. Фитодетритофаги—фильтраторы + собиратели вносили наибольший вклад в биомассу бентоса серых и торфянистых илов (~60%), поскольку на этих грунтах *Chironomus* f. l. *plumosus* достигал 58% биомассы донных животных. На заиленном ракушечнике фитодетритофаги—фильтраторы + собиратели были в равной доле с детритофагами—глутателями в биомассе бентоса (по 47%). На этом грунте доля *Chironomus* f. l. *plumosus* составлял 43% биомассы донных животных. На заиленном песке вклад в биомассу фитодетритофагов—фильтраторов + собирателей был наименьшим среди всех грунтов (15% биомассы бентоса, поскольку на этом грунте хирономиды были представлены мелкими видами. Здесь на *Chironomus* f. l. *plumosus* приходилось лишь 2% биомассы донных макро- беспозвоночных, любые другие хирономиды су-

ществленного влияния на показатели биомассы не оказывали (Поддубная, 1988).

В целом, различия в трофической структуре летнего макрозообентоса Рыбинского водохранилища между 2019 и 2021 гг. незначительны, однако вклад хищников—активных хватателей в численность и биомассу бентоса в 2021 г. уменьшился в 2 и 1.5 раза соответственно (рис. 5). Также это может быть связано с более высокой температурой придонного слоя воды в 2021 г., поскольку была выявлена отрицательная корреляционная связь между температурой и численностью ($r = -0.37$; $p = 0.01$) (рис. 7г), температурой и биомассой ($r = -0.30$; $p = 0.04$) (рис. 7в) этой трофической группы организмов.

В 2021 г. доля детритофагов—глутателей в численности и биомассе макробентоса возросла на 15 и 12% соответственно (рис. 5). Возможно, это тоже связано с температурным режимом в 2021 г., поскольку при усилении теплового воздействия роль грунтозаглатывателей (олигохет) возрастает, а хищников снижается (Яковлев, 2005).

При сравнении полученных в ходе исследования результатов с данными по макрозообентосу Рыбинского водохранилища лета 1978 г. (Баканов,

Митропольский, 1982) было отмечено снижение биомассы олигохет на серых илах в ~3 раза (рис. 6б). Это может быть вызвано тем, что ранее крупные по биомассе олигохеты *Tubifex newaensis* входили в состав доминантного комплекса бентоса серых илов и могли составлять 30% его биомассы (Поддубная, 1988). В 1980-е годы доля *T. newaensis* (индикатор β -мезосапробных условий) в общей численности макрозообентоса начала снижаться, а в начале 1990-х снижение вклада вида было зарегистрировано и по биомассе. С 2010–2011 гг. среди олигохет уже доминировали полисапробы *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex* (Щербина, Перова, 2018). Возможно, это связано с повышением трофического статуса водоема до типично эвтрофного и накоплением органического вещества в грунтах (Сигарева и др., 2020). В период наших исследований *T. newaensis* не входил в доминантный комплекс бентоса серых илов, при этом по уровню первичной продукции фитопланктона Рыбинское водохранилище в настоящее время относится к эвтрофным водоемам (Копылов и др., 2018), а по концентрации хлорофилла *a* в воде — к мезотрофным (Минеева и др., 2022). Биомасса хирономид в сравниваемые годы на разных грунтах значительно варьировала, что может быть связано с их биологическими особенностями. Возможно, в годы с низкими показателями биомассы этих беспозвоночных вылет хирономид происходил раньше отбора проб, что отражалось на их количественных показателях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Макрозообентос Рыбинского водохранилища в изучаемый период был представлен характерными для водоема видами и формами беспозвоночных. Всего обнаружено 80 НОТ донных животных, из них хирономид — 25, олигохет — 20, моллюсков — 23. Наибольшее видовое богатство донной фауны зарегистрировано на сером иле, в глубоководной зоне водоема и в Главном плесе. Во всех зонах и плесах большая часть НОТ бентоса была представлена хирономидами. Доминантный комплекс макрозообентоса водохранилища состоял из представителей хирономид и олигохет и на разнотипных участках водоема в основном зависел от преобладающих там грунтов. На всех грунтах он включал в себя олигохету *Limnodrilus hoffmeisteri* и в большинстве случаев хирономиду *Chironomus* f. l. *plumosus*. В среднем олигохеты и хирономиды суммарно формировали 93% численности и 86% биомассы бентоса Рыбинского водохранилища. Наибольшее обилие донных беспозвоночных зарегистрировано на серых илах и в глубоководной зоне водоема (2.5 тыс. экз./м² и 10.9 г/м²). Детритофаги—глутатели доминировали в численности макрозообентоса на всех основных грунтах, во всех плесах, в глубоководной зоне и устьевых областях притоков водоема. Раз-

личия основных структурных характеристик летнего макрозообентоса Рыбинского водохранилища между 2019 и 2021 гг. могли быть обусловлены совокупностью различных факторов среды и особенностями биологией представителей донной фауны. Возможно, одной из возможных причин этих изменений были различия между температурными режимами в изучаемые годы. В состав доминантного комплекса серого ила и заиленного ракушечника в 2021 г. вошел теплолюбивый вид олигохет — *Limnodrilus claparedeanus*. В 2021 г. численность макрозообентоса Рыбинского водохранилища сократилась почти на 1/3 относительно 2019 г., биомасса — вдвое. Наибольшее снижение численности макрозообентоса зарегистрировано на грунтах, глубины расположения которых были наименьшими, а также на тех участках водоема, где, вероятно, происходил бо́льший прогрев придонного слоя воды вследствие меньшей глубины — зоне открытого мелководья и устьевых областях притоков. Численность макрозообентоса снижалась в основном за счет вылета мелких полициклических видов хирономид (роды *Cladotanytarsus*, *Tanytarsus* и др.).

В целом различия в трофической структуре летнего макрозообентоса Рыбинского водохранилища между 2019 и 2021 гг. незначительны. Но вклад хищников—активных хватателей в численность и биомассу бентоса в 2021 г. уменьшился в 2 и 1.5 раза соответственно. Кроме того, возрос вклад детритофагов—глутателей в численность макрозообентоса на 15% и в биомассу на 12%. При сравнении полученных в ходе исследования результатов с данными по макрозообентосу Рыбинского водохранилища, полученными летом 1978 г. (Баканов, Митропольский, 1982), выявлено снижение биомассы олигохет на серых илах в ~3 раза, что может быть связано с уходом из доминантного комплекса бентоса серых илов крупной олигохеты *Tubifex newaensis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят В.В. Законнова (Институт биологии внутренних вод РАН) за консультации по грунтовому комплексу Рыбинского водохранилища, команду научно-исследовательского судна “Академик Топчиев” за помощь в сборе материала, сотрудников лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод РАН за помощь и поддержку, а также всех, кто прямо или косвенно способствовал выполнению данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 121051100109-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков. Л.: Наука.
- Баканов А.И., Митропольский В.И. 1982. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. М.: Наука. С. 211.
- Буторин Н.В., Гордеев Н.А., Ильина Л.К. 1975. Рыбинское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. Вып. 102. С. 39.
- Законнов В.В. 1993. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложений Волжских водохранилищ. СПб.: Гидрометеиздат. С. 3.
- Законнов В.В. 2007. Осадкообразование в водохранилищах Волжского каскада: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. Москва
- Законнов В.В., Литвинов А.С., Законнова А.В. 2015. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 2. Результаты мониторинга донных отложений и последствия понижения уровня Рыбинского водохранилища // Водн. хозяйство России. № 4. С. 21.
- Извекова Э.И. 1975. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е. и др. 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini: Атлас. Новосибирск: Наука.
- Кондратьев Г.П. 1970. Фильтрационная и минерализационная работы двусторчатых моллюсков Волгоградского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов.
- Копылов А.И., Масленникова Т.С., Косолапов Д.Б. 2018. Первичная продукция фитопланктона // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале 21 века. М.: РАН. С. 167.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Соловьева В.В., Макарова О.С. 2022. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волга (2019, 2020 гг.) // Биология внутр. вод. № 4. С. 367.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222040210>
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем эволюции и экологии РАН.
- Мороз Т.Г. 1983. Биологические и экологические особенности олигохет рода *Limnodrilus* // Водные малощетинковые черви. Тбилиси: Мецниерба. С. 71.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР: планктон и бентос. 1997. Л.: Гидрометеиздат.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2. СПб.: Наука.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2000. Т. 4. СПб.: Наука.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2004. Т. 6. СПб.: Наука.
- Панкратова В.Я. 1977. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука.
- Панкратова В.Я. 1983. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука.
- Перова С.Н. 2012. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале 21 века // Биология внутр. вод. № 2. С. 1.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука.
- Поддубная Т.Л. 1962. Исследования по биологии массовых видов тубифицид (*Limnodrilus newaensis* Mich. и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap.) Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Зоол. ин-т.
- Поддубная Т.Л. 1988. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука. С. 112.
- Пряничникова Е.Г. 2012. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ.
- Пырина И.Л., Девяткин В.Г., Елизарова В.А. 1975. Экспериментальное изучение воздействия подогрева на развитие и фотосинтез фитопланктона // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л.: Наука. С. 67.
- Семадени И.В. 2023. Содержание хлорофилла и фотосинтетическая активность фитопланктона Рыбинского водохранилища в годы с разными гидроклиматическими условиями: Дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ.
- Сигарева Л.Е., Перова С.Н., Тимофеева Н.А. 2020. Многолетняя динамика макрозообентоса и растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Серия биол. № 1. С. 77.
<https://doi.org/10.31857/S0002332920010130>
- Сорокин Ю.И. 1959. Биомасса бактерий и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. № 4. С. 3.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале 21 века. 2018. М.: РАН.
- Унгурану Т.Н., Гржибовский А.М. 2011. Краткие рекомендации по описанию, статистическому анализу и представлению данных в научных публикациях // Экология человека. С. 55.
- Фортунатов М.А. 1974. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Природные

- ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда: Дарвинский заповедник. Ч. 3.
- Цветков А.И., Крылов А.В., Болотов С.Э., Отюкова Н.Г. 2015. Физико-химическая характеристика воды выделенных зон устьевой области притока // Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. Ярославль: Филигрань. С. 56.
- Шилова А.И. 1976. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука.
- Щербина Г.Х., Перова С.Н. 2018. Зообентос глубоководной зоны водохранилища // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале 21 века. М.: РАН. С. 242.
- Щербина Г.Х. 1993. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат. С. 108.
- Эдельштейн К.К. 1998. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС.
- Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии: разнообразие, структура и антропогенная динамика. Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН. Ч. 2.
- Timm T. 2009. A guide to the freshwater oligochaeta and polychaeta of Northern and Central Europe. V. 66. Dinkelscherben: Lauterbornia.
- Wiederholm T. 1986. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. Ent. Scand. Suppl. № 19. Östergötland, Motala. P. 7.

The Specificity of the Composition, Abundance and Trophic Structure of the Summer Macrozoobenthos of the Rybinsk Reservoir in the Modern Period

T. A. Lovkova¹, E. G. Pryanichnikova^{1,*}

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

*e-mail: pryanichnikova_e@ibiw.ru

The main structural characteristics of the summer macrozoobenthos of the Rybinsk Reservoir have been studied according to the data of the expanded grid of stations in 2019 and 2021. 80 species and forms of benthic invertebrates were identified, most of which were chironomids, oligochaetes and mollusks. In all zones and parts of the reservoir, the basis of benthos species richness is represented by chironomids. The dominant complex on all soils included *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, in most cases – *Chironomus* f. l. *plumosus*, with the exception of silted sand, where *Cladotanytarsus* gr. *mancus* and *Tubifex newaensis* (Michaelson, 1902) were added to them. On the silted-up shell, the dominants included *Potamothenix moldaviensis* Vojdovsky et Mrazek, 1902. The basis of the quantity (93%) and biomass (86%) of animals were chironomids and oligochaetes. The greatest abundance of benthic invertebrates was recorded on gray silts and in the deep-water zone of the reservoir. The Sheksninsky part was characterized by the largest benthic biomass, and the Volzhsky part was characterized by the largest quantity. Among the trophic groups in the quantity of macrozoobenthos on all main soils, in all parts, in the deep-water zone and estuarine areas of the tributaries of the reservoir, the basis was formed by detritophages–swallowers. In the zone of open shallow water, phytodetritophages–filtrators + collectors dominated in quantity. This trophic group made the greatest contribution to the benthic biomass of gray and peaty silts, in all zones and parts, except the Volzhsky part. On silted-up shell, the largest share in the total biomass was made up of phyto-detritophages–filtrators + collectors and detritophages–swallowers. Detritophages–swallowers formed the main part of benthic biomass on silted sand and in the Volzhsky part. When conducting a comparative analysis with the results obtained in 1978, a decrease in the biomass of oligochaetes on gray silts was recorded by ~3 times. Likely, this is due to a decrease in the occurrence and abundance of a large oligochaete that previously dominated on gray silts, an indicator of β -mesosaprobic conditions, *Tubifex newaensis*. In 2019 and 2021, this oligochaete was not included in the dominant complex of gray silts. It began to be represented by polysaprobies *Limnodrilus hoffmeisteri*. This can serve as an indirect sign of an increase in the trophic status of a reservoir to a typically eutrophic one and an increase in the accumulation of organic matter in soils.

Keywords: macrozoobenthos, species richness, dominant complex, abundance, biomass, trophic structure

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.58

МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© 2024 г. М. А. Барбашова^{а, *}, М. С. Трифонова^а, Е. А. Курашов^б

^аИнститут озерадения Российской академии наук Санкт-Петербургского
Федерального исследовательского центра РАН, Санкт-Петербург, Россия

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

*e-mail: mbarba@mail.ru

Поступила в редакцию 16.08.2023 г.

После доработки 24.10.2023 г.

Принята к публикации 14.11.2023 г.

Представлены результаты исследований донных биоценозов в зарослях высшей водной растительности по всему периметру Ладожского озера в 2019 г. Выявлены значительные различия в пространственном распределении количественных характеристик макрозообентоса. Численность и биомасса зообентоса варьировали в пределах 392–49 800 экз./м² и 0.17–77.13 г/м² соответственно. По биомассе преобладали амфиподы (в среднем 49%). Отмечено снижение уровня развития зообентоса в 2019 г. по сравнению с 2014 г. Показана важная роль инвазивных видов амфипод (*Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899, *Micrurus possolskii* Sowinsky, 1915, *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895)) в межгодовых изменениях сообществ макрозообентоса в литоральной зоне озера.

Ключевые слова: Ладожское озеро, литоральная зона, макрозообентос, численность, биомасса, амфиподы, чужеродные виды

DOI: 10.31857/S0320965224050065, **EDN:** XSAEAD

ВВЕДЕНИЕ

Литоральная зона представляет собой прибрежную часть Ладожского озера, простирающуюся отреза воды до границ распространения высшей водной растительности вглубь водоема (8 м) и включающую в себя дно (собственно литораль) и водную массу, расположенную над литоралью. Ее площадь 2543.0 км² (14.3% площади водоема), объем водной массы 9.67 км³ (1.1% объема воды озера) (Науменко, 2013).

Литоральная зона обладает рядом специфических особенностей. Эта зона больше, чем любая другая, испытывает динамическое воздействие водной массы, здесь создаются своеобразные термические условия, выражающиеся в большой амплитуде суточных и сезонных колебаний температуры воды (Распопов, 1975). Она характеризуется высокой продуктивностью и значительным видовым разнообразием. Будучи зоной контакта с водосборной площадью, литоральная зона как экотон выполняет роль своеобразного экологического барьера между водосбором и основной акваторией озера и первой испытывает влияние

факторов различной природы (включая антропогенные) на озеро в целом (Распопов, Андроникова, 2002; Литоральная..., 2011).

По сочетанию морфометрических характеристик, степени гидродинамического воздействия и особенностям развития высшей водной растительности в прибрежной зоне выделены три района – южный, район открытых берегов (с подразделением на западный и восточный подрайоны) и шхерный (Распопов et al., 1996; Распопов и др., 1998). Береговая линия южного побережья озера существенно отличается от сильно изрезанной шхерно-островной северной части озера, где уклоны дна больше, чем на юге. Западный и восточный берега изрезаны слабо. Западное побережье (к югу от г. Приозерск) равнинное и на большом протяжении берег здесь образован каменистыми россыпями, лежащими на плотной серой глине, перекрытой тонким слоем песка. Вдоль восточного побережья располагаются многочисленные песчаные пляжи шириной до 50 м и более.¹ В южной части озера находятся три круп-

¹ <https://yandex.ru/maps/-/CDRLBVOX> Дата обращения 05.10.2023

ных мелководных залива: бухта Петрокрепость, губы Волховская и Свирская.

Изрезанность береговой линии, наличие заливов, их изолированность от озера, режим волнового воздействия, состав донных отложений, интенсивность антропогенного воздействия, а также степень зарастания макрофитами и тип фитоценоза формируют сообщества донных и фитофильных организмов (Распопов и др., 1990; Литоральная..., 2011). Сообщества макрозообентоса отличаются высоким видовым богатством, например, ~90% бентосных организмов, известных для Ладожского озера, обитают в литоральной зоне (Стальмакова, 1968; Андроникова, Распопов, 2007).

Исследования последних десятилетий показали, что в пределах литоральной зоны, как наиболее динамичной и продуктивной части озера, чужеродные виды имеют большое значение (Курашов и др., 2021). Наибольшую роль в трансформации экосистемы озера, прежде всего, играют ракообразные, среди них первое место принадлежит амфиподам (Курашов и др., 2018). К настоящему времени в озере зарегистрировано четыре вида инвазивных амфипод. Из них два вида байкальского происхождения — *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899 и *Micrurorus possolskii* Sowinsky, 1915 и два вида понто-каспийского происхождения — *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895).

В Ладожском озере первоначально в 1988 г. в бухте Петрокрепость обнаружен *Gmelinoides fasciatus* (Панов, 1994). После проникновения в озеро *G. fasciatus* заселил все литоральные биотопы, став доминирующим компонентом бентоса (Литоральная..., 2011). Впервые натурализовавшаяся популяция *Micrurorus possolskii* найдена в Щучьем заливе в 2012 г. (Barbashova et al., 2013). Однако ревизия архивных проб из этого залива показала, что временем первой регистрации *M. possolskii* в озере надо считать 2003 г. (Kurashov et al., 2020). Виды понто-каспийских амфипод впервые встречены в Волховской губе: в 2006 г. *Pontogammarus robustoides* (Kurashov, Barbashova, 2008), в 2009 г. — *Chelicorophium curvispinum* (Kurashov et al., 2010). История проникновения инвазивных видов амфипод в Ладожское озеро дана в публикациях (Panov, 1996; Panov, Berezina, 2002; Бerezina, 2023).

Цель работы — представить данные по количественному развитию, структуре, особенностям распределения макрозообентоса в 2019 г. и оценить межгодовую изменчивость донных беспозвоночных в литорали озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал по макрозообентосу собирали на 35 станциях по всему периметру озера июле–ав-

густе 2019 г. (табл. 1, рис. 1). Пробы отбирали на глубинах 0.20–1.00 м в зарослях высшей водной растительности (в основном ассоциации с преобладанием тростника).

В целом методика исследования соответствовала таковой, изложенной в (Руководство..., 1983). Для сбора проб литоральных макробеспозвоночных в зарослевых биотопах использовали трубчатый пробоотборник Панова–Павлова с площадью сечения 0.125 м² (Панов, Павлов, 1986). Для сбора на песчаных грунтах и в Щучьем заливе применяли дночерпатель Петерсена (Literature..., 2003) (площадь захвата 1/40 м²; по две выемки в каждой точке). Пробы грунта промывали через капроновый газ с диаметром ячеек 125 мкм и фиксировали формалином до его конечного содержания 4%. В лаборатории пробы разбирали, выбранные организмы сортировали по группам и видам, подсчитывали и повторно фиксировали 70%-ным этиловым спиртом. Массу обнаруженных животных определяли на аналитических весах Sartorius CPA225D, перед взвешиванием беспозвоночных обсушивали на фильтровальной бумаге. Идентификацию видовой принадлежности амфипод проводили по (Определитель..., 2016) и Базикаловой А.Я. (1951) с использованием стереоскопического микроскопа Zeiss STEMI DV4.

При оценке значимости группы или вида в сообществе принимали во внимание шкалу доминирования по численности и биомассе, представленную в работе (Баканов, 2005).

Для оценки многолетних изменений макрозообентоса использовали данные мониторинговых рейсов 2006 г., 2014 г., а также материалы, собранные в южной части озера в 2010 г. Для оценки достоверности различий между периодами наблюдений применяли *t*-критерий Стьюдента (Лакин, 1980). Перед статистической обработкой данные преобразовывали путем логарифмирования lg (*x* + 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2019 г. литоральный макрозообентос представляли животные следующих систематических групп: Hydridae, Turbellaria, Mermithidae, Oligochaeta, Hirudinea, моллюски Bivalvia и Gastropoda, Isopoda, Amphipoda, Hydracarina, Ephemeroptera, Trichoptera, Hemiptera, Plecoptera, Coleoptera, Megaloptera, Lepidoptera, Chironomidae, Ceratopogonidae, Tabanidae и прочие Diptera. Постоянными представителями донных биоценозов были Oligochaeta, их встречаемость 100%. Из остальных групп в массе и наиболее часто встречались Chironomidae, Amphipoda, Isopoda, Mol-lusca, Hirudinea и Trichoptera. Видовой состав указанных групп (за исключением отдельных видов) в данной работе не приводится, поскольку это вопрос специального рассмотрения.

Таблица 1. Характеристика исследованных местообитаний в литоральной зоне Ладожского озера в 2019 г.

Станция	Местоположение	Координаты		Тип грунта	Тип зарослей	Глубина, м
		с.ш.	в.д.			
10	У Питкяранты	61°33'920"	31°28'037"	Илистая литораль с большим количеством растительных остатков	Хвощ, рдесты, элодея	0.6
12	зал. Импилахти	61°37'278"	31°10'314"	Песок	Тростник	0.7
13	зал. Хауккалаhti	61°38'122"	31°11'242"	Глина	Тростник	0.7
13b	зал. Хауккалаhti	61°38'122"	31°11'242"	Ил на глине	—	0.9
15	Около пос. Ляскеля	61°42'412"	31°00'068"	Заиленный песок с растительными остатками	Тростник, горец, рдесты	0.9
16	М. Умoppiуми	61°40'856"	31°05'570"	Камни, ил, растительные остатки	Тростник	0.6
17	Залив у п-ва Рауталаhti	61°45'059"	30°52'699"	Камни	Тростник	0.4
C1-19	Сортавальские шхеры	61°44'729"	30°48'245"	Мелкий заиленный песок с глиной	<i>P. perfoliatus</i>	0.7
20	о. Путсари	61°30'862"	30°31'783"	Песчаная литораль	Хвощ, ситняг, горец	0.6
21	Якимварский залив, Сороло	61°29'157"	30°13'816"	Глинистый грунт	Тростник	1.0
21b	Якимварский залив, Сороло	61°28'895"	30°13'636"	Илистая литораль	Хвощ, горец	1.0
22	Напротив о. Койеонсари	61°17'069"	30°08'886"	Дерновина тростника	Тростник	0.7
22b	Напротив о. Койеонсари	61°17'039"	30°08'876"	Песок	Ситняг	0.7
4	Щучий залив заросли	61°04'916"	30°05'419"	Заиленный песок	Элодея, рдест пронзеннолистный	0.5
4a	Щучий залив открытая литораль	61°04'916"	30°05'419"	Сильно заиленный песок	—	0.5
23	Приозерск	61°02'644"	30°10'716"	Песок	Тростник	0.4
26	Владимирская бухта	60°50'203"	30°28'235"	Песчаная заиленная литораль	Рдесты, лютик, горец	0.7
27	Тайполовский залив	60°37'174"	30°31'635"	Песок	Тростник	0.6
28	бух. Далекая	60°34'320"	30°40'552"	Песок, камни, дерновина	Тростник	0.7
30	М. Осиновец	60°06'555"	31°05'175"	Песок с камнями на глине	Тростник, рдесты	0.5
31	пос. им. Морозова	59°58'381"	31°04'142"	Заиленный песок	Рдесты, элеохарис	0.6
L3-10	Назия	59°54'344"	31°22'449"	Песок мелкий	Тростник	0.8
3Hк	Назия	59°54'360"	31°21'472"	Заиленный ил с растительными остатками	Густые заросли элодеи	0.4
L2	Кобона	60°01'238"	31°32'611"	Песок	Тростник	0.6
L10-14	Волховская губа, 4 км от устья Волхова влево	60°07'562"	32°15'749"	Песок	Тростник	0.5
L9-14	Волховская губа, 2 км от устья Волхова влево	60°07'638"	32°17'669"	Песок	<i>P. perfoliatus</i> , нитчатки	0.3
L4-14	Волховская губа, выход из Волхова в Ладогу	60°07'759"	32°19'429"	Песок	Тростник	0.3
5УВ	Устье Волхов	60°07'035"	32°19'585"	Песок	Рдесты, стрелолист	0.4
5	дер. Вороново	60°16'374"	32°37'592"	Крупный песок	Тростник	0.4
L1-19	Заостровье	60°18'401"	32°36'207"	Песок	Редкий <i>P. perfoliatus</i>	0.3
L16-10	Устье Свири	60°29'842"	32°48'899"	Песок	Тростник	0.6
8ГХ	Берег Свирской губы	60°37'190"	32°57'315"	Песок	—	1.0
7	Андрусовская бухта	60°58'744"	32°36'271"	Камни, песок	Тростник	0.4
8	У о. Мانتинсари	61°20'521"	31°39'829"	Камни, песок	Тростник	0.6
9	Залив Уксунлахти	61°24'026"	31°40'497"	Плотная дерновина, песок	Тростник	0.6

Примечание. "—" — отсутствие растительности.

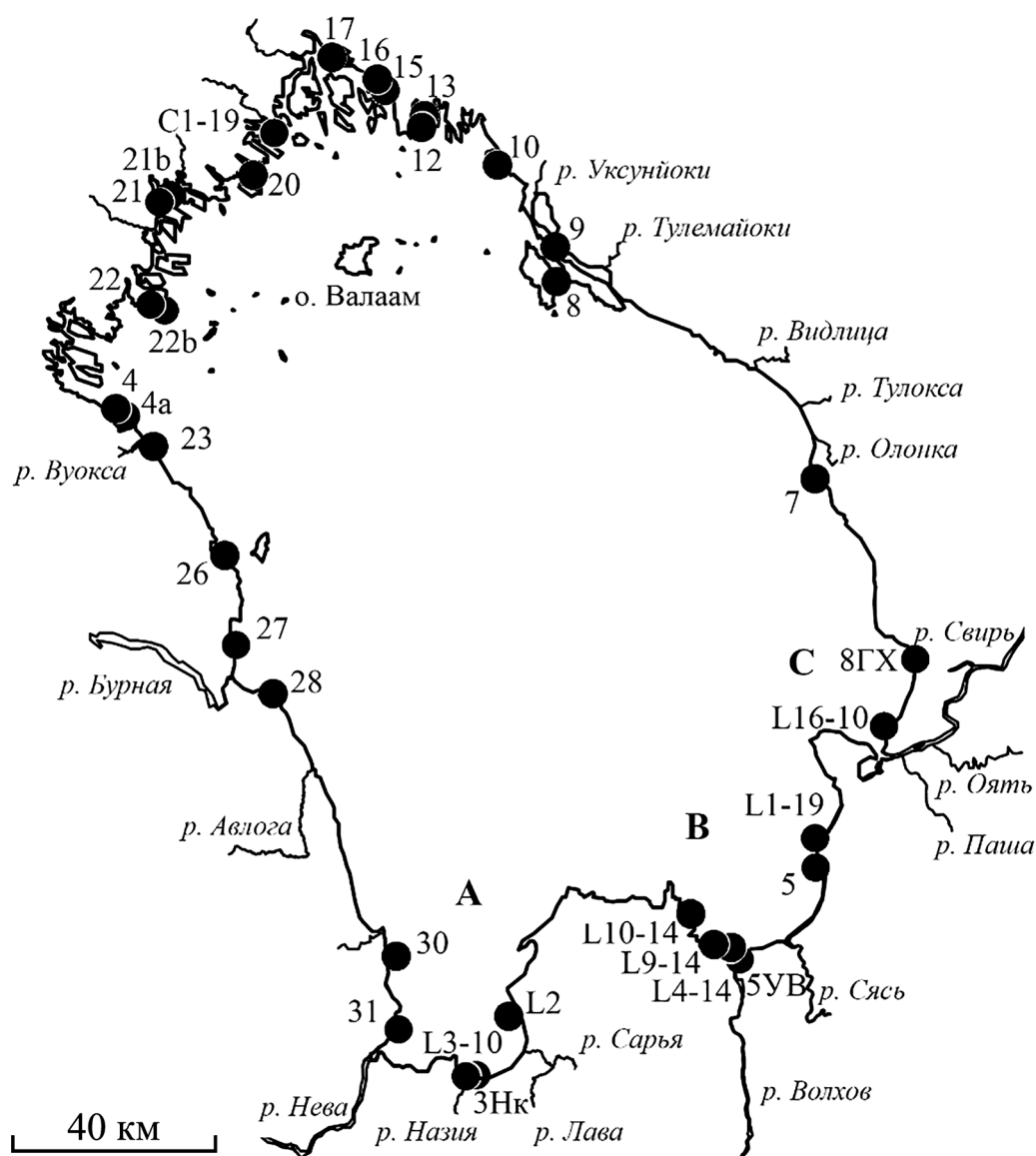


Рис. 1. Схема расположения станций в литоральной зоне озера. Южные заливы озера: А — Бухта Петрокрепость, В — Волховская губа, С — Свирская губа. Черными кружками обозначены станции.

В 2019 г. численность макрозообентоса изменялась от 392 до 49 800 экз./м², биомасса от 0.17 до 77.13 г/м² (табл. 2). Суммарная численность в среднем по литорали озера достигала 7100 ± 1652 экз./м², биомасса — 16.72 ± 3.28 г/м². Донные биоценозы были разнообразны по составу и соотношению отдельных таксонов в общей численности и биомассе. По численности в среднем преобладали амфиподы (43) и хирономиды (36%), доля олигохет и моллюсков была 14 и 1.5% соответственно, на остальные группы бентоса приходилось 5.5% общей численности макрозообентоса. Вклад амфипод в биомассу зообентоса достигал 49, хирономид — 16, олигохет — 10, моллюсков — 8, пиявок — 7, ручейников — 4, остальных групп — 6%.

Мозаичный характер пространственного распределения и различия в количественном развитии сообществ макрозообентоса обусловлены разнообразием биотопических условий в литорали озера. Низкими биомассами (0.17–0.68 г/м²) отличались донные биоценозы на открытом побережье Свирской губы (ст. 8ГХ), в Волховской губе у д. Вороново (ст. 5), в шхерном районе озера около пос. Ляскеля (ст. 15) и в заливе Импилахти (ст. 12). Большое значение в бентофауне играли амфиподы (24–69%) и хирономиды (7–59%). На ст. 5 также была существенна роль олигохет (19%).

Биомассы бентоса 1.62–6.16 г/м² характерны для биотопов северной части озера, а также в зал. Уксунылаhti (ст. 9) восточной части озера. В вершинах заливов шхерного района и на дру-

Таблица 2. Показатели численности (N , экз./м²) и биомассы (B , г/м²) всего макрозообентоса, ракообразных (Amphipoda) и их доли (%) на литоральных станциях Ладожского озера в 2019 г.

Станция	Весь макрозообентос		Amphipoda			
	N , экз./м ²	B , г/м ²	N , экз./м ²	B , г/м ²	N , %	B , %
Шхерный район						
10	5656	9.35	3336	7.50	58.98	80.21
12	800	0.68	168	0.31	21.00	45.59
13	936	3.85	424	0.86	45.30	22.34
13b	1720	2.39	32	0.13	1.86	5.44
15	640	0.48	128	0.11	20.00	22.92
16	560	3.05	40	0.14	7.14	4.59
17	2752	4.18	744	1.39	27.03	33.25
C1-19	944	1.62	112	0.36	11.86	22.22
20	1296	1.64	368	0.85	28.40	51.83
21	1928	4.78	0	0	0	0
21b	776	6.16	0	0	0	0
22	2488	6.00	40	0.04	1.61	0.67
22b	10000	22.34	8392	19.75	83.92	88.41
Шхерный район, Щучий залив						
4	7520	28.36	5060	17.17	67.29	60.54
4a	13540	33.39	10620	30.59	78.43	91.61
Западный район						
23	2640	6.86	1768	4.90	66.97	71.43
26	8800	30.20	4576	18.16	52.00	60.13
27	11704	38.90	10688	34.33	91.32	88.25
28	17296	35.80	16112	33.09	93.15	92.43
Южный район, бухта Петрокрепость						
30	2480	8.50	2347	8.40	94.64	98.82
31	5740	26.76	4260	22.02	74.22	82.29
L3-10	2620	11.00	380	1.96	14.50	17.82
3Hк	49800	74.56	5240	20.36	10.52	27.31
L2	24780	17.95	23220	15.96	93.70	88.91
Южный район, Волховская губа						
L10-14	19987	29.35	14613	24.25	73.11	82.60
L9-14	11720	21.90	3480	9.05	29.69	41.32
L4-14	13500	35.27	5360	20.58	39.70	58.35
5УВ	1960	77.13	220	1.14	11.22	1.48
5	1024	0.44	672	0.31	65.63	70.45
L1-19	8580	7.80	2980	5.10	34.73	65.38
Южный район, Свирская губа						
L16-10	2376	7.43	56	0.22	2.36	2.96
8ГХ	392	0.17	72	0.11	18.37	64.71
Восточный район						
7	6192	17.06	5456	10.60	88.11	62.13
8	4360	7.77	3856	7.05	88.44	90.73
9	952	1.98	8	0.03	0.84	1.52

гих мелководных, защищенных от волнения участках, часто встречаются илистые отложения, содержащие неразложившиеся растительные остатки. На таких биотопах амфиподы или отсутствовали (Якимварский залив, ст. 21 и 21b), или их доля (0.7–1.5%) была минимальна (ст. 22 напротив о. Койеонсари и ст. 9). Здесь основу биомассы определяли олигохеты (3–24), хиро-

номиды (12–29), моллюски (18–31) и пиявки (5–62%). В зал. Уксунлахти также была высока роль ручейников (22) и изоподы *Asellus aquaticus* L. (12%). В зал. Хауккалаhti на глинистой литорали как в зарослях тростника (ст. 13), на участке без растительности (ст. 13b) и у мыса Умоппиуми (ст. 16) на долю амфипод приходилось от 5 до 22%. На ст. 13b был значителен вклад поденок (38), а на

ст. 13 — личинок водных жуков (36%). На илистой литорали с камнями и большим количеством растительных остатков в зарослях тростника (ст. 16) большую роль в биомассе бентоса играли пиявки (35), хирономиды (21) и *Sialis lutaria* L. (Megaloptera) (8%). Поденки занимали второстепенное положение в сообществе (5%). На каменисто-песчаной и мелкопесчаной литорали (ст. С1-19, 20, 17) доля амфипод в биомассе бентоса достигала 23–52%. В заливе у п-ова Рауталаhti (ст. 17) существенный вклад в биомассу вносили хирономиды (26) и ручейники (17%).

Биомассу бентоса в диапазоне 6.86–9.35 г/м² наблюдали в шхерах у г. Питкяранта (ст. 10), в западной части озера в устье р. Вуокса (ст. 23), в южной части озера у мыса Осиновец (ст. 30), у пос. Заостровье (ст. L1–19) и в устье р. Свирь (ст. L16–10) г/м², в восточной части озера у о. Мантасаари (ст. 8). На ст. L16–10 основу биомассы составляли пиявки (34), ручейники (19), олигохеты (17), хирономиды (10) и личинки водных жуков (12%), на долю амфипод приходилось только 3% (рис. 2). На остальных участках доминировали амфиподы (65–99%).

В бухте Петрокрепость в районе пос. Назия (ст. L3–10) в зарослях тростника, где биомасса бентоса равнялась 11.00 г/м², преобладали олигохеты (77%).

Схожими по составу и биомассе макрозообентоса (17.06–29.35 г/м²) были донные биоценозы в шхерном районе напротив о. Койеонсари (ст. 22b) и в Щучьем заливе в зарослях элодеи и рдеста пронзеннолистного (ст. 4); в бухте Петрокрепость у пос. им. Морозова (ст. 31) и у д. Кобона (ст. L2); в Волховской губе в 2 км (ст. L9–14) и 4 км (ст. L10–14) западнее устья р. Волхов; вдоль восточного побережья в Андрусовской бухте (ст. 7). В этих местообитаниях преобладали амфиподы (41–82%). В Щучьем заливе также отмечена значительная доля хирономид (30%), в 2 км от впадения р. Волхов — моллюсков (17%), а в Андрусовской бухте — поденок (18%).

Существенного обилия (30.20–38.90 г/м²) бентос достигал вдоль западного побережья в бухте Владимирская (ст. 26), в Тайполовском заливе (ст. 27) и в бухте Далекая (ст. 28), в Волховской губе недалеко от впадения р. Волхов в р. Ладогу (ст. L4–14), а также в Щучьем заливе на откры-

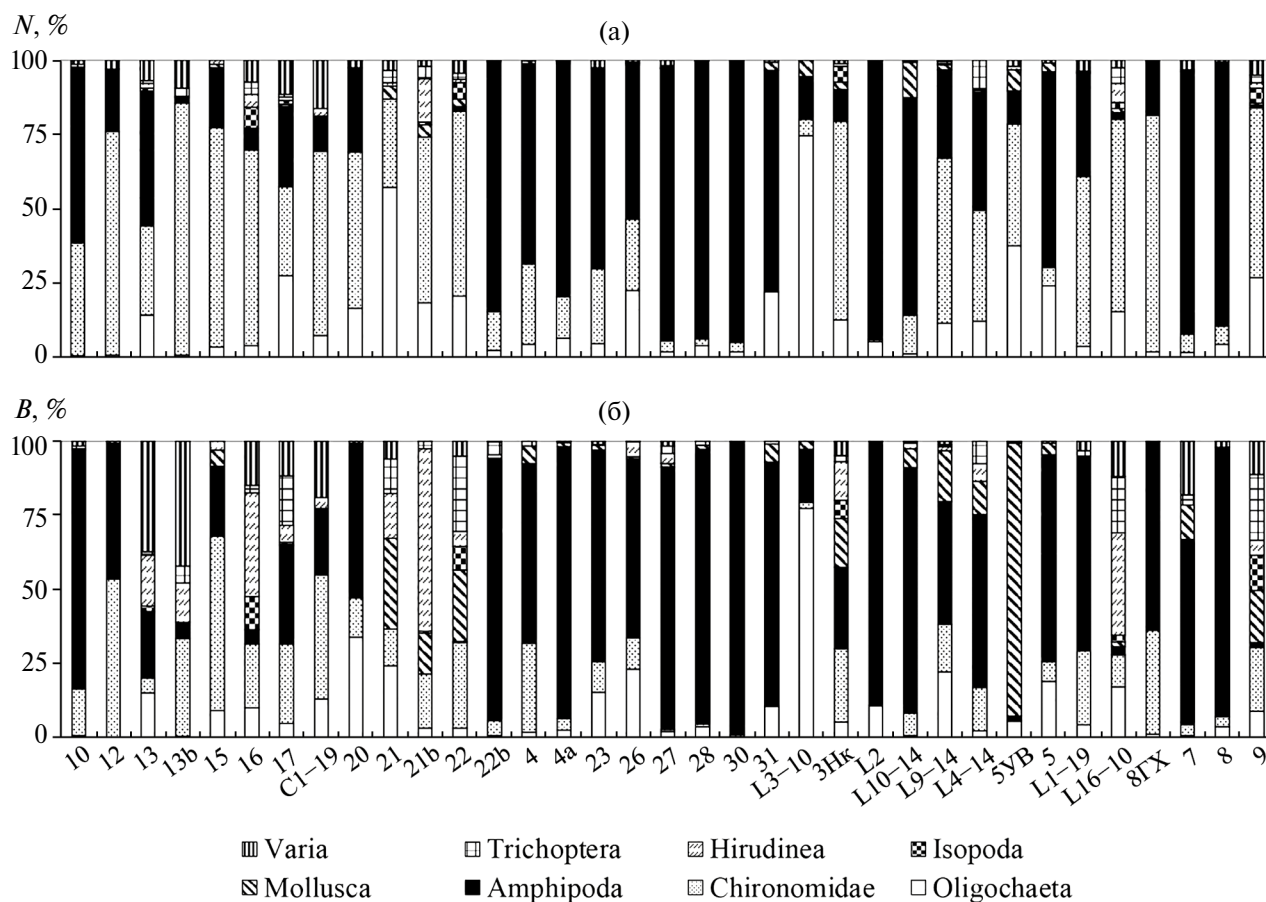


Рис. 2. Соотношение основных групп макрозообентоса по численности (а) и биомассе (б) на станциях литоральной зоны Ладожского озера в июле–августе 2019 г. По оси абсцисс — номера станций.

той песчаной литорали (ст. 4а). Основной вклад в биомассу вносили амфиподы (58–92%).

Довольно большую биомассу (74.56 г/м²) макрозообентоса наблюдали в бухте Петрокрепость на устьевом участке р. Назия (ст. 3Нк). Основу биомассы составляли хирономиды (25), амфиподы (27), моллюски (17) и пиявки (13%). Максимальная биомасса (77.13 г/м²) отмечена в устье р. Волхов (ст. 5УВ), где доминировали моллюски (92%).

Таким образом, на многих биотопах литоральной зоны преобладали амфиподы. За период наблюдений численность этих ракообразных колебалась от 8 до 23 220 экз./м² (0.8–94.6% общей численности), биомасса — от 0.03 до 34.33 г/м² (0.7–98.8% общей биомассы) (табл. 2).

Следует отметить приуроченность разных видов амфипод к различным районам озера. Наиболее широко в озере представлен *Gmelinoides fasciatus* (частота встречаемости в пробах (f) в целом по озеру 94%). Его численность варьировала от 8 до 23 220 экз./м², биомасса — от 0.01 до 31.32 г/м². Средние значения численности и биомассы *G. fas-*

ciatus равнялись 3128 ± 877 экз./м² и 6.66 ± 1.61 г/м² соответственно. Максимальное скопление *G. fasciatus* наблюдали в бухте Петрокрепость в районе д. Кобона (ст. L2), а максимальную биомассу — на западном побережье в Тайполовском заливе (ст. 27).

Micrurus possolskii встречался (f 29%) от участка в шхерах в заливе напротив о. Койеонсари (ст. 22b), вдоль западного побережья и до участка в районе пос. Назия (ст. L3–10) в бухте Петрокрепость. На различных биотопах его численность изменялась от 40 до 3136 экз./м², биомасса от 0.21 до 18.39 г/м². Максимальная биомасса отмечена у пос. им. Морозова (ст. 31). Здесь доля *M. possolskii* достигала 71% численности амфипод и 84% их биомассы (рис. 3).

Понто-каспийские виды *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum* регистрировали только в Волховской губе, встречаемость обоих видов — 11%. Плотность популяции и биомасса *Pontogammarus robustoides* (80–4880 экз./м², 0.68–19.58 г/м²) были довольно высоки. Численность *Chelicorophium curvispinum* варьировала от 20

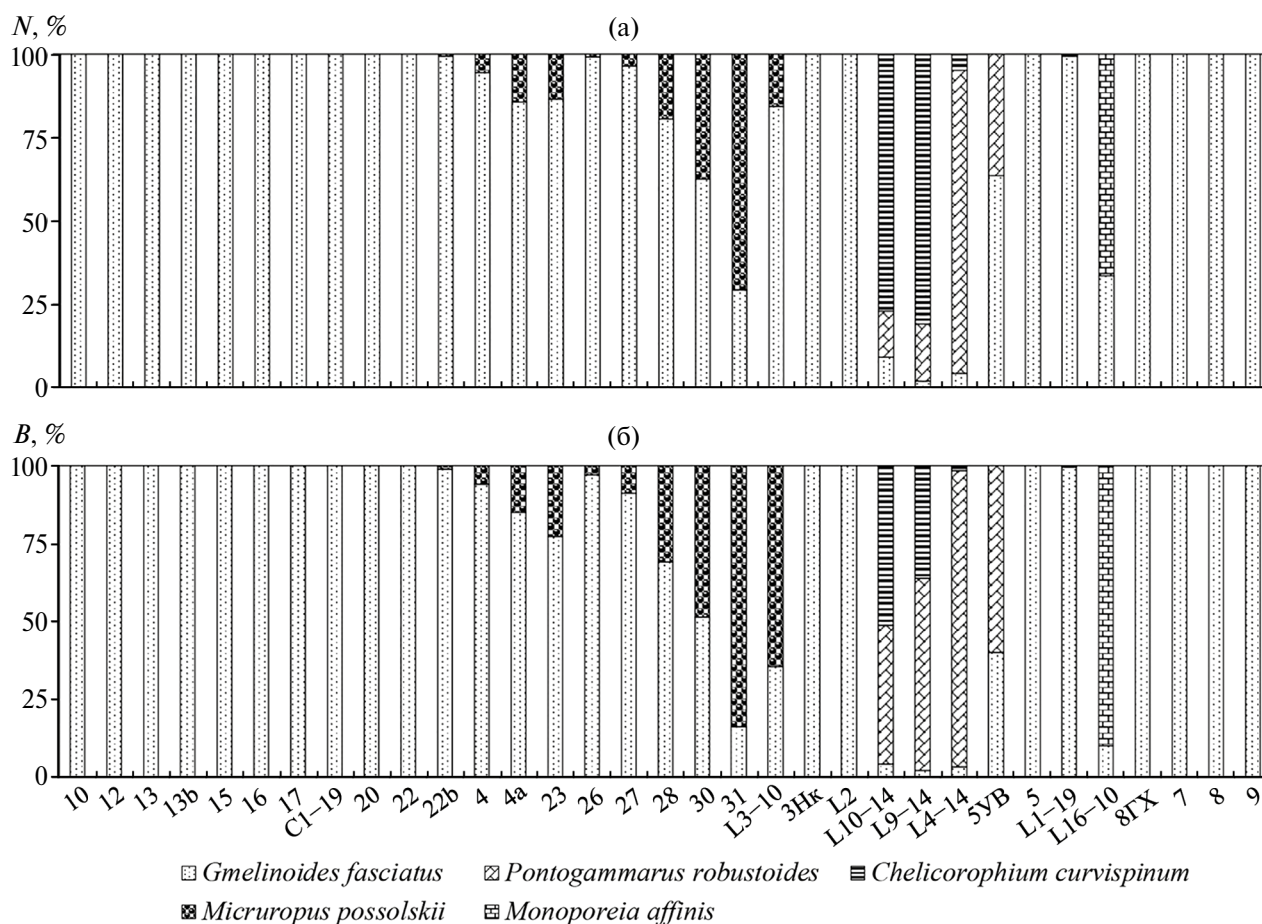


Рис. 3. Процентное соотношение инвазивных и реликтовых амфипод по численности (а) и биомассе (б) на станциях литоральной зоны Ладожского озера в июле–августе 2019 г. По оси абсцисс — номера станций.

до 11 293 экз./м², биомасса — от 0.02 до 12.43 г/м². Максимальную биомассу *Pontogammarus robustoides* фиксировали у выхода из р. Волхов в р. Ладогу (ст. L4–L14), а *Chelicorophium curvispinum* — в четырех км левее устья р. Волхов (ст. L10–L14).

В Свирской губе на открытой песчаной литорали (ст. 8ГХ) совместно с *Gmelinoides fasciatus* встречены единичные экземпляры реликтовых амфипод *Monoporeia affinis* (Lindstrom) (48 экз./м², 0.095 г/м²).

Представляет интерес оценка уровня развития бентоса в различных растительных ассоциациях. В озере преобладают в основном тростниковые заросли. Из табл. 3 видно, что средние показатели численности и биомассы как всего макрозообентоса, так и его некоторых основных групп (олигохет, хирономид, изопод, моллюсков, пиявок) были ниже в растительных ассоциациях тростника. Однако достоверных различий (сравнение выборочных средних по *t*-критерию Стьюдента) в развитии зообентоса между разными растительными ассоциациями не обнаружено.

Сравнение результатов двух съемок по периметру озера в 2014 и 2019 гг. показало снижение количественных показателей литорального макрозообентоса в 2019 г. Отмечено достоверное уменьшение общей численности ($t = 3.63$; $p < 0.001$) и биомассы ($t = 3.08$; $p < 0.01$) зообентоса, численности ($t = 5.01$; $p < 0.001$) и биомассы ($t = 3.74$; $p < 0.001$) олигохет, численности ($t = 3.50$; $p < 0.001$) и биомассы ($t = 2.81$; $p < 0.001$) хирономид, а также уменьшение численности пиявок ($t = 3.27$; $p < 0.01$). Кроме того, значительно снизились численность ($t = 6.13$; $p < 0.001$) и биомасса ($t = 4.24$; $p < 0.001$) бентоса в северном шхерном районе озера (табл. 4). Щучий залив в табл. 4 особо выделен, поскольку он является модельным объектом исследований происходящих в нем из-

менений в связи со снижением антропогенной нагрузки (Литоральная..., 2011).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По имеющимся материалам не удалось выявить связь развития вселенцев *Gmelinoides fasciatus* или *Micruropus possolskii* с тем или иным типом растительных ассоциаций. Однако исследования 2013–2018 гг. в Щучьем заливе показали, что в распределении байкальских инвазивных амфипод по биотопам этого залива имелась определенная дифференциация. *Gmelinoides fasciatus* предпочитал заросли тростника, где его доля в биомассе составляла 69–100% биомассы амфипод, *Micruropus possolskii* — песчаную или заиленную литораль, где его доля в биомассе амфипод достигала 84% (Barbashova et al., 2021). Приуроченность *M. possolskii* к песчаным биотопам, вероятно, обусловлена его экологическими предпочтениями и приверженностью к хорошо прогреваемым биотопам. Этот вид ведет преимущественно роющий образ жизни и наиболее часто встречается на песчаной литорали с небольшим процентом покрытия макрофитами (Бекман, 1962; Визер, 2005).

Вселение *Gmelinoides fasciatus* привело к изменениям в структуре и функционировании прибрежных биоценозов Ладожского озера. Впоследствии то же самое произошло после вселения этого вида в Онежское озеро (Sidorova, 2023). Проникнув в озеро в конце 1980-х годов, уже к 2000 г. *G. fasciatus* освоил всю литоральную зону озера. Средние биомассы бентоса в 1990 г. (33.8 г/м²) (Kurashov et al., 1996) и в 2000 г. (34.6 г/м²) (Berezina et al., 2009) схожи, однако вклад аборигенных видов уменьшился с 99 до 14%. Общая численность и биомасса макробентоса за период 2000–2005 гг.

Таблица 3. Численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) вселенца *Gmelinoides fasciatus*, основных групп и всего макрозообентоса в растительных ассоциациях тростника и других макрофитов литорали Ладожского озера в 2019 г.

Группа	Тростник		Другие макрофиты	
	N	B	N	B
Oligochaeta	509 ± 133	0.96 ± 0.43	1105 ± 540	2.10 ± 0.72
Chironomidae	851 ± 265	0.80 ± 0.26	4556 ± 2781	3.37 ± 1.59
Amphipoda	4304 ± 1525	8.23 ± 260	3169 ± 784	10.12 ± 2.65
<i>G. fasciatus</i>	3148 ± 1360	5.09 ± 2.00	2593 ± 820	7.65 ± 2.51
Isopoda	16 ± 8	0.07 ± 0.03	211 ± 219	0.39 ± 0.40
Mollusca	144 ± 120	0.63 ± 0.23	163 ± 115	7.62 ± 6.10
Hirudinea	25 ± 9	0.48 ± 0.17	72 ± 44	1.34 ± 0.86
Trichoptera	86 ± 65	0.48 ± 0.16	24 ± 7	0.30 ± 0.15
Varia	65 ± 19	0.41 ± 0.17	105 ± 47	0.43 ± 0.30
Весь бентос	6000 ± 1678	12.06 ± 2.91	9405 ± 4001	25.67 ± 7.72

Примечание. Даны средние и их ошибки. Другие макрофиты — элодея, рдест, стрелолист, хвощ, ситняг, горец, элиохарис.

Таблица 4. Численность (N , экз./м²) и биомасса (B г/м²) основных групп и всего макрозообентоса в литоральной зоне различных районов Ладожского озера (июль–август 2014 и 2019 гг.)

Показатель	2014 г.***		2019 г.	
	N	B	N	B
Группы бентоса:				
Oligochaeta	2123 ± 389	3.39 ± 0.71	697 ± 198*	1.30 ± 0.35*
Chironomidae	3609 ± 687	2.79 ± 0.47	2152 ± 961*	1.68 ± 0.58*
Amphipoda	5251 ± 1218	17.16 ± 5.01	3852 ± 929	9.05 ± 1.85
Isopoda	130 ± 64	0.45 ± 0.28	82 ± 73	0.17 ± 0.13
Mollusca	189 ± 61	9.26 ± 5.02	140 ± 77	2.98 ± 2.05
Hirudinea	128 ± 28	1.23 ± 0.34	38 ± 14*	0.74 ± 0.30
Trichoptera	75 ± 17	0.95 ± 0.36	60 ± 37	0.39 ± 0.10
Varia	209 ± 48	1.26 ± 0.36	79 ± 19	0.41 ± 0.14
Весь бентос	11 714 ± 1577	36.49 ± 8.63	7100 ± 1652*	16.72 ± 3.28*
Районы озера:				
Шхерный**	10 494 ± 1688	22.73 ± 6.55	2346 ± 774*	5.12 ± 1.66*
Щучий залив	5207 ± 3498	20.89 ± 13.91	10530 ± 4257	30.87 ± 3.56
Западный	6853 ± 1483	15.29 ± 3.38	10110 ± 3523	27.94 ± 8.37
Южный	18 197 ± 3486	69.98 ± 22.43	11151 ± 4020	24.48 ± 7.29
Восточный	5405 ± 3734	13.85 ± 6.38	3835 ± 1880	8.94 ± 5.38

Примечание. Даны средние значения и их ошибки; * Значимые различия ($p < 0.05$) по t -критерию Стьюдента; ** без учета данных в Щучьем заливе; *** без учета данных на о. Валаам.

значительно увеличились за счет роста обилия *G. fasciatus* и других бентосных групп. В 2005 г. средняя биомасса *G. fasciatus* была 54 г/м², его вклад в суммарную численность и биомассу превысил 70% как в 2000 г., так и 2005 г. (Berezina et al., 2009).

В 2006 г. средняя биомасса бентоса в растительных ассоциациях тростника составила 28.09 г/м² (ниже, чем в предыдущие годы), однако роль байкальского вселенца *G. fasciatus* по-прежнему была высока — в среднем 58% численности и 49% биомассы всего бентоса. В 2014 г. средние значения биомассы (37.56 г/м²) превышали таковые предыдущих лет. Доля *G. fasciatus* в общей численности и биомассе бентоса снизилась до 31 и 21% соответственно (Barbashova et al., 2021). В 2019 г. в зарослях тростника средняя численность всего бентоса (6000 ± 1678 экз./м²) и средняя биомасса (12.06 ± 2.91 г/м²) были ниже, чем в 2014 г. Вклад *G. fasciatus* в общую численность и биомассу бентоса вырос до 52 и 42% соответственно.

В связи с вхождением в состав сообществ зообентоса литорали Ладожского озера инвазивной амфиподы *G. fasciatus* отмечено снижение численности и даже исчезновение из многих мест обитания аборигенных ракообразных *Gammarus lacustris* Sars и *Asellus aquaticus* (Panov, Berezina, 2002; Курашов и др., 2006). *Gammarus lacustris*, широко распространенный ранее на каменистой слабоприбойной литорали озера (Стальмакова, 1961; Кузьменко, 1964), в наших сборах 2019 г. не об-

наружен. Встречаемость водяного ослика *Asellus aquaticus* в 2019 г. была 29%. Его средние величины численности и биомассы достигали 286 ± 262 экз./м² (пределы колебания 8–2520 экз./м²) и 0.60 ± 0.47 г/м² (0.01–4.56 г/м²) соответственно, что ниже средних величин его развития в 2006 г. (численность — 688 экз./м², биомасса — 1.58 г/м²) при встречаемости 35% (Барбашова, Курашов, 2011). Снижение роли *A. aquaticus* в донных сообществах литоральной зоны вероятно связано с хищничеством инвазивных амфипод.

Исследования на о. Валаам в 2017–2018 гг. показали, что *A. aquaticus* присутствовал на подводных склонах с глубинами 1–18 м, встречался на грунтах всех типов и на склонах побережья разной степени открытости. Наибольшей численности и биомассы (2737 экз./м² и 5.60 г/м² соответственно) вид достигал на глубинах 1–7 м. *Asellus aquaticus* успешно конкурировал с *Gmelinoides fasciatus* в наиболее благоприятных для последнего условиях в литорали, поскольку у него как у аборигенного вида выше устойчивость к волновому воздействию по сравнению с *G. fasciatus* (Зуев, 2023).

В настоящее время наблюдается активное распространение *Micruropus possolski* в Ладожском озере, что неизбежно приводит к перестройкам в литоральных биоценозах тех мест, где данный вид может адаптироваться. До 2014 г. зона обитания этого вида была ограничена участком западного

побережья от Щучьего залива до бухты Далекой. На различных биотопах его биомасса изменялась от 1.61 до 7.12 г/м². В этом районе амфиподы были преобладающей группой макрозообентоса. Биомассу амфипод почти в равных долях определяли *M. possolski* (48) и *Gmelinoides fasciatus* (52%). В 2017 г. *Micruropus possolski* обнаружен в районе м. Осиновец и в центральной части бухты Петрокрепость, а в 2018 г. — у пос. им. Морозова (Barbashova et al., 2021). В 2019 г. этот вид уже находили в районе пос. Назия, а также в северной шхерной части озера в заливе напротив о. Койе-онсари. Кроме того, в 2019 г. существенно выросли количественные характеристики *M. possolskii* (1820 экз./м², 6.40 г/м²) в центре бухты Петрокрепость (ст. 114; 60°01.017' с.ш., 31°15.000' в.д.), здесь на его долю приходилось 84% численности и 93% биомассы амфипод.

В 2019 г. в южной части озера уменьшились количественные показатели макрозообентоса, что было связано со снижением уровня развития понто-каспийского вселенца *Pontogammarus robustoides*. Известно (Алимов и др., 2004; A handbook..., 2012), что при попадании вида-вселенца в новые для него условия, где отсутствует естественное ограничение его расселения и нет хищников, паразитов и конкуренции, создается идеальная ситуация для роста численности. Сначала рост численности (или биомассы) происходит незаметно и медленно, затем становится быстрым, что может приводить к популяционному взрыву. При отсутствии ограничений со стороны условий среды такой рост может продолжаться неограниченно долго. Как правило, в природе на определенном этапе наращивания численности видом возникает лимитирование теми или иными факторами среды. Это приводит к замедлению роста численности (или биомассы), достижению верхнего предела и дальнейшему поддержанию этих показателей примерно на одном уровне. Для большинства видов амфипод характерен именно такой вид наращивания численности в новых местообитаниях (Березина, 2004). Схожую ситуацию наблюдали в Волховской губе, где *P. robustoides* появился в 2006 г. Будучи активным хищником, в состав рациона которого входит и *Gmelinoides fasciatus* (Березина, Максимов, 2016), *Pontogammarus robustoides*, относящийся к наиболее опасным инвазивным видам (Самые..., 2018), мог оказывать значительный хищный пресс на зообентосные сообщества. В 2014 г. он дал вспышку развития, когда его биомасса на отдельных участках залива достигала 82.56 г/м². Сравнение средних величин обилия *P. robustoides* за 2014 г. и 2019 г. показало достоверное уменьшение ($t = 3.67$; $p < 0.05$) его биомассы в 2019 г. в >6 раз. Количественные характеристики другого понто-каспий-

ского вида *Chelicorophium curvispinum* с 2014 г. не изменились (рис. 4). В настоящее время зона обитания понто-каспийских амфипод *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum* по-прежнему ограничена границами Волховской губы. Их дальнейшему распространению, вероятно, препятствует низкая минерализация вод в озере.

Ранее показано (Соколов, 1956; Литоральная..., 2011), что для количественных показателей макробентоса в различных районах литоральной зоны озера характерна большая изменчивость. При этом, антропогенное влияние часто бывает решающим фактором для сукцессий донных сообществ (Bass, 1992; Harris, 2012), а колебания биомассы и численности зообентоса связаны с высоким разнообразием местообитаний и неоднородностью распределения донных беспозвоночных.

Несомненно, что общий количественный уровень развития макрозообентоса в литорали определяется сложным комплексом разнообразных факторов. Один из них — климатический, который в конечном итоге определяет гидрометеорологические условия каждого года и уровненный режим озера (Литоральная ..., 2011; Современное..., 2021). Увеличение суммы температур в прибрежной мелководной зоне юга Ладожского озера привело к возможности успешного размножения моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и его натурализации в условиях низкой минерализации вод Ладожского озера (Dudakova et al., 2021). Если сравнить суммарные средние показатели макрозообентоса литорали озера в 2006 г. (28.09 г/м²), 2014 г. (36.49 г/м²) и 2019 г. (16.72 г/м²) с температурой воды в эти годы при максимальном прогреве воды (июль–август), которая достигала 2006 г. $18.68 \pm 0.56^\circ\text{C}$, в 2014 г. — $24.09 \pm 0.55^\circ\text{C}$, в 2019 г. — $17.75 \pm 0.5^\circ\text{C}$, то можно выдвинуть гипотезу, что температурный фактор прямо и опосредованно определяет общий уровень развития макрозообентоса в литоральной зоне. Кроме того, определенное влияние может оказывать и изменяющийся уровень воды в озере. Известно, что подъем уровня сопровождается снижением фитомассы и плотности зарослей тростника (Schmieder et al., 2002). Для Ладожского озера отмечена эта же закономерность снижения значений фитомассы и плотности зарослей тростника при подъеме уровня воды (Литоральная..., 2011). Более высокий уровень воды в озере в 2019 г. (451 см), чем в 2014 г. (438 см) мог вызвать изменения в развитии и составе сообществ макрофитов, соответственно опосредованно повлиять на развитие донной и фитофильной фауны и привести к снижению количественных показателей макрозообентоса. Однако такие вопросы требуют более

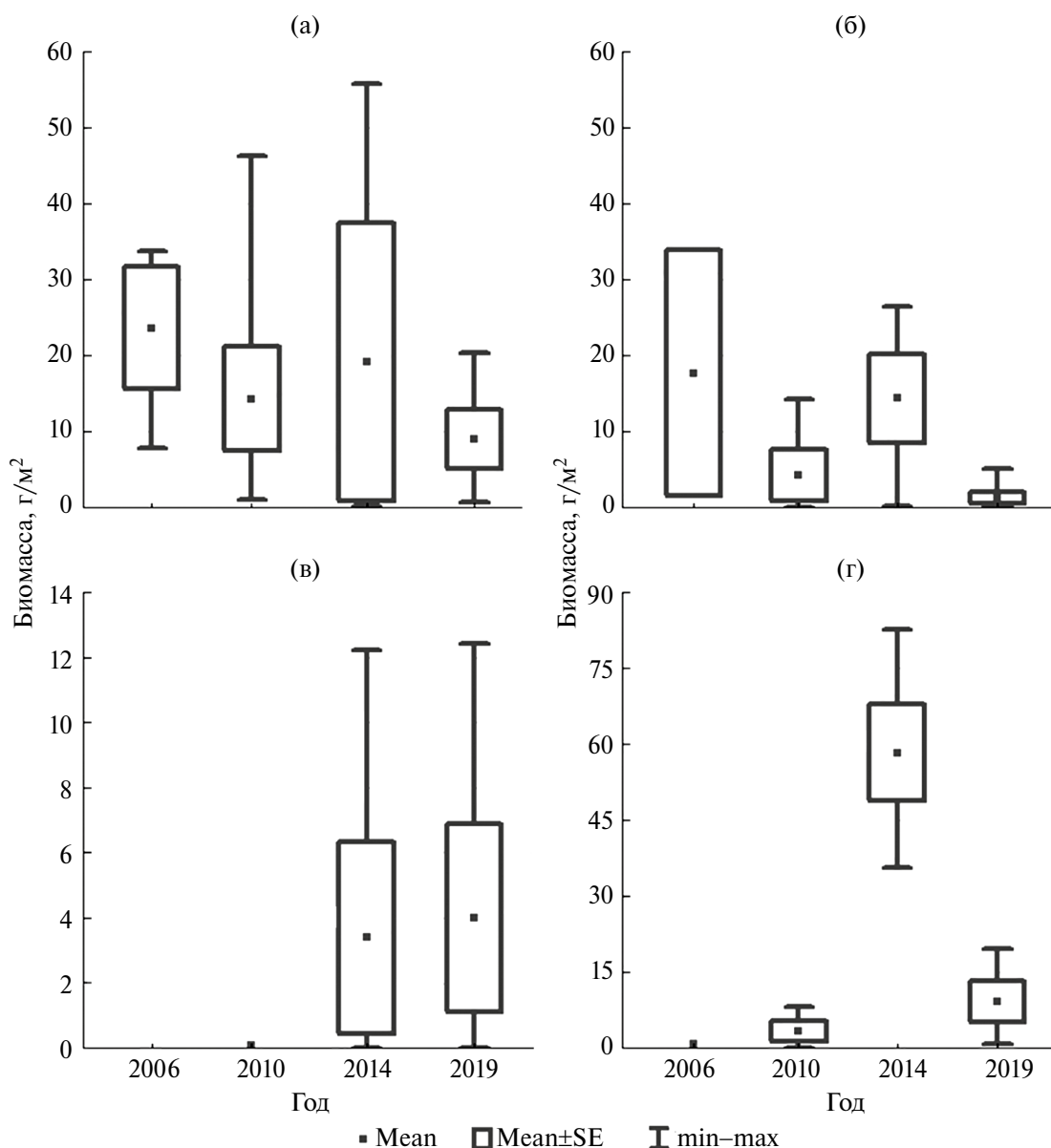


Рис 4. Динамика изменений биомассы инвазивных амфипод в заливах южного района литоральной зоны Ладожского озера в разные годы: а – *Gmelinoides fasciatus*, б – *Gmelinoides fasciatus*, в – *Chelicorophium curvispinum*, г – *Pontogammarus robustoides*; а – бухта Петрокрепость, б–г – Волховская губа.

тщательной проработки с привлечением большего объема исходных данных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования 2019 г. показали значительные пространственные и временные различия в распределении количественных характеристик макрозообентоса в Ладожском озере, которые связаны с большим разнообразием литоральных местообитаний и воздействием факторов различной природы. В настоящее время в Ладожском озере активно идут процессы проникновения и

распространения в нем видов-вселенцев, что приводит к изменениям сообществ макрозообентоса. Этому активно способствуют климатические изменения и флуктуации, приводящие к изменению температурных условий обитания беспозвоночных в прибрежных водах озера. Байкальские амфиподы *Gmelinoides fasciatus* и *Micruropus possolskii*, а также развивающиеся в Волховской губе в большом количестве понто-каспийские амфиподы *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum* существенно трансформировали потоки вещества и энергии в литорали, стали новым обильным трофическим ресурсом для рыб. Следу-

ет принимать во внимание и недавнюю инвазию в Ладожское озеро моллюска *Dreissena polymorpha* (Dudakova et al., 2021), что может повлечь за собой серьезные структурные перестройки в прибрежной зоне озера, включая и литоральную зону. Довольно быстрое расселение *Micrurus possolskii* по литорали озера дает основание предполагать, что в ближайшие годы эти амфиподы могут колонизировать южное, восточное и северное побережья озера. Весьма вероятно его проникновение и на острова Ладожского озера, прежде всего на о. Валаам. Соответственно, необходимо продолжать детальные регулярные наблюдения над протеканием процессов распространения и развития чужеродных видов в крупнейшем европейском оз. Ладожское, поскольку биоинвазии являются фактором, способным привести к значительным изменениям в этом водоеме.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института озераедения РАН Санкт-Петербургского Федерального исследовательского центра РАН по теме FMNG-2019-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богущая Н.Г., Орлова М.И. и др. 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Андроникова И.Н., Распопов И.М. 2007. Зоны экологического риска в прибрежных районах Ладожского озера // Биология внутр. вод. № 2. С. 3.
- Базикалова А.Я. 1951. Морфологические особенности молодых стадий байкальских амфипод // Тр. Байкальской лимнологической станции. Т. 13. С. 120.
- Баканов А.И. 2005. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: Самар. науч. центр РАН. С. 37.
- Барбашова М.А., Курашов Е.А. 2011. Макрофауна литоральной зоны Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Наука. С. 219.
- Бекман М.Ю. 1962. Экология и продукция *Micrurus possolskii* Sow и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Систематика и экология ракообразных Байкала // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. Т. 2. Ч. 1. С. 141.
- Березина Н.А. 2004. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 254.
- Березина Н.А. 2023. Анализ фауны амфипод континентальных водоемов Северо-Запада Европейской части России // Зоологический журн. Т. 102. № 10. С. 1104.
- Березина Н.А., Максимов А.А. 2016. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журн. Сибир. фед. ун-та. Сер. Биология. 9(4). С. 409.
- Визер А.М. 2005. Вселение байкальских амфипод (*Gmelinoides fasciatus* и *Micrurus possolsky* Sow.) и дальневосточной мизиды (*Neomysis ntermidia* Czern.) в Новосибирское водохранилище // Чужеродные виды в Голарктике (БОРОК-2). Тезисы докладов Второго международного симпозиума по изучению инвазийных видов. Рыбинск—Борок. С. 71.
- Зуев Ю.А. 2023. Особенности распределения массовых видов ракообразных на прибрежном склоне Ладожского озера // Биология внутр. вод. № 2. С. 210. <https://doi.org/10.31857/S0320965223020298>.
- Кузьменко К.Н. 1964. К биологии озерного гаммаруса (*Gammarus lacustris* Sars) Ладожского озера // Элементы режима Ладожского озера. М.: Наука. С. 57.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX — начале XXI в. // Биосфера. № 2(10). С. 65. <https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V10I2.439>
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2021. Развитие инвазионного процесса в условиях изменяющегося климата // Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. М.: РАН. С. 374.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А. 2006. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутр. вод. № 1. С. 74.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высшая школа.
- Литоральная зона Ладожского озера. 2011. СПб.: Нестор-История.
- Науменко М.А. 2013. Анализ морфометрических характеристик подводного рельефа Ладожского озера на основе цифровой модели // Изв. РАН. Сер. геогр. № 1. С. 62.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос. М.: Тов-во научных изданий КМК.
- Панов В.Е. 1994. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Докл. академии наук. Т. 336. № 2. С. 279.
- Панов В.Е., Павлов А.М. 1986. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиол. журн. Т. 22. № 6. С. 87.
- Распопов И.М. 1975. Литоральная зона Онежского озера. Общие понятия // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука. С. 7.

- Распопов И.М., Андроникова И.Н. 2002. Роль литоральной зоны в оценке состояния экосистемы озера и основные направления будущих исследований // Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука. С. 264.
- Распопов И.М., Андроникова И.Н., Слепухина Т.Д. и др. 1998. Прибрежно-водные экотоны больших озер. СПб.: РТП ИК "Синтез".
- Распопов И.М., Воронцов Ф.Ф., Слепухина Т.Д. и др. 1990. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Л.: Наука.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983. Л.: Гидрометеиздат.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). 2018. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. 2021. М.: Российская академия наук.
- Соколов И.И. 1956. Зообентос литорали южной половины Ладожского озера // Тр. Кар. фил. АН СССР. Вып. 5. С. 76.
- Стальмакова Г.А. 1961. К познанию бентоса шхерной части Ладожского озера // Комплексные исследования шхерной части Ладожского озера. М.: Наука. С. 267.
- Стальмакова Г.А. 1968. Зообентос Ладожского озера // Биологические ресурсы (зоология) Ладожского озера. Л.: Наука. С. 4.
- A handbook of global freshwater invasive species. 2012. Earthscan.
- Barbashova M.A., Malavin S.A., Kurashov E.A. 2013. First finding of Baikalian amphipod *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Rus. J. Biol. Invasions. V. 4. № 4. P. 219. <https://doi.org/10.1134/S2075111713040036>
- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2021. Features of the spatial distribution of invasive amphipod species in the littoral of Lake Ladoga // Rus. J. Biol. Invasions. V. 12. P. 136. <https://doi.org/10.1134/S207511172102003X>
- Bass D. 1992. Colonization and succession of benthic macroinvertebrates in Arcadia Lake, a South-Central USA reservoir // Hydrobiologia. 242 P. 123. <https://doi.org/10.1007/BF00018068>
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E. 2009. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // Boreal Environ. Res. V. 14. P. 404.
- Dudakova D.S., Dudakov M.O., Kurashov E.A., Anokhin V.M. 2021. Invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Dreissenidae) in Lake Ladoga // Biol. Bull. V. 48. № 9. P. 1452. <https://doi.org/10.1134/S106235902109003X>
- Harris P.T. 2012. Anthropogenic threat to benthic habitats // Seafloor geomorphology as benthic habitat. P. 39.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. 2008. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // Aquat. Invasions. V. 3(2). P. 243. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.18>
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Panov V.E. 2010. First finding of Ponto-Caspian invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Rus. J. Biol. Invasions. V. 1. № 4. P. 282. <https://doi.org/10.1134/S2075111710040053>
- Kurashov E.A., Telesh I.V., Panov V.E. et al. 1996. Invertebrate communities associated with macrophytes in Lake Ladoga: effects of environmental factors // Hydrobiologia. V. 322. P. 49.
- Kurashov E.A., Trifonova M.S., Barbashova M.A. 2020. Expansion dynamics of *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Rus. J. Biol. Invasions. V. 11. № 4. P. 326. <https://doi.org/10.1134/S2075111720040050>
- Literature review and report surface sediment sampler database. 2003. Tetra Tech EM Inc.
- Panov V.E. 1996. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // Hydrobiologia. V. 322. P. 187.
- Panov V.E., Berezina N.A. 2002. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Invasive Aquatic Species of Europe — Distribution, Impacts and Management. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 96.
- Raspopov I.M., Andronikova I.N., Dotsenko O.N. et al. 1996. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation // Hydrobiologia. V. 322. P. 39.
- Schmieder K., Dienst M., Ostendorp W. 2002. Effects of the extreme flood in 1999 on the spatial dynamics and stand structure of the reed belts in Lake Constance // Limnologia. V. 32. P. 131.
- Sidorova A.I. 2023. Role of *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) in macrozoobenthos on the littoral of Lake Onego during the subglacial period // J. Stress Physiol. & Biochem. 2023. T. 19. № 4. C. 225.

Interannual Dynamics of Changes in Macrozoobenthos Communities in the Littoral Zone of Lake Ladoga

M. A. Barbashova^{1,*}, M. S. Trifonova¹, E. A. Kurashov²

¹*Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

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

*e-mail: mbarba@mail.ru

The findings of 2019 research on bottom biocenoses in several macrophyte beds around Lake Ladoga are presented. The spatial distribution of macrozoobenthos quantitative properties indicated significant variances. Zoobenthos biomass and density ranged from 0.17 to 77.13 g/m² and 392–49 800 ind./m², respectively. In terms of biomass, amphipods dominated the taxa (on average, 49%). Comparing 2014 to 2019, there was a decline in the zoobenthos level of development. The *Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Pontogammarus robustoides*, and *Chelicorophium curvispinum* invasive amphipod species are demonstrated to have a significant influence on the interannual alterations of macrozoobenthos communities in the lake's littoral zone.

Keywords: Lake Ladoga, littoral zone, macrozoobenthos, density, biomass, amphipods, alien species

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.58

ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ ЛИЧИНОК РЕЧНОЙ МИНОГИ *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae)

© 2024 г. Н. В. Полякова^{а, *}, А. В. Кучерявый^а, А. С. Генельт-Яновская^б,
М. И. Юрчак^с, А. О. Звездин^а, Д. С. Павлов^а

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

^бЭкстерский университет, Департамент наук о земле и окружающей среде,
Пенрин кампус, Пенрин, Корнуолл, Великобритания

^сБотанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: nvpnataly@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.08.2023 г.

После доработки 16.10.2023 г.

Принята к публикации 03.03.2024 г.

Описаны типичные местообитания личинок речной миноги (*Lampetra fluviatilis* (L., 1758)) в реках Ленинградской обл. Оценены плотность поселений личинок, абиотическая составляющая биотопа, а также структурные показатели сообществ донных и планктонных водорослей, зоопланктона, макрозообентоса. Показано, что предпочтительные грунты для личинок — тонкие и мелкие пески. Наибольшего уровня количественного развития вместе с пескоройками достигают Oligochaeta и личинки Chironomidae. Сообщества водорослей и зоопланктона носят ярко выраженный сезонный характер с пиками численности в весенний период и не являются определяющими для личинок миног. Доля личинок миног в показателях обилия донных ценозов может достигать существенных величин — 30–80% общей биомассы.

Ключевые слова: малые реки, структура биотопа, сообщества водных организмов, пескоройки, зообентос, планктон

DOI: 10.31857/S0320965224050071, **EDN:** XRZUKV

ВВЕДЕНИЕ

Личинки миног (пескоройки) широко распространены в малых реках и ручьях. После вылупления они выбирают биотопы, в которых могут легко закопаться в грунт, где проводят в среднем 4–5 лет, изредка совершая миграции (Hardisty, 1971). Зарывшись в грунт, они вступают в прямые отношения не только с абиотическими компонентами среды, но и с обитателями донных ценозов (Лабай, 2007, 2022; Nazarov et al., 2016; Aronsuu et al., 2019), при этом пескоройки сами могут оказывать непосредственное влияние на состав грунта (Quinn, 2002; Shirakawa, 2013).

Личинки миног играют важную роль в трофической структуре, с одной стороны, питаясь детритом, водорослями и мелкими беспозвоночными (Полякова и др., 2019), с другой — как кормовые объекты некоторых видов рыб, птиц, млекопитающих и даже беспозвоночных (Orlov et al., 2022). Наиболее предпочитаемое место обитания личинок миног — участки рипали, лишенные зарослей макрофитов и защищенные от влияния потока (Nazarov et al., 2016). Аналогичные биото-

пы типичны для многих представителей макрозообентоса (Лабай, 2007; Барышев, 2023).

В ходе комплексных работ по изучению популяций речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) в реках Ленинградской обл., которые проводят сотрудники Института проблем экологии и эволюции РАН с 2010 г., возникла идея описания типичных местообитаний миног в реках. Для этого необходима комплексная оценка структуры сообществ организмов, в которые входят их личинки, и абиотических характеристик биотопов. Подобные исследования малых рек часто носят случайный, разовый характер, либо посвящены отдельным компонентам — макрозообентосу, фиточенозам (Комулайнен и др., 2005, 2006; Барышев, 2022, 2023). Комплексные работы, в которых было бы приведено описание личиночного микробиотопа пескороек (ложа), распределение и биотические взаимодействия, а также сезонные изменения этих показателей, отсутствуют.

Цель работы — дать комплексное описание местообитаний пескороек, оценить их вклад в структуру донных ценозов, проанализировать сопутствующие биотические и абиотические компоненты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы легли комплексные исследования, проведенные с мая по декабрь 2018 г. в трех типичных малых реках (Крылов, 2006; Богатов, 2017) водосбора Финского залива. Для р. Черная характерно присутствие анадромной формы миног, в р. Каменка и р. Серебристая отмечены резидентные миноги. В этих реках постоянно обитают личинки, которые могут образовывать массовые скопления.

Участок р. Черная в месте взятия проб ($60^{\circ}13'15.74''$ с.ш., $29^{\circ}30'56.26''$ в.д., в 6 км от места впадения в Финский залив Балтийского моря) шириной 15–20 м при глубинах до 2.5 м. Скорость течения в открытой части в межень – 0.75 м/с, на перекатах достигает 1.5 м/с, у берега – до 0.36 м/с. Участок р. Серебристая в месте взятия проб ($60^{\circ}24'47''$ с.ш. $29^{\circ}21'40''$ в.д. в районе пос. Заходское, в 14 км от впадения в р. Великая) имеет ширину 2–4 м; глубина преимущественно 0.2–0.4 м, местами до 0.7 м. Скорость течения в межень в среднем 0.3 м/с. Участок р. Каменка в месте взятия проб ($58^{\circ}87'82''$ с.ш. $29^{\circ}81'62''$ в.д., в 0.5 км от впадения в р. Луга) имеет ширину 3–5 м, глубину 0.3–1.5 м, для него характерны резкие перепады уровня воды в течение года, вплоть до пересыхания основного русла с образованием цепочки бочагов во второй половине лета.

Типичными местообитаниями с массовым скоплением пескороек считаются мелководные участки с замедленным течением, расположенные вдоль берега, с песчаным дном, иногда с иловыми наносами, где возможно накопление листвы, фрагментов веток и другого органического материала (Nazarov et al., 2016; Колотей и др., 2022). На каждой из трех рек был выбран такой модельный участок. Протяженность каждого участка 20–30 м, высота водного столба – от 0.1 м до 0.5 м. Всего с июня по ноябрь 2018 г. на каждой реке проведено четыре комплексные съемки. Отобраны: вода на гидрохимические показатели, грунт для гранулометрического анализа, пробы фито- и зоопланктона, микрофитобентоса, макрозообентоса; оценена плотность поселения личинок миног. В работу включены данные по пробам, собранным в апреле и декабре (р. Черная) и мае (реки Каменка и Серебристая) для оценки гидрохимических показателей и зоопланктона. В р. Черная в декабре проведен дополнительный отбор материала для оценки плотности поселений пескороек.

Активную реакцию среды определяли с помощью рН-метра Hanna HI98127, общую минерализацию – с помощью портативного кондуктометра WTW Cond 3110, концентрацию растворенного органического вещества – методом перманганатной окисляемости (ХПК) (Алекин и др., 1973). Температуру воды оценивали с помощью термометра или встроенного датчика кондуктометра.

Пробы грунта объемом ~ 100 см³ отбирали в 10 повторностях и высушивали для анализа гранулометрического состава, который проводили ситовым методом. Отдельные фракции взвешивали на аналитических весах Ohaus Adventurer Pro (Methods..., 2013). Содержание органического вещества в грунте определяли методом сжигания в муфельной печи при температуре 485°C (Methods..., 2013). Всего отобрано и обработано 120 проб грунта.

Фитопланктон собирали в 20–30 см от поверхности в бутылку объемом 1 л. Пробу фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, затем концентрировали осадочным методом до объема 15–60 мл (Киселев, 1969). Для анализа микрофитобентоса отбирали верхние 2–3 см грунта цилиндром площадью 7 см², фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, затем разбавляли водой в 10–20 раз. При работе с микрофитобентосом использовали методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках (Комулайнен, 2003). Для определения численности, биомассы и таксономического состава планктонных и донных водорослей часть пробы помещали в камеру Нажотта объемом 0.02 мл. Клетки подсчитывали под световыми микроскопами Amplival и Leica с водно-иммерсионным объективом при увеличении $\times 400$. Всего собрано и обработано 24 пробы.

Пробы зоопланктона собирали путем фильтрации 100 л воды через сеть Апштейна с размером ячеек 100 мкм, фиксировали в 4%-ном формалине. Обработку проводили по стандартной методике (Методические..., 1984), подсчет и определение организмов проводили в камере Богорова с помощью бинокля МБС-9 и микроскопа Микромед 1 (Определитель..., 2010). Для учета мелких форм коловраток дополнительно отбирали 1 л воды, который в дальнейшем отстаивали и сгущали для получения пробы осадочного зоопланктона (Телеш, 1986). Всего собрано и обработано 18 проб.

Пробы зообентоса отбирали зубчатым водозлазным дночерпателем площадью захвата $1/20$ м² в трех повторностях, собрано 36 проб. Отобранные пробы промывали через сито с размером ячеек 0.25 мм, фиксировали в 4%-ном формалине. Подсчет, определение и взвешивание животных проводили по стандартным методикам (Методические..., 1984) с помощью бинокля Микромед MC-2-Z00M и аналитических весов OHAUS Discovery. В задачи исследования не входила подробная таксономическая идентификация организмов – подсчет показателей обилия проводили для крупных таксонов (Определитель..., 2016). Качественный состав зообентоса, водных жуков и клопов оценивали визуально и с помощью сети Киналева. Всего собрано и обработано 36 количественных проб.

Плотность поселения пескороек оценивали с помощью зубчатого водолазного дночерпателя с площадью захвата $1/20 \text{ м}^2$, отбирали дополнительно по 10–20 проб. В реках Серебристая и Каменка распределение личинок миног оценивали только один раз — в июле, в р. Черная — в июне, июле, сентябре и декабре. Для оценки агрегированности поселений использовали индекс структурности $I_w = S^2/M$ и коэффициент вариации $C_v = S/M \times 100\%$, где S^2 — дисперсия выборки, S — стандартное отклонение, M — среднее арифметическое (Максимович, Погребов, 1986).

Статистическую обработку материала проводили с помощью стандартных пакетов статистики Microsoft Office Excel 2010, PAST и Statistica v. 10. Для оценки достоверности влияния факторов использовали тест ANOSIM, для выяснения факторных нагрузок и визуализации результата — метод главных компонент (PCA), к данным применяли трансформацию с помощью извлечения корня четвертой степени.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрохимическая характеристика. Вода в исследованных водотоках в целом имеет низкую минерализацию и слабокислую реакцию. Значения pH в каждой реке могут значительно изменяться. Величина химического потребления кислорода высокая. Максимальные величины отмечены весной, минимальные — в период летней межени (табл. 1). Вода характеризовалась коричнево-бурой окраской, визуальная оценка показала колебания цветности в течение периода наблюдений. Наиболее интенсивное окрашивание отмечено в р. Каменка.

Характеристика грунтов. Исследованные местообитания различались по гранулометрическому составу. На участке р. Черная преобладали фракции $<0.25 \text{ мм}$, доля самой мелкой фракции ($<0.1 \text{ мм}$) всегда была близка к 50%. В реках Серебристая и Каменка преобладали пески $0.5\text{--}0.25$ (рис. 1).

Содержание органического вещества в грунте в отдельных пробах было от 0.2 до 15.5%. В среднем за сезон на исследованных участках доля органического вещества колебалась от 1.2 до 3.4%. В реках Серебристая и Каменка изменения были незначительны, в р. Черная максимальные величины отмечены в июне и ноябре (табл. 2).

Характеристика сообществ. Плотность поселения пескороек р. Каменка находилась в пределах $0\text{--}80 \text{ экз./м}^2$ (в среднем за сезон — $8 \pm 4.6 \text{ экз./м}^2$), в р. Серебристая — $0\text{--}280$ (55.9 ± 15.3) экз./м², в р. Черная численность личинок была максимальной и колебалась от 0 до 640 (95.2 ± 23.1 экз./м²). Высокие значения в реках Серебристая и Черная достигались за счет сеголетков, которые после

Таблица 1. Основные гидрохимические показатели в местах обитания речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Месяц	<i>T</i>	ХПК	pH	G
Р. Каменка				
Май	14.5	28.5	6.9	58
Июнь	11.0	23.4	6.2	200
Июль	18.0	6.2	6.9	565
Сентябрь	12.3	23.1	6.8	332
Ноябрь	4.5	32.3	6.0	97
Р. Серебристая				
Май	6.0	55.1	6.4	55
Июнь	14.0	8.2	6.2	35
Июль	19.0	9.1	6.0	60
Сентябрь	12.2	25.1	5.3	58
Ноябрь	5.0	21.8	6.3	49
Р. Черная				
Апрель	1.0	15.2	8.9	55
Июнь	15.5	16.9	6.7	70
Июль	20.0	9.9	6.1	88
Сентябрь	15.3	12.8	6.7	115
Ноябрь	6.4	19.2	6.5	109
Декабрь	1.0	—*	7.1	116

Примечание. *T* — температура, °C; ХПК — химическое потребление кислорода, мг $\text{O}_2/\text{дм}^3$; G — электропроводность, μS ; * — пробы не отбирали.

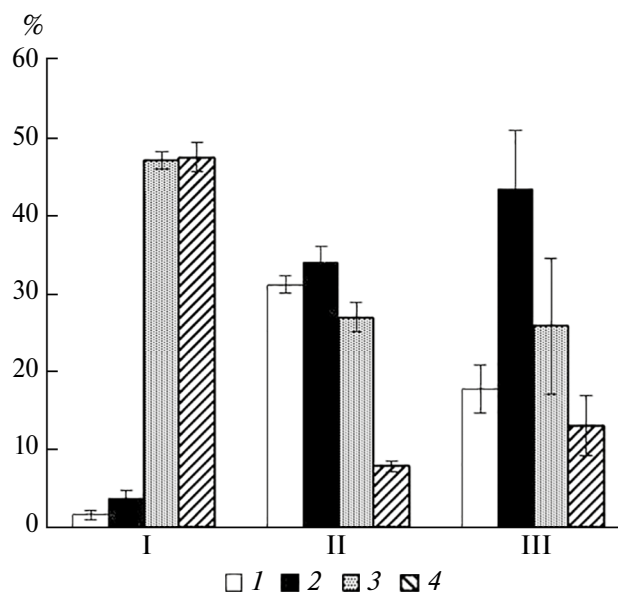


Рис. 1. Средние процентные значения фракционного состава (по массе) грунтов в местообитаниях личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*. 1 — $>0.5 \text{ мм}$, 2 — $0.5\text{--}0.26$, 3 — $0.5\text{--}0.1$, 4 — $<0.1 \text{ мм}$; I — р. Черная, II — р. Серебристая, III — р. Каменка.

первичного расселения образовывали локальные скопления. Более подробные исследования, проведенные с июня по декабрь на р. Черная, показали, что распределение личинок миног носило явно выраженный неравномерный характер

Таблица 2. Содержание органического вещества в грунте (% сухой массы) в местах обитания речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Месяц	Р. Серебристая	Р. Каменка	Р. Черная
Июнь	<u>0.2–3.9</u> 1.9 ± 0.41	<u>0.5–3.9</u> 1.8 ± 0.39	<u>0.7–10.2</u> 3.4 ± 1.1
Июль	<u>0.4–10</u> 1.3 ± 0.59	<u>0.4–4.6</u> 1.4 ± 0.42	<u>0.6–3.8</u> 1.3 ± 0.3
Сентябрь	<u>0.5–2.7</u> 1.2 ± 0.22	<u>0.4–3.7</u> 1.6 ± 0.38	<u>0.7–5.7</u> 1.9 ± 0.5
Ноябрь	<u>0.3–8.2</u> 2.0 ± 0.76	<u>0.3–7.8</u> 2.1 ± 0.76	<u>0.4–15.5</u> 3.2 ± 1.7

Примечание. Над чертой – минимальные и максимальные значения, под чертой – среднее значение и стандартная ошибка.

Таблица 3. Изменения количественных показателей в местообитании личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (р. Черная)

Месяц	<i>n</i>	<i>n</i> ₁	<i>n</i> ₂	<i>Iw</i>	<i>C_v</i>	<i>N</i>
Июнь	25	0–15	12	2.5	65.8	<u>0–300</u> 116 ± 15.3
Июль	22	0–32	16.7	9.9	151.9	<u>0–640</u> 86 ± 26.6
Сентябрь	9	0–8	55.6	4.6	161.5	<u>0–160</u> 35 ± 18.9
Ноябрь	3	1–5	0.0	1.3	66.7	<u>20–100</u> 60 ± 23.1
Декабрь	14	0–16	28.6	6.4	121.0	<u>0–300</u> 87 ± 28.1

Примечание. *n* – количество проб; *n*₁ – личинок в пробе; *n*₂ – проб без личинок, %; *C_v* – коэффициент вариации, %; *Iw* – индекс структурности; *N* – численность личинок, экз./м². Над чертой – диапазон значений, под чертой – среднее значение ± стандартная ошибка.

Таблица 4. Структурные характеристики донных сообществ трех модельных участков в 2018 г., включая личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*

S	F ₁	F ₂
Р. Черная		
<u>9–13</u> 26	Tubificidae n/det; Chironominae larvae <i>Lampetra fluviatilis</i> larvae	Naididae n/det; <i>Pisidium</i> sp.; <i>Dicranota</i> sp.
Р. Каменка		
<u>11–21</u> 34	Chironominae larvae	Tubificidae n/det; <i>Tipula</i> sp.; <i>Sialis sordida</i> ; <i>Lampetra fluviatilis</i> larvae
Р. Серебристая		
<u>9–17</u> 29	Chironominae larvae <i>Lampetra fluviatilis</i> larvae	Tubificidae n/det; <i>Pisidium</i> sp.; <i>Prionocera</i> sp.

Примечание. S – количество таксонов (над чертой – минимальные и максимальные значения, под чертой – общее число встреченных за сезон таксонов); F₁ – встречаемость 100%; F₂ – >50%.

(табл. 3). Индекс структурности за период наблюдения в р. Черная колебался от 1.3 в ноябре до 9.9 в июле (в среднем за сезон – 5.7). Для рек Серебристая и Каменка средний за сезон показатель был 6.1 и 2.5 соответственно. Выявлена высокая степень варьирования числа пескороек в пробе: средние величины *C_v* во всех трех реках превышали 100% (147.4% – в р. Серебристая, 251.6% – в р. Каменка и 113.2% – в р. Черная). В р. Черная заметны значительные колебания этого показателя: минимальные значения (<70%) – в июне и ноябре, максимальные (>150%) – в июле и сентябре (табл. 3).

Кроме личинок миног в исследованных местообитаниях обнаружено 49 таксонов донных беспозвоночных, в отдельных реках в среднем отмечено от 26 до 34 видов, их количество варьировало в разные месяцы (табл. 4). Во всех реках присутствовали личинки комаров сем. Chironomidae (100%-ная встречаемость), в р. Черной во всех пробах были отмечены малощетинковые черви сем. Tubificidae (табл. 4). Среди форм, характеризующихся встречаемостью ≥50%, следует отметить семь таксонов, относящихся к малощетинковым червям, моллюскам, насекомым (Diptera и Megaloptera) (табл. 4).

Основу бентосных сообществ изученных участков составляли личинки насекомых. Наиболее массово встречались Diptera, среди которых, помимо личинок Chironomidae, в значительном количестве проб отмечены Tabanidae, Limoniidae, а также Tipulidae. Поденки Ephemeroptera (преимущественно семейства Caenidae и Ephemeridae) присутствовали в пробах из р. Каменка в течение всего периода исследований, в р. Серебристая найдены только в ноябре. В р. Черная постоянно встречающимися формами были представители рода *Ephemera*. Остальные таксоны насекомых встречались редко, чаще в дополнительных качественных сборах. Также единично зарегистрированы Gastropoda, в основном мелкие формы семейств Bithyniidae и Lymnaeidae. Bivalvia представлены массово встречающимися *Pisidium* sp. В качественных пробах р. Черная обнаружены крупные Unionidae, включая живых жемчужниц *Margaritifera margaritifera* (L., 1758); пресноводные губки (Porifera) и бычки подкаменщики *Cottus gobio* (L., 1758). Здесь массово обитали взрослые насекомые, в основном, водяные клопы сем. Corixidae, *Notonecta* sp., *Nepa* sp. и водяные жуки разных родов.

Показатели обилия всех организмов, обнаруженных в пробах макрозообентоса в разных водотоках, колебались в широких пределах. Численность варьировала в среднем от 313 до 22 509 экз./м², биомасса – 8.04–75 г/м², максимальные и минимальные показатели обилия в разных реках приходились на разные периоды (табл. 5). В июне и

Таблица 5. Численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) зообентоса, включая личинок речной миноги, на исследованных участках рек

Параметр	Июнь	Июль	Сентябрь	Ноябрь
N	<u>1840–4113</u> 2831 ± 672	<u>2580–7060</u> 4360 ± 1373	<u>120–4600</u> 2886 ± 1038	<u>420–2520</u> 1233 ± 651
B	<u>16–111</u> 75.32 ± 29.92	<u>14–83</u> 40.42 ± 21.37	<u>19–66</u> 52.35 ± 11.21	<u>11–30</u> 17.54 ± 6.25
N	<u>260–720</u> 480 ± 133	<u>580–2260</u> 1300 ± 500	<u>240–5567</u> 2022.2 ± 1772	<u>340–66647</u> 22509 ± 22069
B	<u>1–33</u> 11.67 ± 10.6	<u>2–19</u> 8.04 ± 5.26	<u>2–22</u> 11.52 ± 5.8	<u>2–87</u> 35.22 ± 26.46
N	<u>440–460</u> 873.3 ± 304	<u>220–420</u> 313.3 ± 58	<u>620–3960</u> 1940 ± 1026	<u>780–2846</u> 1555.3 ± 650
B	<u>7–86</u> 40.59 ± 23.49	<u>2–4</u> 2.86 ± 0.44	<u>4–57</u> 24.04 ± 16.66	<u>7–21</u> 14.64 ± 3.93

Примечание. Над чертой – min–max, под чертой – среднее значение и стандартная ошибка.

июле численность макрозообентоса в р. Черная была выше, чем в реках Каменка и Серебристая (табл. 5). В сентябре и ноябре статистически значимых различий численности бентоса в трех реках не обнаружено. Двухфакторный тест ANOSIM во всех реках не выявил статистически значимых различий численности бентоса в разные месяцы ($p = 0.3$) при значимом различии по фактору “река” ($p = 0.04$).

В ноябре в р. Черная отмечено снижение общей численности по сравнению с летними месяцами и общей биомассы по сравнению с июнем и сентябрем (рис. 2). В р. Серебристая показатели обилия были ниже лишь в июле. При этом большая ошибка средних величин не позволяет говорить о достоверности этих колебаний.

Вклад отдельных групп макробеспозвоночных в численность и биомассу донных сообществ между реками различался (рис. 3, 4). Основной вклад в показатели обилия зообентоса р. Каменка вносили личинки сем. Chironomidae. В ноябре их средняя численность резко возросла до 22 тыс. экз./м² (97% общей численности донных животных). Основную долю численности и биомассы зообентоса в р. Серебристая создавали личинки Diptera, где кроме личинок сем. Chironomidae массово были представлены крупные *Ptichoptera* sp. (сем. Tipulidae) и личинки сем. Trichoptera.

Численность донных беспозвоночных в р. Черная определяли малощетинковые черви (40–55% общей численности) и личинки сем. Chironomidae (28–35%), максимальный показатель зарегистрирован в июле (1767 ± 1338 экз./м²), минимальный – в ноябре (667 ± 507 экз./м²). Численность личинок насекомых колебалась в пределах 430–1670 экз./м² (30–40% общей численности). Основной вклад в биомассу бентоса р. Черная вносили Oligochaeta (15–50% общей биомассы), к осени наблюдали рост этого показателя.

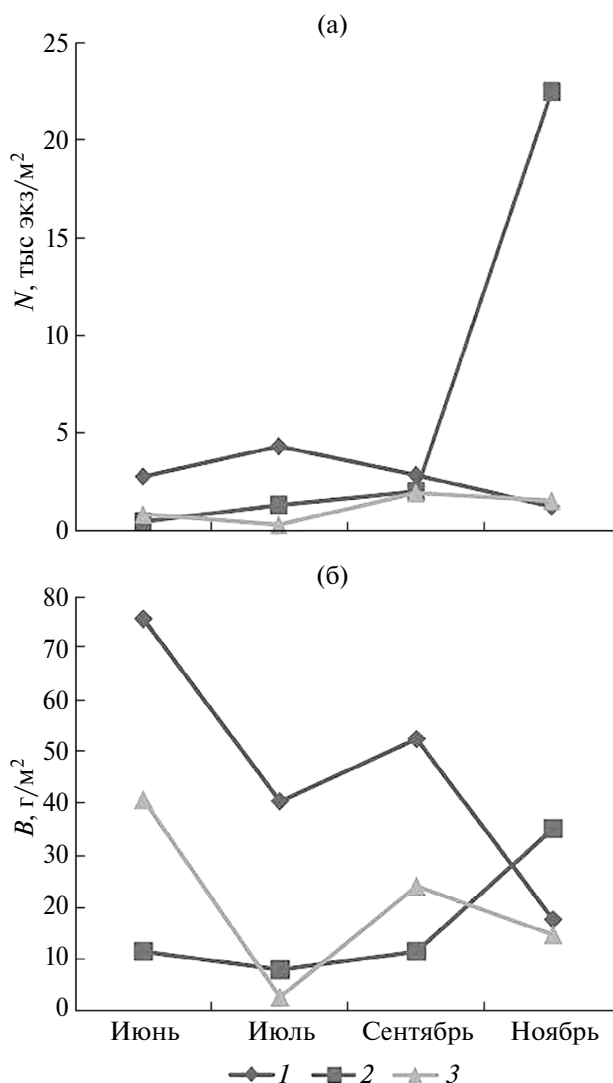


Рис. 2. Динамика средних показателей численности (а) и биомассы (б) бентоса в местах обитания личинок *Lampetra fluviatilis*. 1 – р. Черная, 2 – р. Каменка, 3 – р. Серебристая. Статистические ошибки даны в табл. 5.

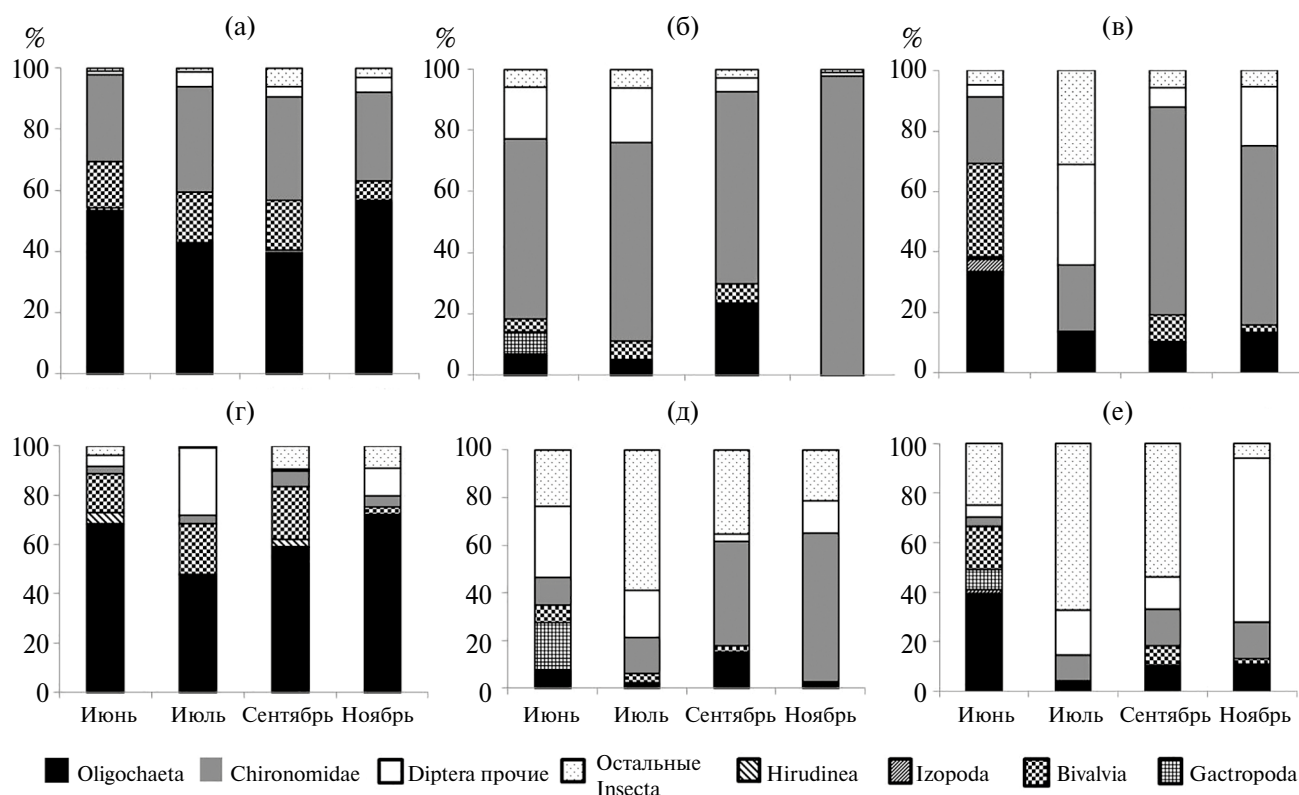


Рис. 3. Доля (%) отдельных таксонов макробеспозвоночных в численности (а) и биомассе (б) без учета личинок *Lampetra fluviatilis* в реках Черная (а, г), Каменка (б, д) и Серебристая (в, е).

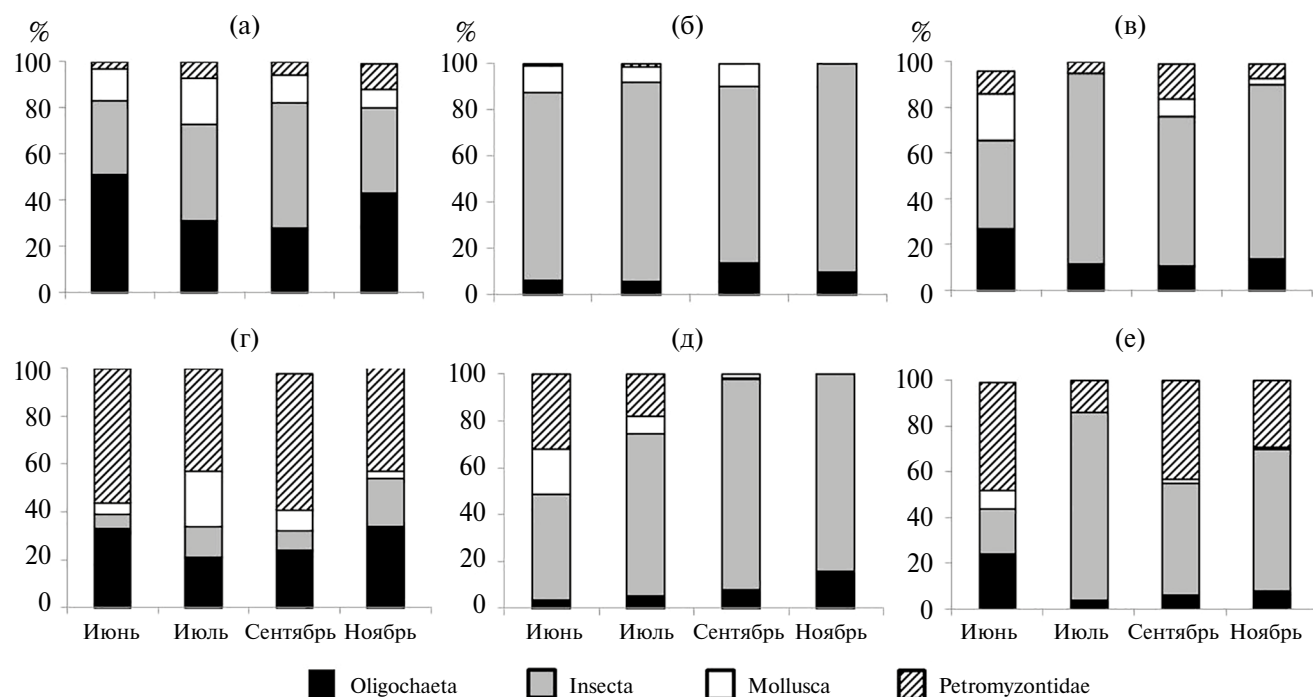


Рис. 4. Доля (%) крупных таксонов в численности (а) и биомассе (б) зообентоса в реках Черная (а, г), Каменка (б, д) и Серебристая (в, е) (места обитания личинок *Lampetra fluviatilis*).

Биомасса олигохет варьировала в пределах 9–16 г/м², но статистически значимые различия в течение периода изучения отсутствовали.

Вклад личинок миног в количественные показатели макрозообентоса исследованных рек различен (рис. 4). В р. Каменка их численность и

биомасса не превышали 7 экз./м² (1% общей численности) и 10.5 г/м² (до 32% общей биомассы). В р. Серебристая средняя численность колебалась от 13 экз./м² (в июле) до 213 экз./м² (в сентябре), биомасса — от 0.34 г/м² (в июле) до 32.5 г/м² (в июне), достигая 15% общей численности и 47% общей биомассы макрозообентоса. В р. Черная численность пескороек колебалась от 60 до 250 экз./м². Максимальная биомасса пескороек отмечена в июне — 59.1 ± 13 г/м², минимальная — в ноябре — 5.3 ± 1 г/м², в июле и сентябре эти показатели были 16.7 ± 3 г/м² и 25.7 ± 4 г/м² соответственно (30–80% общей биомассы) (рис. 4).

Фитопланктон и микрофитобентос. В составе сообществ водорослей исследованных рек отмечены представители семи отделов (табл. 6).

Основу видового богатства составляли диатомовые водоросли (Bacillariophyta), среди которых по численности преобладали *Fragilaria* sp., *Navicula* sp., *Gomphonema* sp., *Nitzschia* sp., *Tabellaria* sp., *Aulacoseira subarctica* (O.F. Müller) E.Y. Haworth 1990, *A. islandica* (O. Müller) Simonsen 1979, *Cyclotella* sp. Наиболее выраженная сезонная смена таксонов была в р. Черной. *Fragilaria* sp., *Navicula* sp. и *Tabellaria* sp. весной имели пики численности, которые в июне сменялись пиком *Aulacoseira subarctica*, в июле массового развития достигали *Cyclotella* sp. и *Tabellaria* sp. Поздней осенью из диатомовых доминировали *Aulacoseira subarctica*, *A. islandica* и *Navicula* sp. Обилие водорослей значительно колебалось (табл. 7). Максимальные показатели во всех реках наблюдали в июне и июле. Наиболее высокий уровень развития фитопланктона зафиксирован в р. Черная. В период массового развития его численность здесь достигала 3.74 млн кл./л (в среднем 1.35 млн кл./л). В реках Серебристая и Каменка средняя численность была 0.33 и 0.12 млн кл./л соответственно, максимальные показатели не превышали 0.52 млн кл./л.

Уровень развития микрофитобентоса (табл. 7) был наиболее высок в р. Серебристая, где средняя за сезон численность достигала 159.7 тыс. кл./см² (максимальная 304.7 тыс. кл./см²), средняя биомасса — 113.9 мкг/см² с максимальным значением 424.5 мкг/см². Высокая численность микрофитобентоса отмечена также в р. Черная (средняя — 102.1 тыс. кл./см², максимальная — 232.5 тыс. кл./см²). Микрофитобентос р. Каменка характеризовался очень низкими показателями: средняя численность была 11.3 тыс. кл./см² при максимальных значениях 23.8 тыс. кл./см², биомасса — 3.86 мкг/см² и 19.23 мкг/см² соответственно.

Зоопланктон. Видовой состав зоопланктона включал широко распространенные виды коловраток и ракообразных. За период наблюдений отмечено 30 таксонов, из них Rotifera (11), Cladocera (11) и Соперода (8). В р. Каменка обнаружено 10 таксонов, из них Rotifera (1), Cladocera

Таблица 6. Число видов фитопланктона и микрофитобентоса на исследованных участках рек

Отдел	Черная	Серебристая	Каменка
Bacillariophyta	40, 42	32, 42	26, 23
Chlorophyta	23, 8	11, 7	7, 2
Cyanoprocariota	12, 7	6, 4	2, 2
Charophyta	5, 5	4, 2	3, 0
Dinoflagellatae	2, 0	0, 0	0, 0
Euglenophyta	2, 2	2, 2	4, 1
Ochrophyta	2, 0	0, 0	2, 0
Всего	86, 64	55, 57	44, 28

Таблица 7. Показатели обилия фитопланктона и микрофитобентоса за период исследования 2018 г. в местах обитания личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Фитопланктон		Микрофитобентос	
<i>N</i> , млн кл./л	<i>B</i> , мг/л	<i>N</i> , тыс. кл./см ²	<i>B</i> , мкг/см ²
Р. Черная			
0.02–3.74 1.35 ± 0.56	0.01–2.9 1.0 ± 0.4	37.5–232.5 102.1 ± 44.7	0.20–10.16 4.81 ± 2.31
Р. Серебристая			
0.05–0.51 0.33 ± 0.09	0.09–2.7 0.8 ± 0.5	85.1–304.7 159.7 ± 40.4	0.19–424.53 113.90 ± 78.37
Р. Каменка			
0.004–0.45 0.12 ± 0.08	0.02–1.1 0.3 ± 0.2	1.8–23.8 11.3 ± 4.6	0.0–19.23 3.86 ± 3.84

Примечание. *N* — численность, *B* — биомасса.

(5), Соперода (4), удельное видовое богатство варьировало от 2 до 5. Весной (май) организмы встречались единично, в летние месяцы в период спада воды и замедления течения численность отдельных видов увеличивалась. В июне численность молодежи и взрослых веслоногих ракообразных сем. Cyclopoidea достигала 500 экз./м³, в июле численность ветвистоусых ракообразных (преимущественно *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776)), была 460 экз./м³. В сентябре она сокращалась до <100 экз./м³, в начале ноября отмечены ветвистоусые ракообразные *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) (150 экз./м³). В р. Серебристая идентифицировано семь таксонов — Rotifera (3), Cladocera (3), Соперода (1), число видов в пробе варьировало от 1 до 5. Общая численность зоопланктона не превышала 50 экз./м³, выраженные сезонные изменения не выявлены. В р. Черная зарегистрировано 19 видов планктонных беспозвоночных Rotifera (9), 6 — Cladocera (6), 4 — Соперода (4), удельное видовое богатство изменялось в пределах 5–13. В апреле отмечена высокая численность веслоногих ракообразных старших копепоидитных стадий (до 19 тыс. экз./м³) при единичной представленности прочих. В начале июня наблюдали массовое развитие коловра-

ток *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *K. quadrata* (Müller, 1786), *Polyarthra* sp., численность которых в отдельных пробах достигала 70 тыс. экз./м³, а в осадочных пробах — до 900 тыс. экз./м³. Значительное количественное развитие выявлено у *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 и *Synchaeta* sp., а также у коловраток из отр. Bdelloida. В середине июля 2018 г. единично отмечена молодь ракообразных. Осенью (сентябрь–ноябрь) зоопланктон в реке почти отсутствовал.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Гидрохимические характеристики исследованных участков типичны для поверхностных вод малых водотоков Северо-Запада России (Алекин, 1953; Жадин, 1961) и для предпочитаемых личинками местообитаний (Dawson et al., 2015). Повышенное содержание растворенного органического вещества связано со стоком гуминовых кислот с болот, этот же фактор объясняет высокую цветность. Колебания содержания растворенных органических веществ (табл. 2) связаны с естественными причинами: половодьем, которое обуславливает смыв органических веществ с поверхности почв в реку; низким уровнем воды летом, когда минимальные значения отмечены во всех трех реках.

Слабокислая реакция также характерна для вод региона (Герд, 1946; Григорьев, 1965; Андроникова, 1996), как и возможные колебания показателя pH в течение периода наблюдений (Алекин, 1953). Активная реакция среды в исследованных реках различалась не существенно и была в пределах слабокислой — нейтральной (табл. 1).

Минерализация воды исследованных участков рек низкая, что типично для малых водотоков региона. Самые низкие значения отмечены для р. Серебристая (35–60 µS) (табл. 1). В р. Каменка летом минерализация воды резко возрастала и в июле достигала 565 µS. Вероятно, это обусловлено сильным пересыханием русла и концентрированием химических веществ. В мае минерализация была минимальной (58 µS) и не отличалась от таковой остальных рек.

Колебания основных химических показателей, как и отдельные различия между реками, находятся в диапазоне, подходящем для массового развития пескороек (Dawson et al., 2015).

Фракционный состав грунта (рис. 1) относится к числу наиболее определяющих факторов для пескороек — максимальная плотность поселения личинок миног наблюдается при преобладании в грунте фракции <0.1 мм (Jellyman, 2002; Aronsuu et al., 2015, 2019). Такая ситуация характерна для их местообитания в р. Черная, где обнаружены максимальные количественные показатели пе-

скороек. Присутствие здесь большого количества олигохет, скорее всего, связано со сходным типом питания и образа жизни, а также предпочтением аналогичного с личинками миног типа грунта. При первичном расселении пескоройки выбирают наиболее подходящий тип грунта, который может предоставить им хорошее убежище, кормовые ресурсы и имеет структуру, позволяющую перемещаться внутри местообитания (Hardisty, Potter 1971; Potter 1980; Звездин и др., 2017). С возрастом предпочтения грунтов могут меняться, как и глубина закапывания (Hardisty, Potter, 1971; Звездин и др., 2017). Исследования показали, что по мере роста личинок увеличивается глубина закапывания (Hardisty, Potter, 1971) и меняется предпочитаемый тип субстрата (Beamish, Jebbink, 1996; Almeida, Quintella, 2002; Sugiyama, Goto, 2002; Smith et al., 2011). По данным (Almeida, Quintella, 2002; Sugiyama, Goto, 2002), более крупные личинки предпочитают более грубый и глубокий рыхлый субстрат. В других работах показано, что личинки миног отвергают глинистое дно и грубый неорганический субстрат (Lee, Weise, 1989; Smith et al., 2012; Aronsuu et al., 2015; Звездин и др., 2017; Колотей и др., 2022).

Хотя сезонные колебания содержания органического вещества незначительны, в р. Черная показано его увеличение в июне и ноябре (табл. 2). Это можно объяснить присутствием в июне остатков листового опада с прошлого года и его большого количества в ноябре. В июне листовой опад часто был занесен песком, слоем которого достигал несколько сантиметров.

Преобладающие таксоны водорослей, их соотношение, показатели обилия и сезонная динамика типичны для подобных участков водотоков умеренной зоны (Комулайнен, 1996, 2004; Трифонова и др., 2001). Наиболее хорошо планктонный комплекс водорослей развит в р. Черная, связанной с расположенным выше оз. Гладышевское. Преобладание бентосных форм водорослей в р. Серебристая можно объяснить высокой прозрачностью воды и небольшими (обычно ≤0.5 м) глубинами. В р. Каменка наиболее угнетенное состояние альгокомплекса вызвано тем, что вода темная, берега обрывистые, покрытые густым лесом, который при небольшой ширине реки создает дополнительную тень.

Сообщества зоопланктона на исследованных участках непостоянны и характеризуются сильными колебаниями количественного развития или почти полным его отсутствием на протяжении всего периода наблюдений (р. Серебристая), что согласуется с данными (Крылов, 2005; Богатов, 2017). Большая связь зоопланктона рек с водоемами, расположенными выше по течению (запрудами или озерами, из которых реки берут начало), показана А.В. Крыловым (2005). Именно

дрифтом из оз. Гладышевское, расположенного в 12 км выше точки отбора, можно объяснить периодические всплески численности зоопланктона в р. Черная. Высокая численность планктонных организмов на протяжении нескольких лет отмечена здесь во время весеннего половодья (за счет *Sorperoda*) и начале июня в период весеннего пика развития коловраток (*Rotifera*) (Полякова и др., 2018, 2022), что хорошо согласуется с данными для региона (Киселев, 1980; Андроникова, 1996). При дальнейшем падении уровня воды, в период летней межени, связь с озером ослабевает, однако развитию собственного зоопланктона на участке мешает отсутствие плесов и выраженной рипали с зарослями. Этим объясняются низкие показатели обилия летом и осенью (Киселев, 1969, 1980; Телеш, 1986, 1987; Крылов, 2005; Полякова и др., 2022).

Хотя все отмеченные таксоны зоопланктона массовые и типичны для водоемов Северо-Запада России (Герд, 1946; Григорьев, 1965; Андроникова, 1996), присутствие зоопланктона носит выраженный сезонный характер и в большинстве случаев не имеет существенного значения в биотопах личинок миног. Исключением могут быть некоторые реки или их участки в определенные сезоны, когда планктонные беспозвоночные потребляются другими гидробионтами, в том числе пескоройками, как отмечено для р. Черная (Полякова и др., 2019). При отмирании планктонные организмы служат дополнительным источником органического вещества в придонном слое.

Донные беспозвоночные изученных местообитаний представлены типичными формами плесов и затишных участков рек, описанных в литературе (Лабай, 2007; Богатов, 2017; Барышев, 2023). Поскольку в исследованных личиночных ложах отсутствуют выраженные заросли макрофитов, таксономический состав макрозообентоса не отличается богатством и разнообразием форм. Помимо миног, это обычно представители малощетинковых червей *Oligochaeta* и личинки комаров *Chironomidae*. Донные сообщества плесов отличаются высоким обилием первичноводных животных — олигохет и двустворчатых моллюсков (Барышев, 2023). В кутовом участке Невской губы Финского залива, где при численности 40 экз./м² личинки миног достигали 90% общей биомассы бентоса, кроме них найдены только олигохеты, двустворчатые и брюхоногие моллюски и единичные личинки двукрылых (Полякова и др., 2021). В реках Лососинка и Большая Уя (Карелия) и р. Поронай (Сахалин) в местах, где обнаружены миноги, также преобладали олигохеты и двукрылые сем. *Limoniidae* (Лабай, 2007; Барышев, 2023), отмеченные в наших пробах. Абсолютным доминантом по целому ряду показателей в сообществах рек (Балушкина, 1987), в том числе в местах

обитания пескороек (Колотей и др., 2022), часто выступают личинки *Chironomidae*.

Изменения показателей обилия донных ценозов, в основном, обусловлены особенностями жизненного цикла организмов, характерными для данного региона, не только беспозвоночных, но и миног. В июне численность и особенно биомасса личинок насекомых высокие, поскольку ко второй половине июня они достигают последней стадии развития. Затем начинается их массовый вылет (Corbet, 1964; Голубков, 2000), после чего показатели обилия часто резко падают, и в июле их средние значения снижаются. Для пескороек в целом отмечена высокая степень агрегации — индекс структурности всегда был >1. Миноги после вылупления и первичного расселения в середине лета могут образовывать отдельные пятна только что осевших личинок, например, в р. Черная в июле в одной из проб отмечены максимальные значения их численности (7060 экз./м²). В р. Серебристая в сентябре присутствие сеголетков обусловило рост биомассы.

Хотя в целом статистически значимых выраженных сезонных колебаний численности зообентоса не выявлено, можно объяснить отдельные моменты. Максимальная численность зообентоса, отмеченная в ноябре в р. Каменка (66 647 экз./м²), связана со скоплением личинок *Chironomidae* в листовом опаде и характеризуется резко выраженной неоднородностью распределения, что обуславливает очень высокую ошибку показателя ($22\,509 \pm 22\,069$ экз./м²). Самое низкое обилие зообентоса в р. Серебристая в июле объясняется массовым вылетом насекомых, в июне, сентябре и ноябре колебания здесь несущественны.

Поскольку обилие основных систематических групп бентоса в исследованных реках различалось, и показаны их статистически значимые различия по составу и численности макрозообентоса (*ANOSIM*, $p < 0.05$), что позволяет говорить о разных условиях в исследованных местообитаниях, для визуализации данных был использован метод главных компонент (рис. 5). Максимальные положительные нагрузки по первой компоненте, обусловившие основное расхождение рек по оси абсцисс, имела численность личинок насекомых, в первую очередь *Chironomidae* и других двукрылых. Распределение станций по второй компоненте обусловлено обилием *Oligochaeta* и двустворчатых моллюсков *Sphaeriidae*. Показано, что по численности макрозообентоса наиболее специфичен участок р. Черная, где преобладают *Oligochaeta* и двустворчатые моллюски *Sphaeriidae*. В р. Каменка ведущую роль играют личинки *Chironomidae*, особенно в ноябре, также значительна роль крупных личинок других *Diptera*, ручейников и поденок. Река Серебристая отличалась наиболее выраженными сезонными колебаниями

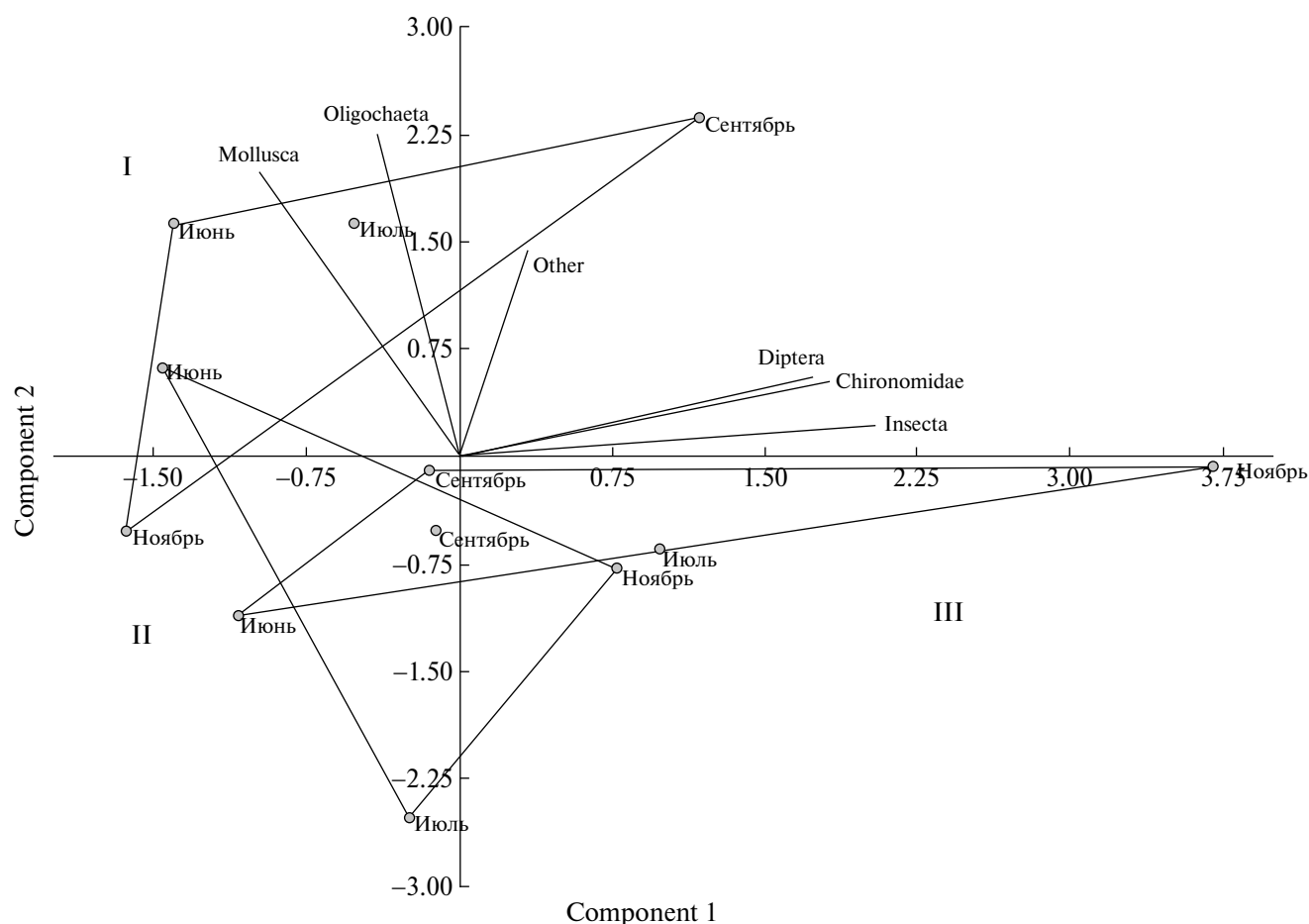


Рис. 5. Распределение исследованных участков рек по численности макрозообентоса в системе главных компонент. I — р. Черная, II — р. Серебристая, III — р. Каменка.

состава зообентоса, но в целом она близка к р. Каменка — за исключением июня, все остальные сезоны характеризуются преобладанием личинок Chironomidae и прочих Diptera, а также отсутствием Oligochaeta. В июне единственный раз в пробах отмечены Oligochaeta, что обусловило ее пересечение с областью точек р. Черная на рис. 5. По нашему мнению, различия состава макрозообентоса тесно связаны с характеристиками грунта. В р. Черная преобладают самые мелкие фракции, отмечены максимальные численности пескороек и малощетинковых червей. В реках Каменка и Серебристая фракционный состав характеризуется преобладанием средних песков (0.5–0.25 мм), здесь численность личинок миог ниже, а доминирующая группа беспозвоночных в бентосе — личинки двукрылых. Аналогичные данные получены в р. Ильжица (Колотей и др., 2022) — преобладающей фракцией были средние пески, доминировали личинки Chironomidae.

Данные по обилию зообентоса во всех исследованных водотоках в целом соответствует таковым по малым рекам разных регионов (Зинченко, Головатюк, 2000; Лабай, 2007; Заика, Молодцов,

2013; Зинченко и др., 2016; Богатов, 2017; Колотей и др., 2022; Барышев, 2023). Разброс в показателях обилия и большие статистические ошибки связаны микромозаичностью участков.

Несоответствие колебаний численности и биомассы пескороек можно объяснить постоянными миграциями этих организмов; одновременно на исследованном участке присутствовали пескоройки всех размерных классов. Миграции пескороек разных возрастов происходят во все сезоны (Zvezdin et al., 2022). В середине июля отмечено появление сеголетков, которые и обусловили резкое колебание численности (в одной из проб она достигала 540 экз./м², при этом в двух других пробах сеголетки отсутствовали). Смена возрастного состава пескороек определила резко выраженные колебания биомассы при не столь значительных колебаниях численности. Доля пескороек в общей биомассе зообентоса р. Черная была 30–80% и снижалась от июня к ноябрю за счет смены размерных групп на исследованном участке. Доля олигохет (15–50%), наоборот, повышалась в указанный период, возможно, из-за повышения доли органического вещества в грунте осенью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Типичные местообитания миног, с одной стороны, имеют общие черты, с другой — могут различаться по своим биотическим и абиотическим параметрам. На грунтах с преобладанием мелких песков плотность поселения личинок выше, чем на грунтах со средними и крупными песками. Население изученных местообитаний пескороек можно разделить на две основных группы: постоянная компонента — организмы, которые присутствуют в данном биотопе на протяжении всего весенне-осеннего периода, в первую очередь, это донные беспозвоночные и сами пескоройки; переменная компонента — организмы зоопланктона с волновым появлением, а также водоросли с выраженной сезонной динамикой. Несмотря на непостоянное присутствие, они могут играть важную роль в отдельные периоды, в первую очередь, как пищевые компоненты для личинок пескороек.

Преобладающими по численности и биомассе таксонами беспозвоночных, определяющими “ядро” сообществ, являются либо *Oligochaeta* (часто им сопутствуют мелкие *Bivalvia*), либо (на более крупных песках) личинки *Chironomidae* и другие *Diptera*.

Однотипность местообитаний в малых реках и наличие большого количества подходящих для личинок миног участков, может быть причиной их широкого распространения в реках Северо-Запада России, в частности, в Ленинградской обл. Поскольку зоопланктон в таких реках в целом характеризуется низким количественным развитием, бентосные сообщества принимают на себя ведущую роль в трансформации веществ и энергии, и значимость личинок миног становится очевидной, что обусловлено их высокой биомассой. Пескоройки из-за доминирующей роли в образовании биомассы могут определять структуру и трофические связи в донных ценозах. Они должны учитываться при анализе донных сообществ. Их точный количественный учет вследствие неравномерности распределения и активного избегания орудий лова должен проводиться с использованием пробоотборников с большой площадью захвата и большим числом повторностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны А.В. Герасимовой, [Т.С. Ивановой] (Санкт-Петербургский государственный университет) за постоянные консультации, советы и помощь в обработке и интерпретации данных, Р.М. Гогореву (Ботанический институт РАН) за помощь в обработке проб фитопланктона и фитобентоса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, гранты 19-14-00015-П и 24-14-00111.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. 1973. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат.
- Алекин О.А. 1953. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат.
- Андриконова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука.
- Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука.
- 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 Финноскандии. Петрозаводск: Изд-во Карельск. науч. центра РАН.
- Богатов В.В., Федоровский А.С. 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука.
- Герд С.В. 1946. Планктические комплексы больших озер Карелии и вопрос о летних миграциях ряпушки // Уч. зап. Карело-Финского ун-та. Т. 1. С. 305.
- Григорьев С.В. 1965. Озера и реки Карелии и их особенности // Фауна озер Карелии. М.; Л.: Наука.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). Москва: Изд-во ВНИРО.
- Голубков С. М. 2000. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 284. С. 294.
- Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз.
- Заика В.В., Молодцов В.В. 2013. Распределение реофильного бентоса в горных реках Тувы с субэральными дельтами // Сиб. экол. журн. Т. 20. № 3. С. 361.
<https://doi.org/10.7868/S032096521702019X>
- Звездин А.О., Павлов Д.С., Кучерявый А.В., Цимбалов И.А. 2017. Экспериментальное изучение миграционного поведения речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) в период первичного расселения молоди // Биология внутр. вод. № 2. С. 94.
<https://doi.org/10.7868/S032096521702019X>
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2000. Изменение состояния бентоса малых рек бассейна Средней Волги // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 2. № 2. С. 257.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В., Промахова Е.В. 2016. Применение биотических идентификаторов для оценки качества поверхностных вод (на примере малых рек бассейна нижней Волги) // Астрахан. вестн. экол. образования. № 3(37). С. 61.

- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука.
- Киселев И.А. 1980. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Л.: Наука.
- Колотей А.В., Полякова Н.В., Кучерявый А.В. и др. 2022. Распределение пескороек *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) и разнообразие их местообитаний в малой равнинной реке бассейна Балтийского моря // Биология внутр. вод. № 6. С. 803.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060109>
- Комулайнен С.Ф. 1996. Перифитон Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф. 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф. 2004. Экология фитоперифитона малых рек восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф. 2005. Водоросли в озерно-речных системах восточной Фенноскандии. Биогеография Карелии // Тр. Карельск. науч. центра РАН. Вып. 7. С. 78.
- Комулайнен С.Ф., Чекрышева Т.А., Вислянская И.Г. 2006. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Крылов А.В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука.
- Крылов А.В. 2006. Гидробиология малых рек. Рыбинск: Дом печати.
- Лабай В.С. 2007. Распределение бентоса в нижней ритрали р. Пороной под воздействием некоторых абиотических факторов среды // Тр. СахНИИРО. Т. 9. С. 184.
- Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В. и др. 2022. Макробентос эстуария типичной “лососевой” реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // Изв. ТИНРО. Вып. 202(3). С. 640.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-640-660>
- Максимович Н.В., Погребов В.Б. 1986. Анализ количественных гидробиологических материалов. Л.: ЛГУ. С. 97.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зообентос и его продукция. 1984. Л.: Изд-во ГосНИОРХ.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: Зоопланктон и его продукция. 1984. Л.: ГосНИОРХ.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. М.: КМК.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос. М.: КМК.
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Звездин А.О. 2018. Сезонные изменения в составе зоопланктона рек Черная, Серебристая и Каменка (Ленинградская обл.): Матер. III междунар. конф. “Актуальные проблемы планктологии”. Калининград: Атлант-НИРО С. 171.
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Павлов Д.С., Цимбалов И.А. 2019. Особенности питания пескороек речной миноги *Lampetra fluviatilis* из реки Черная (бассейн Балтийского моря) // Вопр. ихтиологии. Вып. 59(2). С. 186.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219020206>
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Мовчан Е.А. 2021. Речная минога *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) (Petromyzontidae) как компонент донных ценозов Невской губы // Трансформация экосистем. Т. 4. № 2(12). С. 111.
<https://doi.org/10.23859/estr-201216>
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Звездин А.О., Колотей А.В. 2022. Зоопланктон малых рек Ленинградской области // Актуальные проблемы планктологии. IV Всерос. конф. с междунар. участием. Калининград: ФГБОУ ВО “КГТУ”. С. 160.
- Телеш И.В. 1986. Сравнительная эффективность методов количественного учета планктонных коловраток // Гидробиол. журн. Т. 22. № 4. С. 99.
- Телеш И.В., Павельева Е.Б., Чернова Г.Б. 1987. Современные представления о формировании потамопланктона // Морской и пресноводный планктон. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 172. С. 154.
- Телеш И.В. 1986. Трансформация озерного зоопланктона в реках // ДАН СССР. Т. 291. № 2. С. 495.
- Трифонов И.С., Афанасьева А.Л., Павлова О.А. 2001. Видовой состав и биомасса фитопланктона притоков Ладожского озера и реки Невы // Бот. журн. Т. 35. С. 34.
- Almeida P.R., Quintella B.R. 2002. Larval habitat of the sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.) in the river Mondego (Portugal) // Conservation of freshwater fishes: options for the future. Oxford: Fishing News Books. P. 121.
- Aronsuu K., Marjomäki T.J., Tuohino J. et al. 2015. Migratory behaviour and holding habitats of adult river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) in two Finnish rivers // Boreal Environ. Res. V. 20. P. 120.
- Aronsuu K., Vikström R., Marjomäki T.J. et al. 2019. Rehabilitation of two northern river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) populations impacted by various anthropogenic pressures: lessons learnt in the past three decades // Proceedings of the department of biological and environmental science. University of Jyväskylä. V. 2.
- Beamish F.W.H., Lowartz S. 1996. Larval habitat of American brook lamprey // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 53. P. 693.
<https://doi.org/10.1139/f95-232>
- Corbet P.S. 1964. Temporal patterns of emergence in aquatic insects // The Canadian Entomologist. V. 96. № 1–2. P. 264.

- Dawson H.A., Quintella G.R., Almeida R.R. et al. 2015. The ecology of larval and metamorphosing lampreys // *Lampreys: Biology, conservation, and control*. V. 1. N.Y.: Springer. P. 75.
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The behavior, ecology and growth of larval lampreys // *The biology of lampreys*. V. 1. L.: Acad. Press. P. 85.
- Jellyman D.H., Glova G.J. 2002. Habitat use by juvenile lampreys (*Geotria australis*) in a large New Zealand River // *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.* 36. P. 503.
- Lee D.S., Weise J.G. 1989. Habitat selection of lentic larval lampreys: Preliminary analysis based on research with a manned submersible // *J. Great. Lakes Res.* V. 15. № 1. P. 156.
[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(89\)71470-2](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(89)71470-2)
- Methods for the study of marine benthos. 2013. John Wiley & Sons, Ltd.
- Nazarov D.Yu., Kucheryavyy A.A., Pavlov D.S. 2016. Distribution and habitat types of the lamprey larvae in rivers across Eurasia // *Jawless Fishes of the World*. V. 1. Cambridge: Cambridge Scholars Publ. P. 280.
- Orlov A.M., Barkhalov R.M., Rabazanov N.I. et al., 2022. Caspian Lamprey *Caspiomyzon wagneri* (Petromyzontidae): A Review of Historical and Modern Data // *J. Ichthyol.* V. 62. P. 1245.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222040166>
- Potter I.C. 1980. Ecology of larval and metamorphosing lampreys // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 37. № 11. P. 1641.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb04562.x>
- Quinn G.P., Keough M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists // *Ecology and Conservation*. N.Y.: Cambridge Univ. Press
- Shirakawa H., Yanai S., Goto A. 2013. Lamprey larvae as ecosystem engineers: physical and geochemical impact on the streambed by their burrowing behavior // *Hydrobiologia*. V. 701. P. 313.
<https://doi.org/10.1007/s10750-012-1293-8>
- Smith D.M., Welsh S.A., Turk P.J. 2011. Selection and preference of benthic habitat by small and large ammocoetes of the least brook lamprey (*Lampetra aepyptera*) // *Environ. Biol. Fish.* V. 91. P. 421.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9800-8>
- Smith D.M., Welsh S.A., Turk P.J. 2012. Available benthic habitat type may influence predation risk in larval lampreys // *Ecol. Freshwater Fish.* V. 21. P. 160.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00532.x>
- Sugiyama H., Goto A. 2002. Habitat selection by larvae of a fluvial lamprey, *Lethenteron reissneri*, in a small stream and an experimental aquarium // *Ichthyol. Res.* V. 49. P. 62.
<https://doi.org/10.1007/s102280200006>
- Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2022. The Place and role of downstream migration of ammocoetes in the life cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // *J. Ichthyol.* V. 62. № 7. P. 1269.
<https://doi.org/10.1134/s0032945222060352>

Characteristics of Typical Habitats of the River Lamprey *Lampetra fluviatilis* Larvae (Petromyzontidae)

N. V. Polyakova^{1,*}, A. V. Kucheryavyy¹, A. S. Genelt-Yanovskaya²,
M. I. Yurchak³, A. O. Zvezdin¹, D. S. Pavlov¹

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

²Department of Earth and Environmental Sciences, University of Exeter, Penryn Campus, Penryn, Cornwall, TR10 9FE, UK

³Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: nvpnaty@yandex.ru

The paper describes typical habitats of the European river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L., 1758)) larvae in the rivers of the Leningrad Region. The density of ammocoetes, abiotic components of biotopes, as well as the structure of benthic and planktonic algae communities, zooplankton, and macrozoobenthos were estimated. It has been shown that the preferred soils for larvae are sands <0.25 mm. Oligochaeta and Chironomidae larvae reached high levels of quantitative development together with ammocoetes. Algae and zooplankton communities were not decisive for lamprey larvae and have expressed seasonal patterns with peaks of abundance in the spring. The part of lamprey larvae in the abundance of benthic coenoses can reach significant values — the part in the total biomass of macrozoobenthos was 30–80%.

Keywords: small rivers, biotope structure, communities of aquatic organisms, ammocoetes, zoobenthos, plankton

УДК 597.2.5. 574.58

СОСТОЯНИЕ ТЕПЛОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛ. СООБЩЕНИЕ 2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЫБ

© 2024 г. А. П. Новоселов^{а,*}, Г. А. Дворянкин^а

^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 21.04.2021 г.

После доработки 23.04.2021 г.

Принята к публикации 11.12.2023 г.

Представлены биологические характеристики тепловодных видов рыб, обитающих в водных объектах Архангельской обл. Выявлены изменения размерно-массовых параметров, возрастной и половой структур и воспроизводительной способности северодвинской стерляди во временном аспекте. Установлено, что она имеет хорошие показатели роста, резерв в пополнении нерестового стада и стабильное состояние системы естественного воспроизводства. Получены биологические параметры синца и красноперки — редких видов рыб, обитающих в озерах Кенозерского национального парка, а также ряде водоемов Архангельской обл. Рассмотрены биологические характеристики видов, появившихся в бассейне р. Северная Двина в результате саморасселения, — белоглазки и жереха, а также питание и пищевые отношения белоглазки с аборигенными видами рыб. Внимание специалистов к этим чужеродным видам рыб обусловлено необходимостью разработки экологического прогноза развития ситуации с их численностью в условиях продолжающегося глобального потепления.

Ключевые слова: водные объекты Архангельской обл., рыбы теплолюбивого комплекса, стерлядь, синец, красноперка, белоглазка, жерех, водоемы—рефугии, биологические характеристики популяций

DOI: 10.31857/S0320965224050087, EDN: XROXKV

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что структура каждой из популяций вида достаточно специфична. Она является видовым и популяционным свойством, отражающим характер взаимосвязей вида и его отдельных популяций со средой, и обладает известной стабильностью. В то же время, структура популяции непрерывно меняется в определенных пределах, приспосабливаясь к изменениям условий жизни. В конкретном выражении структура вида или отдельных его популяций в разных точках ареала представлена соотношением численности размерно-массовых и возрастных групп, характером и сроками наступления половой зрелости, а также соотношением полов (Северцов, 1941; Никольский, 1974).

Цель работы — изучить биологические характеристики теплолюбивых видов рыб в водоемах и водотоках Архангельской обл.: размерно-массовые показатели, особенности воспроизводства, возрастной состав популяций, питание. Состояние популяций теплолюбивых видов рыб в усло-

виях Севера может выступать в качестве своеобразного биологического индикатора изменений состава северной ихтиофауны в условиях глобального потепления. Популяционные характеристики теплолюбивых видов осетровых (стерляди) и карповых (синца, красноперки, белоглазки, жереха) рыб могут служить в качестве фоновых при дальнейших климатических изменениях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили результаты исследований ихтиофауны Архангельской обл. за период с 1980-х годов до настоящего времени. Биологический анализ проводили на свежем материале по методике И.Ф. Правдина (1966). У пойманных рыб измеряли промысловую длину тела в см (от вершины рыла до конца чешуйного покрова), массу тела, визуальным образом определяли пол и стадию зрелости гонад в баллах. Возраст рыб просмотрен по чешуе, которую отбирали из 2–3 рядов над боковой линией перед спинным плавником. Определение возраста и измерение радиу-

сов годовых колец по переднему краю чешуи проводили с помощью бинокля МБС-9. Темпы линейного и массового роста рыб рассчитывали по традиционным методикам (Чугунова, 1959) с использованием методических указаний в работе (Мина, 1973). При этом определяли разницу между величиной последнего прироста тела рыбы и величиной прироста предыдущего сезона.

Питание рыб анализировали в соответствии с общепринятой методикой (Методическое..., 1974). Количественный состав пищи выражали в процентном отношении массы отдельных кормовых объектов к массе содержимого желудочно-кишечных трактов. Интенсивность питания рассчитывали в виде общих индексов наполнения желудочно-кишечных трактов и выражали в промилле (‰). В ходе рассмотрения пищевых (конкурентных) взаимоотношений чужеродных и аборигенных видов рыб анализировали степень пищевого сходства (СП) сравниваемых видов (Шорыгин, 1952), а также индекс перекрывания пищевых ниш (C_λ) (Horn, 1966). Индекс пищевого сходства рассчитывали как сумму наименьших величин из видового состава рациона сравниваемых рыб (рационы в %). При полном совпадении индекс равен 100%, при отсутствии совпадения 0%. Для определения степени перекрывания пищевых ниш разных видов рыб вычисляли индекс Хорна:

$$C_\lambda = \frac{2 \sum x_i y_i}{\sum x_i^2 + \sum y_i^2},$$

где x_i и y_i — значения отдельных компонентов в пищевых комках рыб, %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Стерлядь

Acipenser ruthenus L., 1758 — единственный вид осетровых рыб, распространенный реках Архангельской обл. и Республики Коми. Долгое время ее появление в р. Северная Двина связывали со строительством каналов (Догель, 1939; Иоганзен, 1946; Остроумов, 1954, 1955). В то же время, находка останков стерляди в отложениях бассейна р. Онега, датированных II—III тысячелетием до н.э., привела к предположению о ее естественном распространении в бассейнах рек Онега и Северная Двина (в последней стерлядь, в отличие от онежской, сохранилась до наших дней) (Никольский, 1943; Берг, 1945). В настоящее время стерлядь встречается в северодвинском бассейне в реках Сухона, Юг (с Лузой), Вычегда (с Сысолой), Ваге, Пинеге и самой р. Северная Двина. В целях расширения ареала и акклиматизации северодвинскую стерлядь неоднократно выпускали в реки Печора, Мезень, Онега (рис. 1) (Новоселов, Дворянkin, 2024).

По результатам проведенных исследований, размерно-массовый состав обобщенной выборки северодвинской стерляди был представлен особями с колебаниями минимальных и максимальных значений промысловой длины (AD) — от 26 до 72 см и массы от 100 до 3 500 г. При этом ее средняя длина составляла 41.6 см, средняя масса — 617.9 г. Следует отметить, что на разных участках реки стерлядь характеризовалась различными размерно-массовыми показателями (табл. 1).

Наиболее крупную стерлядь, имевшую среднюю длину 46.4 см и массу 749.4 г, отлавливали на среднем участке Северной Двины в районе Двинского Бережника. Стерлядь, выловленная на верхнем участке (район г. Котлас) и нижнем участке (район с. Казенщина), имела более низкие средние значения размерно-массовых параметров, составлявшие соответственно по длине 34.4 и 38.1 см, по массе — 437.6 и 534.8 г соответственно.

Возрастная структура. В ихтиологических пробах были отмечены особи стерляди 19 возрастных групп (от 2+ до 20+ лет включительно). В контрольных орудиях лова отсутствовали сеголетки (0+) и двухлетки (1+), а также рыбы старших возрастных групп (>20+ лет). Основу промыслового стада на верхнем и нижнем участках реки составляли рыбы в возрасте от 5+ до 8+ лет, на их долю приходилось 68.7 и 60.0% всей выборки соответственно. На среднем участке доминировали рыбы в возрасте от 8+ до 12+ лет (71.6% всех выловленных рыб) (рис. 2а).

Воспроизводительная способность. По литературным данным, естественные нерестилища стерляди располагаются на глубине 7–15 м с чистым каменистым и галечниково-песчаным грунтом. К сожалению, на вопрос о местах нереста северодвинской стерляди до сих пор нет окончательного ответа. Основная масса самцов (64%) впервые созревает в возрасте 3+ лет, самок (84%) — в возрасте 4+ лет. Нерест не ежегодный. Самцы, как правило, нерестятся через 2–3 года, самки через 4–5 лет. Сроки нереста — конец мая—начало июня при температуре воды от +6°C до +13°C. В преднерестовых скоплениях соотношение полов составляет ~1.0 : 1.0. В период миграции производители стерляди имеют половые продукты в различных стадиях зрелости (рис. 2б).

В конце мая—начале июня >75% половозрелых рыб характеризуются уже готовыми к нересту гонадами, находящимися на IV, переходной IV–V и текущей V стадиях зрелости. Показатель индивидуальной абсолютной плодовитости северодвинской стерляди изменяется в значительных пределах — от 3.7 тыс. икринок до 97.6 тыс. икринок (в среднем для всего бассейна — 25.3 тыс. икринок). При этом на разных участках Северной Двины показатели абсолютной плодовитости имеют разные значения (рис. 3а). Анализ возрастного

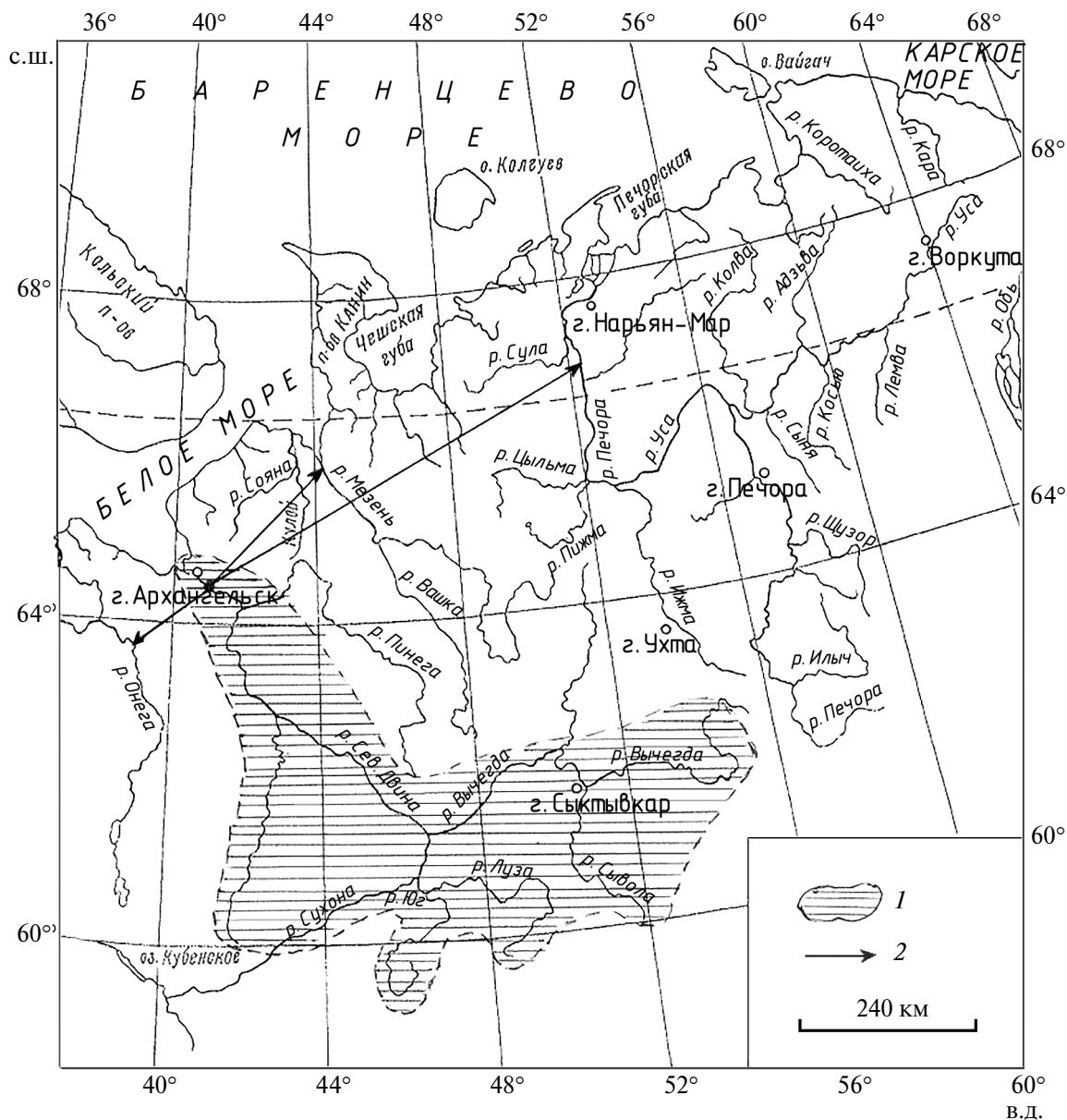


Рис. 1. Распространение стерляди в бассейне р. Северная Двина (1) и пути ее интродукции на Европейском Севере (2).

Таблица 1. Пространственные изменения размерно-массовых показателей северодвинской стерляди (по: Кучина, 1967; Галушина, 1968; Новоселов, 2004)

Показатель	Верхняя Двина (<i>n</i> = 192)	Средняя Двина (<i>n</i> = 215)	Нижняя Двина (<i>n</i> = 80)	Среднее по бассейну (<i>n</i> = 487)
Длина тела, см	26.0–62.0 34.4	30.0–69.0 46.4	26.0–51.0 38.1	26.0–72.0 41.6
Масса тела, г	100–1 000 437.6	200–3 500 749.4	150–3 000 534.8	100–3 500 617.9

Примечание. Над чертой – min–max, под чертой – среднее. *n* – число экземпляров.

состава половозрелых самок стерляди свидетельствует об увеличении абсолютной плодовитости у рыб старших возрастных групп (рис. 36).

Миграции. Массовый ход половозрелых рыб совпадает с пиком паводковых вод в р. Северная

Двина. После нереста для стерляди характерен скат молоди в личиночном и мальковом возрасте. Согласно нашим наблюдениям, молодь стерляди не задерживается в средней части реки и совершает достаточно протяженные кормовые миграции как вверх, так и вниз по течению.

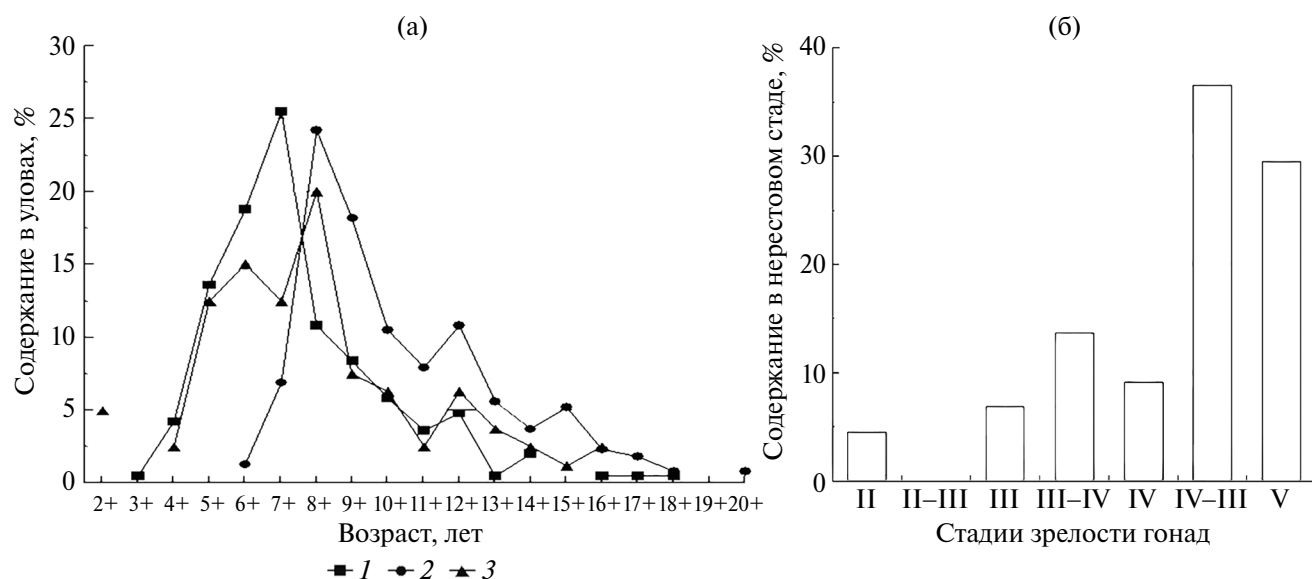


Рис. 2. Возрастная структура (а) и соотношение стадий зрелости гонад в промысловом стаде (б) в период преднерестовых концентраций (май) стерляди р. Северная Двина. 1 – верховья, 2 – среднее течение, 3 – низовья.

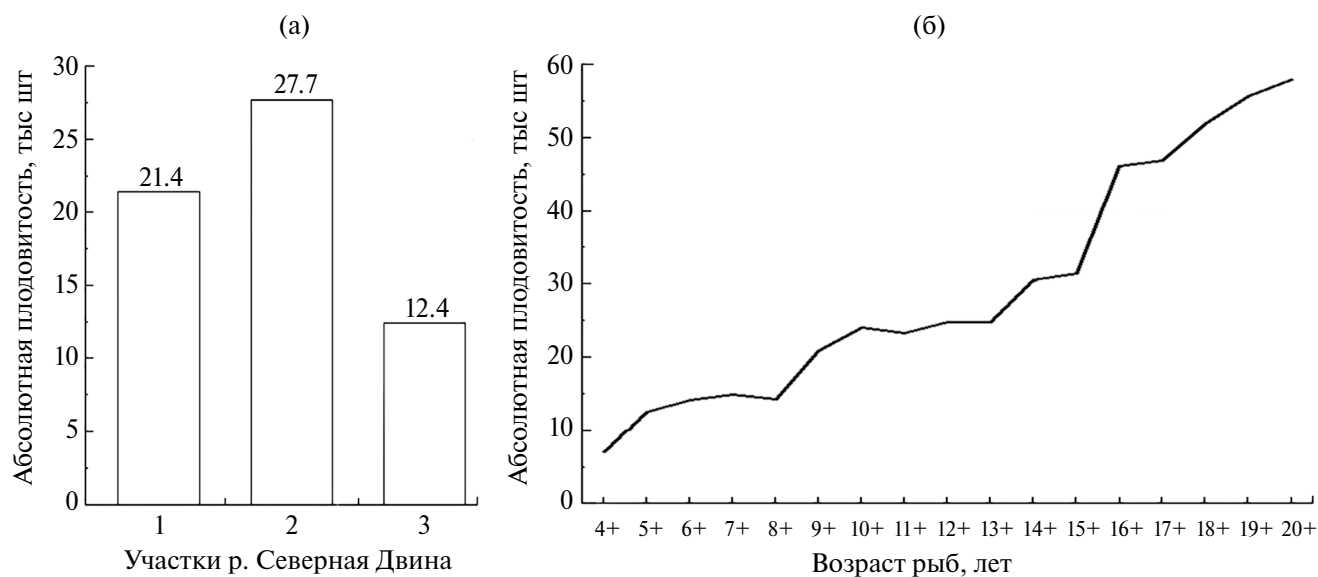


Рис. 3. Пространственные (а) и возрастные (б) изменения абсолютной плодовитости стерляди р. Северная Двина. 1 – верховья, 2 – среднее течение, 3 – низовья.

Питание. Анализ содержимого желудочно-кишечных трактов стерляди в русловой части р. Северная Двина свидетельствует о стенобионтном характере питания. Ее пищевой спектр в период исследований был достаточно узок и состоял всего из трех типов корма, включавших семь групп беспозвоночных и растений на уровне типов, классов, отрядов, семейств. В составе пищи северодвинской стерляди были отмечены членистоногие (Arthropoda), включавшие насекомых (Insecta), а также в незначительном количестве моллюски (Mollusca) и остатки растительной пищи (табл. 2).

В количественном отношении, при анализе объединенной выборки по трем годам наблюдений, питание северодвинской стерляди почти полностью (на 99.4%) состояло из личинок насекомых. Они были представлены отрядами двукрылых Diptera (71.0), ручейников Trichoptera (21.6) и поденок Ephemeroptera (6.8%). Среди двукрылых доминировали личинки хирономид Chironomidae (70.7); личинки симуллиид Simuliidae (0.2) и мокрецов Heleidae (0.1%) были представлены единично. В осенний период анализируемых лет стерлядь в русловой части р. Северная Двина очень редко употребляла моллюсков (0.1) и растительность (0.5%) (Новоселов и др., 2000).

Таблица 2. Сравнительный анализ общего характера питания стерляди (%) в разные годы (по: Новоселов и др., 2000)

Пищевые компоненты	Маловодный год		Полноводный 1998 год (n = 9)	Среднее (n = 39)
	1997 г. (n = 17)	1999 г. (n = 13)		
Mollusca	0.2	—	—	0.1
Insecta	98.9	99.4	100.0	99.4
Отряд Diptera	91.8	88.0	6.6	71.0
Сем. Chironomidae	91.8	87.9	5.1	70.7
Сем. Heleidae	—	—	0.5	0.1
Сем. Simuliidae	—	—	1.0	0.2
Отряд Trichoptera	7.1	0.2	80.1	21.6
Отряд Ephemeroptera	—	11.2	13.3	6.8
Растительность	0.8	0.6	—	0.5

Промысел. В дореволюционный период стерлядь занимала заметное место в промысле на р. Северная Двина и ее среднегодовые уловы достигали ~100 ц (Якобсон, 1915). В 1930–1950-е годы быстрый рост промышленности привел ко все возрастающему антропогенному воздействию на всю речную сеть региона. Из-за развития целлюлозного производства и применения молевого сплава ухудшились гидрологический и гидрхимический режимы р. Северная Двина и ее притоков. В результате постоянного загрязнения сточными водами предприятий условия воспроизводства стерляди стали далеки от оптимальных, что не могло не сказаться на состоянии ее запасов. Так, в период с 1934 по 1950 гг. уловы стерляди снизились в 2 раза (Кузнецов, 1951), а с 1951 по 1985 гг. ее среднегодовой улов не превышал 36 ц. В последние десятилетия численность северодвинской стерляди стала расти, ее среднегодовой вылов в конце прошлого столетия составил 8.3 т (Бушуева и др., 1997). Необходимо также принять во внимание, что стерлядь является объектом интенсивного незаконного (и поэтому неучтенного) вылова, то есть ее фактические запасы, очевидно, выше, чем об этом дает представление существующая промысловая статистика.

Синец

Abramis ballerus L., 1758 является редким для региона видом рыб. Наиболее многочисленная его популяция выявлена в оз. Кенозеро (Кенозерский национальный парк) на юго-западе Архангельской обл. В 2019 г. в ходе контрольного научного лова в Кенозере был выловлен и исследован 61 экз. синца. Кенозерский синец растет медленно, его средняя длина (AD) в выборке колебалась от 14 до 25 см, масса — от 32 до 230 г., ~70% улова составили половозрелые особи в возрасте 7–8 лет длиной 18–22 см и массой 100–150 г. Возрастной ряд исследованных рыб состоял из восьми групп — от 5+ до 15+ лет. В уловах преобладали

особи в возрасте 8+ — 9+, на их долю приходилось ~75% всей выборки (рис. 4а).

В Кенозере синец созревает в возрасте 5–6 лет при длине (AD) 16–18 см и массе 60–80 г. Основу нерестового стада кенозерского синца составляют рыбы в возрасте 7–8 лет. Соотношение самцов и самок ~1.5 : 1.0. Абсолютная плодовитость самок с возрастом увеличивается от 6 до 14 тыс. икринок (Дворянкин, 2016).

Синец считается промысловой, но малоценной рыбой из-за небольших размеров и невысоких вкусовых качеств. В Кенозере во время нереста в мае он в большом количестве попадает в сетные орудия лова. В ходе любительского рыболовства на территории Кенозерского национального парка вылавливают только половозрелых особей, неоднократно участвовавшие в нересте. Об относительно высокой и стабильной численности популяции этого вида в Кенозере свидетельствуют данные промысловой статистики за 2012–2019 гг. Ежегодные уловы синца в этом водоеме в течение последних шести лет достаточно велики и меняются незначительно. В среднем в Кенозере каждый год добывают 5–5.5 т представителей этого вида (в 2019 г. — 5.9 т). Доля синца в общей добыче рыбы достигает ~2.4% (Дворянкин, 2020). Тенденция к увеличению роли синца в структуре рыбного населения наблюдается и в других водоемах северной и центральной части России, в частности, в одном из крупнейших рыбохозяйственных объектов р. Волги — Рыбинском водохранилище, где последние годы фиксируется увеличение урожайности его пополнения (Герасимов и др., 2013).

Красноперка

Scardinius erythrophthalmus L., 1758 встречается в юго-западной части Архангельской обл. в озерах Беломорско-Балтийского водораздела. В контрольных уловах в Чешкозере (Балтийский бассейн) встречались особи семи возрастных групп

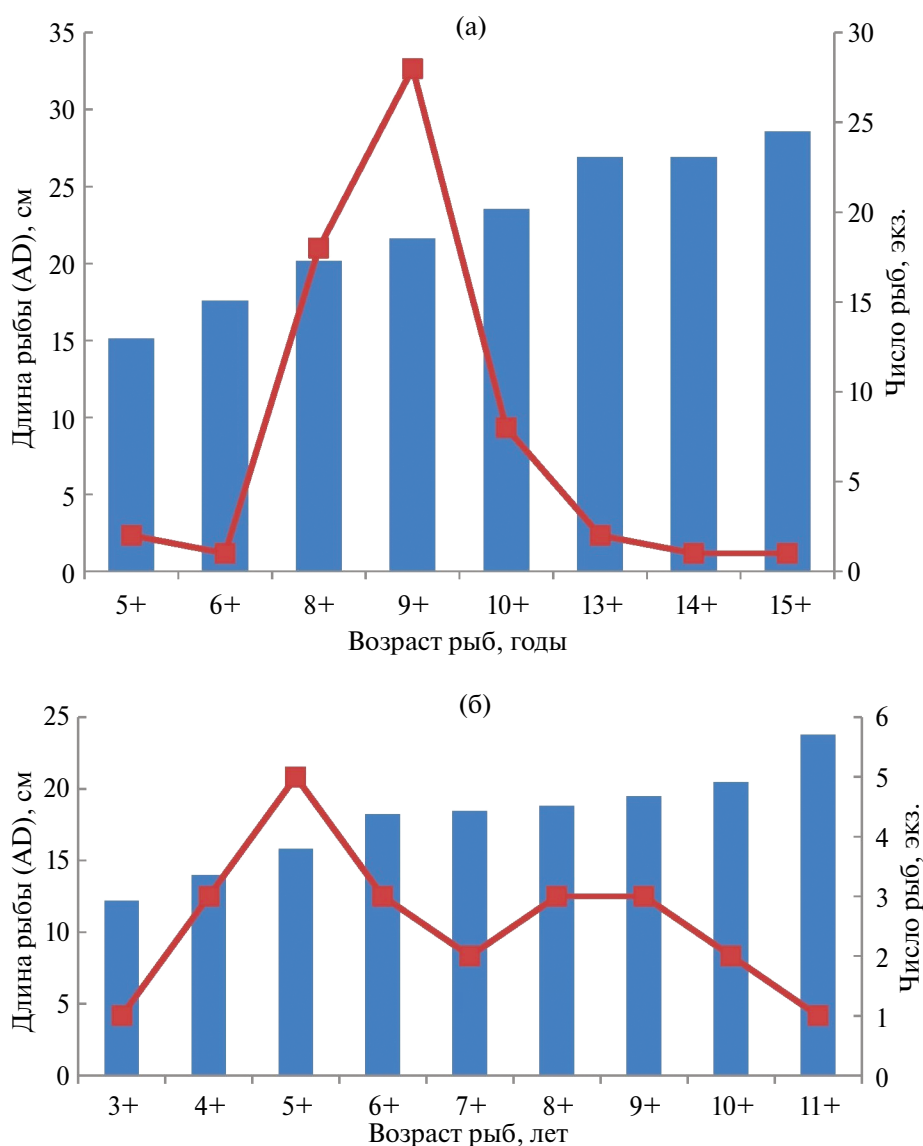


Рис. 4. Размерно-возрастная характеристика синца (а) и красноперки (б) Кенозера из контрольных уловов в 2019 г. Сплошной линией обозначено число исследованных рыб, экз.

(от 3 до 9 лет). Средняя длина (*AD*) местной красноперки колебалась от 8,4 до 21 см, масса — от 11 до 250 г (Дворянкин, 2010). В Кенозере (Беломорский бассейн) красноперка имела более высокие размерно-массовые характеристики — в возрасте 3+ лет представители этого вида имели длину 12 см, массу — 43 г, в возрасте 5+ — ~16 см и 100 г соответственно. К 13 годам длина кенозерской красноперки увеличивается до 24 см, масса — до 325 г (Дворянкин, 2020) (рис. 4б).

В исследованных озерах красноперка созревает на третьем году жизни, нерестится в июне, когда вода нагревается до температуры 16°C. Красноперка Чешкозера созревает при длине 8–11 см и массе 9–11 г. Плодовитость ее возрастает от 900 икринок у рыб в возрасте 3+ до 40 тыс. икринок

у особей в возрасте 9+. Соотношение самцов и самок равно 1: 1,5, в старших возрастных группах доля самок еще более возрастает. Абсолютная плодовитость кенозерской красноперки у впервые нерестящихся рыб значительно выше, чем у красноперки Чешкозера — 15–16 тыс. икринок.

В Кенозере красноперка не образует промысловых скоплений из-за своей малочисленности. Целенаправленная ее добыча не ведется и официальной статистикой промысла она не учитывается. В Чешкозере красноперка является второстепенным объектом удебного лова (Дворянкин, 2016). Редкая для региона и изолированная от основного ареала красноперка бассейна Белого моря требует дополнительных исследований для оценки биологического состояния ее популяций

и ее систематического статуса. Ряд авторов высказывает сомнения в монотипности этого вида и рассматривает возможность деления красноперки на две географически обособленные группы популяций, заслуживающие видового ранга (Кожара и др., 2020). Дальнейшие генетические исследования помогут дать ответ на этот вопрос.

Белоглазка

Abramis sapo Pallas, 1814 – вид, саморасселившийся в Северодвинском бассейне. По результатам мониторинговых исследований в 2019 и 2020 гг., средняя длина (*AD*) в р. Северная Двина была 20.3 см, изменяясь в пределах 19.0–20.3 см; масса рыб варьировала от 114.0 до 221.0 г (в среднем 139.6 г). Возрастной ряд проанализированной выборки представляли возрастные группы от 7+ до 9+ лет, с преобладанием рыб в возрасте 7+ и 8+ лет (>85% от всей выборки) (рис. 5а). Средний возраст самцов достигал 7.4 года, самок – 7.9 лет, по обобщенной выборке – 7.7 лет. Репродуктивную часть популяции белоглазки в период проведения исследований представляли самцы и самки на II стадии зрелости гонад с двукратным преобладанием самок.

Анализ питания и пищевой конкуренции белоглазки с местными видами показал, что между ними сложились достаточно напряженные взаимоотношения. Индекс пищевого сходства (СП) белоглазки и сига был 62.8%, индекс перекрытия пищевых ниш (C_λ) – 89.9%, то есть они в основном питались сходными видами корма. В основе рациона обоих видов были водные личинки насекомых (70 и 58% у белоглазки и сига соответственно), доминировали личинки хирономид

(53 и 50% соответственно). Оба вида рыб активно потребляли водную растительность, доля которой в пищевом спектре была 21 и 10% у белоглазки и сига соответственно. Моллюски присутствовали в желудочно-кишечных трактах обоих видов, но сиг потреблял их более интенсивно (18%) по сравнению с белоглазкой (1%). Такую же картину наблюдали и при сравнении характера питания белоглазки и леща (СП = 57.8%, C_λ = 84.1%). Это происходило в результате их питания личинками хирономид (53 и 86% соответственно) и моллюсками (1 и 10% соответственно).

Жерех

Aspius aspius L., 1758 – хищный представитель карповых рыб, саморасселившийся в р. Северная Двина вслед за белоглазкой. При проведении научного контрольного лова в низовье р. Северная Двина жерех был отмечен в сетных орудиях лова с размером ячеи 36 мм. Средняя длина (*AD*) исследованных особей достигала 37.9 см, масса – 947.8 г. Длина самцов изменялась от 30.7 до 40.0 см, самок – от 38.6 до 42.3 см (в среднем 35.4 и 40.7 см соответственно). Масса самцов варьировала от 495.0 до 1094.0 г (средняя масса 794.5 г), у самок – от 944.0 до 1258.0 г (средняя масса – 1101.0 г). Число самцов и самок в выборке было равным. Половые продукты рыб находились на II стадии зрелости. Выборка была представлена возрастным рядом от 6+ до 10+ лет (отсутствовали особи в возрасте 7+ лет), 50% всех исследованных особей находилась в возрасте 9+ лет, 33.3% – 8+ и 16.7% – в возрасте 10+ лет (рис. 5б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что некоторые виды рыб тепловодного комплекса (стерлядь, белоглазка, жерех, синец, красноперка), пережив периоды похолодания в неолите, создали устойчивые популяции в ряде северных водных объектов, распространившись мозаично в западной и центральной частях Архангельской обл. Полученные данные свидетельствуют о тенденциях к увеличению их численности. Биологические характеристики этих тепловодных видов, обитающих в северных водоемах и водотоках, также свидетельствуют о благополучном состоянии популяций. Результаты исследований позволяют прогнозировать расширение ареалов теплолюбивых видов рыб в северном направлении и усиление конкуренции с аборигенными видами.

У стерляди р. Северная Двина наибольшими крупными размерно-массовыми показателями характеризуются особи, обитающие на среднем участке реки и представляющие нерестовую часть стада на местах преднерестовых скоплений. Стерлядь, выловленная на верхнем участке (нагульная

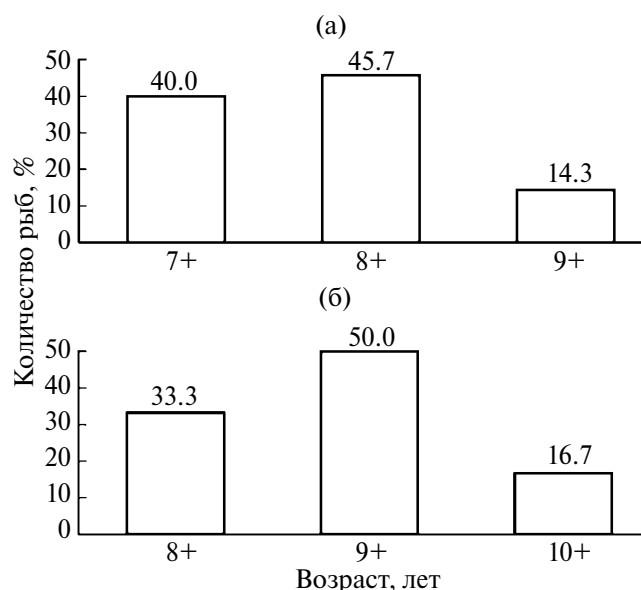


Рис. 5. Возрастная характеристика белоглазки (а) и жереха (б) в р. Северная Двина, 2019–2020 гг.

часть стада) и в нижнем течении реки (зимовальная часть стада) имела более низкие средние значения размеров и массы тела. Возрастной ряд стерляди достаточно велик и включает 19 возрастных групп. Основа нерестового стада представлена особями в возрасте от 8+ до 12+ лет (>70% всех выловленных рыб). По характеру питания северодвинская стерлядь относится к типичным бентофагам, ее пищевой спектр почти полностью состоит из водных личинок насекомых, среди которых доминируют хирономиды.

Обитающий в одноименном озере Кенозерского национального парка синец является тугорослой рыбой со средней длиной до 25 см, средней массой до 230 г, достигающий половой зрелости в возрасте 5–6 лет при длине тела 16–18 см и массе 60–80 г. Возрастной ряд достаточно широк – от 5+ до 15+ лет с преобладанием рыб 8+ и 9+ лет. Красноперка выявлена в двух озерах Беломорско-Балтийского водораздела на юго-западе Архангельской обл. Популяции этого вида различаются по своим биологическим параметрам. В оз. Кенозеро (Беломорский бассейн) красноперка имеет более высокие размерно-массовые характеристики и абсолютную плодовитость по сравнению с красноперкой из оз. Чешкозеро (Балтийский бассейн). Данные по биологическим особенностям белоглазки и жереха, появившихся в бассейне Северной Двины в результате саморасселения, находятся на стадии активного сбора и накопления. Анализ питания и пищевой конкуренции белоглазки с аборигенными промысловыми видами (сигом и лещом) показал, что между ними складываются достаточно напряженные взаимоотношения, поскольку они питаются сходным кормом – водными личинками насекомых (в основном хирономидами).

Необходимо продолжение мониторинга этих, пока еще редких теплолюбивых видов рыб с целью разработки экологического прогноза развития ситуации с их численностью в условиях продолжающегося глобального потепления.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств целевой субсидии на выполнение государственного задания “Исследование закономерностей формирования пресноводной ихтиофауны Европейского северо-востока России в условиях меняющегося климата и воздействия антропогенных факторов” (№ 0332-2019-0001), № гос. регистрации – ААА-А-19-119011690119-9 и “Изучение изменений в экосистемах бассейна р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Архангельской обл. в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” (№ регистрации 122011800593-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1945. О стерляди в бассейне Белого моря // Природа. № 6. С. 66.
- Бушуева Н.П., Андреев В.А., Ануфриев В.В. и др. 1998. Состояние и охрана окружающей природной среды Архангельской области. Архангельск. Би.
- Галушина Т.М. 1968. Некоторые результаты изучения северодвинской стерляди // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводск. гос. ун-та. С. 14.
- Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Бразжник С.Ю. 2013. Динамика и состояние запасов рыб Рыбинского водохранилища в период 1950–2010 гг. // Вopr. ихтиологии. Т. 53. № 4. С. 465.
- Дворянkin Г.А. 2016. Рыбы Кенозерского национального парка. Архангельск: Изд-во ООО “Партнер НП”.
- Дворянkin Г.А. 2020. Биология, экология и численность редких и охраняемых видов рыб национального парка “Кенозерский” // Глобальные проблемы Арктики и Антарктики: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 90-летию со дня рождения акад. Н.П. Лаврова. С. 431.
- Догель В.А. 1939. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбной эпизоотии // Изв. ВНИОРХ. Т. 21. С. 112.
- Захаров А.Б., Осипова Т.С., Крылова В.Д. 1997. Стерляди Европейского Северо-востока России, проблемы естественного и искусственного воспроизводства // Тез. докл. Первого Конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 111.
- Захаров А.Б., Крылова В.Д., Осипова Т.С. 1998. Итоги и перспективы интродукции северодвинской стерляди *Acipenser ruthenus* в бассейн Печоры // Вopr. ихтиологии. Т. 38. № 6. С. 825.
- Иоганзен Б.Г. 1946. Стерлядь бассейна р. Оби // Тр. Томск. гос. ун-та. Т. 97. Томск. С. 67.
- Кожара А.В., Маврин А.С., Мироновский А.Н. 2020. Структура фенетического разнообразия и систематика красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов и водотоков России и сопредельных стран // Биология внутр. вод. № 6. С. 538.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220060121>
- Кузнецов Н.М. 1951. Рыболовство в реках и озерах Архангельской области. Архангельск: ОГИЗ.
- Кучина Е.С. 1967. Общая характеристика ихтиофауны, стерлядь и лососевые р. Северной Двины // Изв. Коми фил. Всесоюз. геогр. об-ва. Сыктывкар. Т. 2. Вып. 1(11). С. 92.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Изд-во “Наука”.
- Мина М.В. 1973. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях) // Рост животных. Зоология позвоночных: итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. Т. 4. С. 68.
- Никольский Г.В. 1943. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря // Зоол. журн. Т. 22. Вып. 1. С. 27.

- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк.
- Новоселов А.П. 2004. Стерлядь бассейна р. Северная Двина//Состояние популяций стерляди в водоемах России и пути их стабилизации. Москва. С. 160.
- Новоселов А.П., Дворянkin Г.А. 2024. Состояние тепловодной ихтиофауны в водных объектах Архангельской обл. Сообщение 1. Формирование и распространение // Биология внутр. вод. № 4. (в печати).
- Новоселов А.П., Студенов И.И., Фефилова Л.Ф. 2000. Характер питания северодвинской стерляди в русловой части реки в условиях разной водности // Осетровые на рубеже XXI века. Астрахань: Изд-во КаспНИИРХ. С. 87.
- Остроумов Н.А. 1954. Биология северодвинской стерляди // Тез. докл. III экол. конф. Ч. II. Киев: Изд-во Киевский ун-т. С. 109.
- Остроумов Н.А. 1955. О состоянии запасов северодвинской стерляди // Рыб. хоз-во. № 5. С. 36.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат.
- Северцов С.А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.: АН СССР.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат.
- Якобсон Р.П. 1915. Рыболовство в Двинском бассейне в пределах Архангельской губернии // Матер. к познан. русск. рыболовства.
- Horn H. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies // Amer. Natur. № 100. P. 419.

State of Thermophilic Ichthyofauna in the Water Bodies of Arkhangelsk Oblast: Report 2. Biological Characteristics of Fish

A. P. Novoselov¹, G. A. Dvoryankin¹

¹Lavrov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia
*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

The biological characteristics of warm-water fish species living in water bodies of the Arkhangelsk region are presented. Changes in size and mass parameters, age and sex structures and reproductive ability of the Severodvinsk sterlet in the temporal aspect were revealed. It has been established that it has good growth rates, a reserve in replenishing the spawning stock and a stable state of the natural reproduction system. The biological parameters of blue bream and rudd, rare species of fish that live in the lakes of the Kenozersky National Park, as well as a number of reservoirs in the Arkhangelsk region, were obtained. The biological characteristics of species that appeared in the river basin are considered. Northern Dvina as a result of self-dispersal - white-eye and asp, as well as the nutrition and feeding relationships of white-eye with native fish species. The attention of specialists to these alien fish species is due to the need to develop an environmental forecast for the development of the situation with their numbers in the context of ongoing global warming.

Keywords: water bodies of the Arkhangelsk oblast, thermophilic fish, sterlet, bluefish, rudd, white-eye, asp, refugia reservoirs, biological characteristics of populations due to ongoing global warming

УДК [597.2/.5:57.06](262.5.04)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИХТИОФАУНЫ оз. ДОНУЗЛАВ (ЗАПАДНЫЙ КРЫМ, ЧЕРНОЕ МОРЕ)

© 2024 г. Р. Е. Белогурова^{а, б}, Э. Р. Аблязов^{а, *}, Е. П. Карпова^{а, б}

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

^бНаучно-исследовательский центр пресноводной и солоноватоводной гидробиологии – филиал

ФИЦ ИнБЮМ, Херсон, Россия

*e-mail: e_ablyazov@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2023 г.

После доработки 16.09.2023 г.

Принята к публикации 18.09.2023 г.

Озеро Донузлав – техногенный водоем, экосистема которого начала формироваться с 1960-х годов. В настоящем исследовании дана оценка современного состояния рыбного населения оз. Донузлав с учетом активной промысловой нагрузки на озеро и недостаточной изученности биологии и экологии отдельных групп гидробионтов. На основе литературных и оригинальных данных выявлен современный состав ихтиофауны, насчитывающий 65 видов рыб 34 семейств, среди них по количеству видов (13) выделяется сем. бычковых (Gobiidae). Зарегистрировано 13 ранее не встречавшихся в озере видов рыб, это преимущественно понто-каспийские эндемики (бычки песочник *Neogobius fluviatilis*, рыжик *Ponticola eurycerphalus* и цуцик *Proterorhinus marmoratus*) и другие. Ихтиофауна оз. Донузлав сходна по таксономическому составу с таковой Ярылгачской бухты и восточной части Каркинитского залива (северо-западная часть Черного моря). В целом для современного рыбного населения оз. Донузлав характерно преобладание оседлых донных и придонных видов рыб, которые заселились в течение последних 20 лет.

Ключевые слова: оз. Донузлав, коса Беляус, Черное море, ихтиофауна, таксономический состав, все-ленцы

DOI: 10.31857/S0320965224050094, **EDN:** XQZUEC

ВВЕДЕНИЕ

Природные экосистемы прибрежных зон Мирового океана испытывают усиливающееся антропогенное воздействие на протяжении ряда десятилетий. Среди водоемов Крыма, наиболее подверженных антропогенным преобразованиям, выделяется оз. Донузлав – уникальный полузакрытый водоем в западной части полуострова. В 1961 г. в пересыпи, отделяющей озеро от Черного моря, был прорыт канал с фарватером, соединивший его с морем и приведший к серьезным гидрохимическим изменениям в акватории.

На сегодняшний день оз. Донузлав – это техногенный залив с соленостью, близкой к черноморской (17–18‰); в его верхней части наблюдается некоторое распреснение за счет стоков из подземных источников и верхнего каскада озер. Площадь озера >48 км², длина – 27 км, ширина от 1 км (в верхних и средних участках) до 5–6 км (в нижней части); у косы Беляус ширина увеличивается до 9 км. Глубина на большей части озера не превышает 4–5 м, однако на фарватере она может достигать 12–28 м (Болтачев, Зуев, 1999а, 1999б).

Процесс формирования современной биоты оз. Донузлав начался в 60-х годах прошлого

века. Ранее существовавшее гиперсоленое озеро (90–95‰), отделенное от моря узкой песчаной пересыпью шириной ~200 м, отличалось весьма обедненным в качественном и количественном отношении бентосом и планктоном. В ряде публикаций подробно освещены изменения, произошедшие в конфигурации пересыпи, связанные со строительством порта в озере (Болтачев, Зуев, 1999а, 1999б; Зуев, Болтачев, 1999; Еремеев, Болтачев, 2005).

Всестороннее использование ресурсов озера (морское фермерство, промысел черноморских креветок *Palaemon* spp., туризм) определяет необходимость мониторинговых исследований его биоты с целью оценки влияния антропогенной нагрузки. Особенно актуально проведение наблюдений в связи с усилением антропогенного воздействия на экосистему водоемов Азово-Черноморского бассейна и его прибрежных зон на протяжении последних десятилетий (Belogurova et al., 2020; Жукова и др., 2023).

Первые гидробиологические исследования в озере проведены в 1981 г. в рамках организации разработки подводного месторождения строительного песка (Калинина, 1983; Болтачев, Зуев,

Таблица 1. Географическое расположение мест сбора ихтиологического материала в оз. Донузлав и акватории косы Беляус

Район исследования	Координаты	
	с.ш.	в.д.
Оз. Донузлав		
У Аблямитского моста	45°26'35"	33°12'3"
200 м ниже Аблямитского моста	45°26'5"	33°9'37"
500 м ниже Аблямитского моста	45°24'54"	33°8'18"
У пос. Новоозерное	45°20'37"	33°3'38"
Район мидийной фермы у пос. Новоозерное	45°23'27"	33°6'46"
Район между пос. Медведево и пос. Новоозерное	45°23'8"	33°4'13"
У пос. Медведево	45°21'44"	33°0'59"
У пос. Мирный	45°19'53"	33°1'32"
У косы Беляус		
Ст. 1 (со стороны оз. Донузлав)	45°21'21"	32°55'60"
Ст. 2 (со стороны оз. Донузлав)	45°21'1"	32°56'53"
Ст. 3 (со стороны оз. Донузлав)	45°20'43"	32°57'33"
Ст. 1 (со стороны Черного моря)	45°20'11"	32°58'0"
Ст. 2 (со стороны Черного моря)	45°19'48"	32°58'53"

1999а, 1999б; Еремеев, Болтачев, 2005). Современному состоянию экосистемы оз. Донузлав посвящен ряд работ (Кочергин и др., 2017; Иванютин и др., 2019; Ревков и др., 2021; Рябушко и др., 2021). В то же время, его ихтиофауна исследована неполно — в таксономических списках, опубликованных в конце XX в., отмечается, что процесс формирования рыбного населения оз. Донузлав еще не завершен (Болтачев, Зуев, 1999а, 1999б). С учетом недостаточной изученности ихтиофауны данной акватории, антропогенной нагрузки на нее, а также в связи с обнаружением новых для Черного моря видов рыб за последние 30 лет, цель работы — выявить современное состояние ихтиофауны оз. Донузлав.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в ходе экспедиционных исследований на западном побережье Крымского п-ова (коса Беляус, оз. Донузлав). В озере пробы отбирали в теплый период 2008, 2009, 2011–2014 и 2017 гг. на восьми станциях, в акватории косы Беляус — в 2007 и 2017 гг. на пяти станциях (рис. 1, табл. 1).

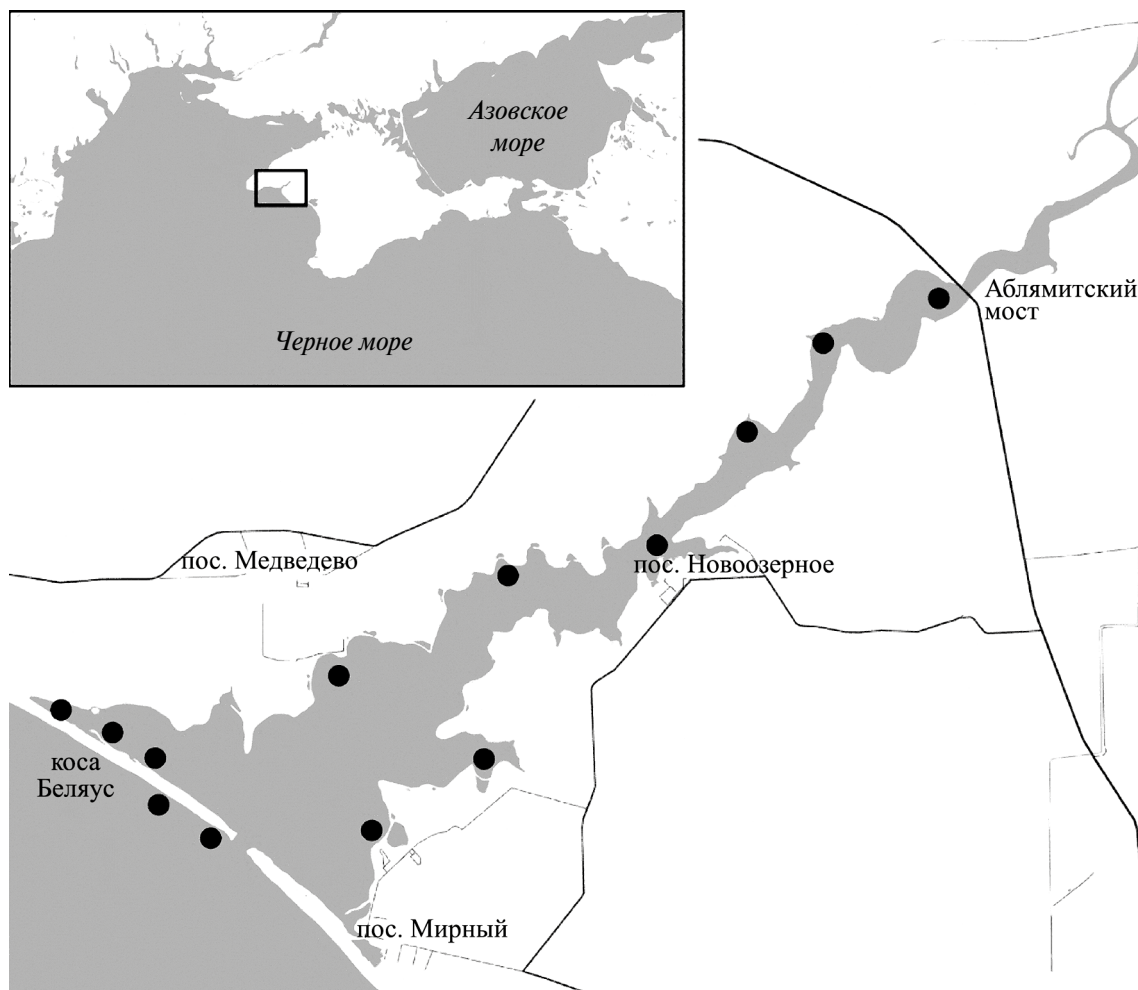


Рис. 1. Схема станций отбора проб в оз. Донузлав и акватории косы Беляус. ● — место отбора проб.

Применяли различные орудия лова: ручные сачки с диаметром ячеи 3–6 мм, жаберные сети с ячеей 12–14 мм и 18–20 мм, креветочные вентери с ячеей 6 мм. Также проводили подводные наблюдения с фиксацией на фототехнику в режиме апноэ (ныряние на задержке дыхания) согласно методике в работах (Гетьман, 2012; Тамойкин и др., 2021). Данные наблюдений использовали для качественного анализа состава ихтиофауны. Соленость воды, отобранной в точках обловов рыб, определяли аргентометрическим титрованием (Руководство..., 1993).

Полученный материал идентифицировали с помощью определителей (Световидов, 1964; Васильева, 2007). Систематика рыб приведена в соответствии с Eschmeyer's Catalog of Fishes (Fricke et al., 2023). Для анализа видового сходства использован индекс Серенсена–Чекановского (Песенко, 1982).

Соленость воды в местах отбора проб соответствовала черноморской и достигала ~17–18‰ за исключением акватории у Аблямитского моста (16.5‰) и мидийной фермы у пос. Новоозерное (12.5‰) из-за эпизодического поступления дренажных вод.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав ихтиофауны. За весь период исследований фауны оз. Донузлав после его соединения с Черным морем с 1981 по 1999 гг. (использованы сведения в работах (Калинина, 1983; Болтачев, Зуев, 1999а, 1999б)) с учетом собственных данных зарегистрировано 65 видов рыб (табл. 2).

Рыбы, отмеченные в озере, принадлежат 34 семействам. Среди них наибольшим количеством видов отличается сем. бычковых (Gobiidae) – 13 видов; сем. игловых (Syngnathidae) представлено 6 видами. По 5 видов рыб насчитывают семейства губановые (Labridae) и собачковые (Blennidae), семейство кефалевых (Mugilidae) – 4 вида. По 2 вида рыб включают семейства осетровые (Acipenseridae), лировые (Callionymidae) и тресковые (Gadidae). В остальных 26 семействах отмечено по одному виду.

По первым ихтиофаунистическим данным (Калинина, 1983), рыбное население оз. Донузлав после выравнивания солености представляли 39 видов из двух экологических групп – оседлые формы, жизненный цикл которых постоянно связан с озером (6 видов бычковых, 3 вида собачковых, 4 вида губановых, 3 вида игловых, а также глосса *Platichthys luscus*, атерина *Atherina boyeri* и колюшка *Gasterosteus aculeatus*), и мигрирующие в теплый период года в озеро на нагул или нерест (2 вида кефалевых, по одному виду скатовых и хвостоколовых, луфарь *Pomatomus saltatrix*,

морской ерш *Scorpaena porcus*, камбала-калкан *Scophthalmus maeoticus*, ставрида *Trachurus mediterraneus*, ошибень *Ophidion rochei*, черноморская сельдь *Alosa immaculata*, хамса *Engraulis encrasicolus*, налим *Gaidropsarus mediterraneus*, сарган *Belone belone*, речной угорь *Anguilla anguilla*, мерланг *Merlangius merlangus*, смарида *Spicara flexuosa*, песчанка *Gymnammodytes cicerelus* и морской язык *Peagus lascaris*.

В последующих исследованиях (Болтачев, Зуев, 1999а, 1999б) отмечено увеличение видового состава фауны рыб оз. Донузлав и прилегающей акватории косы Беляус (52 вида из 30 семейств). Авторы анализировали собственный материал, который собирали с использованием удочек, ихтиопланктонных сетей, а также уловы сетей местных рыбаков и подводных охотников. Ихтиофауна оз. Донузлав составляли две основные группы – мигранты и оседлые формы, причем на последних приходилось ~58% всей ихтиофауны, они? были представлены донными и придонными формами. По данным 1997 г., темп заселения озера мигрирующими рыбами снижался, что свидетельствовало о завершении процесса колонизации этими представителями ихтиофауны (Болтачев, Зуев, 1999а, 1999б).

В период наших исследований (данные 2007–2017 гг.) для оз. Донузлав и акватории косы Беляус отмечено 13 ранее не встречавшихся видов, из них 2 вида – златоглавый бычок *Gobius xantcephalus* и лысун Бата *Pomatoschistus bathi*, впервые зарегистрированные в Черном море в 2004 г. (Васильева, Богородский, 2004), обнаружены нами в оз. Донузлав в 2008 г. (Boltachev et al., 2009; Boltachev et al., 2016). Оба вида – представители типично средиземноморского фаунистического комплекса, и их распространение вдоль побережья Черного моря – результат перманентного процесса медитерранизации.

Еще 3 вида бычковых, не отмеченных ранее, являются понто-каспийскими эндемиками – это бычки песочник *Neogobius fluviatilis*, рыжик *Ponticola eurycephalus* и цуцик *Proterorhinus marmoratus*. В фаунистическом списке 1999 г. присутствует бычок Сирмана *Ponticola syrman*, однако, вероятно, здесь имела место неверная видовая идентификация. Вид *P. syrman* распространен лишь в опресненных акваториях и типичен для Азовского моря либо лиманов Болгарии, Румынии, Украины (Васильева, 2007). По-видимому, авторами обнаружена молодь бычка-песочника, присутствие которого подтверждено нашими исследованиями.

Бычок-рыжик – типичный представитель ихтиофауны западного побережья Крыма и предпочитает каменистые биотопы данной акватории, как и не обнаруженный ранее бычок-кругляш *Gobius cobitis*. Возможно, отсутствие этих видов в

Таблица 2. Таксономический состав ихтиофауны оз. Донузлав

Вид	Период исследования	
	1	2
Сем. Скатовые Rajidae		
Морская лисица <i>Raja clavata</i> L., 1758	+	—
Сем. Хвостоколовые Dasyatidae		
Морской кот <i>Dasyatis pastinaca</i> (L., 1758)	+	+
Сем. Осетровые Acipenseridae		
*Осетр русский <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt et Ratzeburg, 1833	+	+
*Севрюга <i>A. stellatus</i> Pallas, 1771	+	—
Сем. Угревые Anguillidae		
Речной угорь <i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758)	+	—
Сем. Анчоусовые Engraulidae		
Европейский анчоус <i>Engraulis encrasicolus</i> (L., 1758)	+	+
Сем. Сельдевые Clupeidae		
Черноморско-азовская проходная сельдь <i>Alosa immaculata</i> Bennett, 1835	+	+
Сем. Тресковые Gadidae		
Мерланг <i>Merlangius merlangus</i> (L., 1758)	+	—
Средиземноморский налим <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
Сем. Ошибневые Ophidiidae		
Ошибень <i>Ophidion rochei</i> Müller, 1845	+	+
Сем. Кефалевые Mugilidae		
Сингиль <i>Chelon auratus</i> (Risso, 1810)	+	+
Пиленгас <i>Planiliza haematocheilus</i> (Temminck & Schlegel, 1845)	+	+
Остронос <i>Chelon saliens</i> (Risso, 1810)	—	+
Лобан <i>Mugil cephalus</i> L., 1758	+	+
Сем. Атериновые Atherinidae		
Атерина <i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810	+	+
Сем. Саргановые Belonidae		
Сарган <i>Belone belone</i> (L., 1761)	+	+
Сем. Колюшковые Gasterosteidae		
Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> L., 1758	+	+
Сем. Игольчатые Syngnathidae		
*Морской конек <i>Hippocampus hippocampus</i> (L., 1758)	+	+
Морское шило <i>Nerophis ophidion</i> (L., 1758)	+	—
Пухлощекая игла <i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1827	+	+
Черноморская шиповатая игла-рыба <i>Syngnathus schmidtii</i> Popov, 1927	+	—
*Высокорылая игла-рыба <i>Syngnathus typhle</i> L., 1758	+	+
*Толсторылая игла-рыба <i>S. variegatus</i> Pallas, 1814	+	+
Сем. Скорпеновые Scorpaenidae		
Морской ерш <i>Scorpaena porcus</i> L., 1758	+	+
Сем. Луфаревые Pomatomidae		
Луфарь <i>Pomatomus saltatrix</i> (L., 1766)	+	+
Сем. Ставридовые Carangidae		
Ставрида средиземноморская <i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)	+	+
Сем. Спаровые Sparidae		
Ласкирь <i>Diplodus annularis</i> (L., 1758)	+	+
Сем. Спикаровые Centranchidae		
Спикара <i>Spicara flexuosa</i> Rafinesque, 1810	+	+
Сем. Горбылевые Sciaenidae		
Темный горбыль <i>Sciaena umbra</i> L., 1758	+	+
Сем. Султанковые Mullidae		
Султанка <i>Mullus barbatus</i> L., 1758	+	+
Сем. Окуневые Percidae		
Обыкновенный окунь <i>Perca fluviatilis</i> L., 1758	—	+
Сем. Губановые Labridae		
Рябчик <i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788)	+	+

Окончание таблицы 1.

Вид	Период исследования	
	1	2
Глазчатый губан <i>S. ocellatus</i> (Forsskål, 1775)	+	+
Перепелка <i>S. roissali</i> (Risso, 1810)	+	+
Рулена <i>S. tinca</i> (L., 1758)	+	+
Гребенчатый губан <i>Ctenolabrus rupestris</i> (L., 1758)	+	—
Сем. Песчанковые Ammodytidae		
Голая песчанка <i>Gymnammodytes cicerelus</i> (Rafinesque, 1810)	+	+
Сем. Драконовые Trachinidae		
Морской дракон <i>Trachinus draco</i> L., 1758	—	+
Сем. Звездочетовые Uranoscopidae		
Черноморский звездочет <i>Uranoscopus scaber</i> L., 1758	—	+
Сем. Собачковые Blenniidae		
Морская собачка-сфинкс <i>Aidablennius sphynx</i> (Valenciennes, 1836)	+	—
Обыкновенная морская собачка <i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814)	+	+
Длиннощупальцевая морская собачка <i>P. tentacularis</i> (Brünnich, 1768)	+	+
Морская собачка Звонимира <i>P. zvonimiri</i> (Kolombatović, 1892)	+	—
Морская собачка-павлин <i>Salaria pavo</i> (Risso, 1810)	+	+
Сем. Присосковые Gobiesocidae		
Толсторылая присоска <i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810	+	—
Сем. Лировые Callionymidae		
Бурая пескарка <i>Callionymus pusillus</i> Delaroche, 1809	+	+
Морская мышь <i>Callionymus risso</i> Lesueur, 1814	—	+
Сем. Бычковые Gobiidae		
Бычок-кругляш <i>Gobius cobitis</i> Pallas, 1814	—	+
Черный бычок <i>G. niger</i> L., 1758	+	+
Бычок-гравяник <i>G. ophiocephalus</i> Pallas, 1814	+	+
Златоглавый бычок <i>G. xanthocephalus</i> Heymer and Zander, 1992	—	+
Бычок-мартовик <i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814)	+	+
Бычок-песочник <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	—	+
Бычок-кругляк <i>N. melanostomus</i> (Pallas, 1814)	+	+
Бычок Сирмана <i>Ponticola syrman</i> (Nordmann, 1840)	+	—
Лысун Бата <i>Pomatoschistus bathi</i> Miller, 1982	—	+
Леопардовый лысун <i>P. marmoratus</i> (Risso, 1810)	+	+
Малый лысун <i>P. minutus</i> (Pallas, 1770)	+	—
Бычок-рыжик <i>Ponticola eurycephalus</i> (Kessler, 1874)	—	+
Бычок цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814)	—	+
Сем. Скумбриевые Scombridae		
Пелагида <i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)	+	—
Сем. Ромбовые Scophthalmidae		
Черноморский калкан <i>Scophthalmus maeoticus</i> (Pallas, 1814)	+	+
Сем. Ботусовые Bothidae		
Арноглосс Кесслера <i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt, 1915	—	+
Сем. Камбаловые Pleuronectidae		
Глосса <i>Platichthys luscus</i> (Pallas, 1814)	+	+
Сем. Солевые Soleidae		
Морской язык <i>Pegusa lascaris</i> (Risso, 1810)	+	+
Всего	52	53

Примечание. 1 — 1980-е—1990-е гг. (по данным: Калинина, 1983; Болтачев, Зуев, 1999б); 2 — 2007—2017 гг. (наши данные);
 *Охраняемые виды (Красная..., 2015, 2021); “+” — вид присутствует; “—” — вид отсутствует.

предыдущих уловах объясняется их более поздним распространением вдоль западного побережья Крыма в оз. Донузлав.

Для бычков песочника и цулика открытые акватории нехарактерны: устойчивые популяции этих видов сформированы в Ярылгачской бухте и восточной части Каркинитского залива Черного моря (северо-западный Крым), поэтому их появление в оз. Донузлав может объясняться несколькими причинами: либо они распространились из Каркинитского залива вдоль западного побережья Крыма и освоили новые для себя районы, либо проникли сюда через кутовую часть оз. Донузлав, подверженную распреснению, во время работы Северо-Крымского канала и являются представителями днепровского фаунистического комплекса. Таким образом, генезис популяций бычков цулика и песочника оз. Донузлав требует дальнейших исследований.

В кутовой части озера, подверженной распреснению, отмечена молодь обыкновенного окуня *Perca fluviatilis*. Очевидно, это не единственный представитель пресноводной фауны в водоеме, поскольку по сведениям, полученным от местных рыбаков, здесь встречаются и карповые рыбы, проникающие из верхнего каскада озер.

Таким образом, за 50-летний период исследований фауны рыб оз. Донузлав и акватории косы Беляус отмечено преобладание морских по происхождению видов, которые достигают 85–87% всего состава ихтиофауны. В настоящее время наблюдается увеличение доли солоноватоводных понто-каспийских эндемиков (9%) по сравнению с 1980–1990 гг. (6%).

Все новые для оз. Донузлав и акватории косы Беляус виды — оседлые придонные или донные рыбы, кроме остроноса *Chelon saliens*. Очевидно, процесс заселения озера мигрирующими видами в настоящее время завершен, а встреченные нам оседлые формы либо не обнаруживали ранее из-за особенностей используемых орудий лова, либо они вселились в течение последующих 10–20 лет.

Ихтиоцены оз. Донузлав. В оз. Донузлав сформировано несколько ихтиоценов: один из них — ихтиоцен зарослей морских трав, характерный для мелководных, закрытых от волнения участков с мягкими грунтами. Типичные обитатели такого ихтиоцена — преимущественно оседлые виды: бычковые рыбы (травяник *Gobius ophiocephalus*, черный бычок *G. niger*, песочник, цулик), морские иглы (пухляш *Syngnathus abaster* и длиннорылая *S. typhle*), морской конек *Hippocampus hippocampus* и губановые рыбы (глазчатый губан *Symphodus ocellatus*, перепелка *S. roissali*), а также атерина *Atherina boyeri*. В зарослях морских трав происходит нагул мигрирующих видов — молоди кефалевых рыб *Mugilidae*, ставриды *Trachurus mediterraneus*, луфаря *Pomatomus saltatrix*, саргана *Belone belone* и некоторых других.

Ихтиоцен илистых и илисто-песчаных грунтов оз. Донузлав формируют бычковые рыбы (лысуны леопардовый *Pomatoschistus marmoratus* и малый *P. minutus*) глосса *Platichthys luscus* и калкан *Scophthalmus maeoticus*, морской язык *Pegusa lascaris*, арноглосс Кесслера *Arnoglossus kessleri*, ошибень *O. rochei*, морские скаты лисица *Raja clavata* и кот *Dasyatis pastinaca*, голая песчанка *Gymnamodytes cicereus*, морские мыши *Callionymidae* и другие виды рыб.

Ихтиоцены твердых грунтов (камней, поросших макрофитами) в оз. Донузлав формируют виды, преимущественно оседлые и гнездящиеся: собачковые *Blenniidae*, присосковые *Gobiesocidae*, губановые *Labridae*, а также некоторые бычковые — кругляк *Neogobius melanostomus*, бычок-рыжик *Ponticola eurycephalus* и мартовик *Mesogobius batrachocephalus*.

В пределах черноморского побережья Крымского п-ова ихтиофауна оз. Донузлав не выделяется высоким таксономическим богатством по сравнению, например, с юго-западным Крымом (Abliazov et al., 2021). Однако существуют акватории, которые характеризуются сходными с оз. Донузлав биотопическими характеристиками — это Ярылгачская бухта Каркинитского залива, расположенная в его западной глубоководной части, и географически близкая к оз. Донузлав, а также восточная мелководная часть Каркинитского залива. Проведен анализ видового сходства ихтиофауны для трех акваторий с применением индекса Серенсена–Чекановского. Для сравнения использованы собственные данные из уловов креветочных вентерей.

Всего для трех районов зарегистрировано 55 видов рыб, из них 29 — общие (~53% всех видов). Это пелагические мигранты (анчоусовые *Engraulidae*, кефалевые и саргановые), а также игловые, губановые, собачковые и бычковые, формирующие основу ихтиоценов зарослей морских трав и мягких грунтов. Значения коэффициентов видового сходства для трех акваторий высоки: наибольший показатель зафиксирован для пары “оз. Донузлав–Ярылгачская бухта” (0.82), здесь выявлено 35 общих видов из 45, обнаруженных в обеих акваториях. Для оз. Донузлав и восточной части Каркинитского залива отмечен 31 общий вид из 53 (индекс сходства 0.72).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ихтиофауна оз. Донузлав не выделяется высоким таксономическим богатством в сравнении с другими акваториями прибрежной зоны Крымского полуострова. Однако озеро играет важную роль в качестве нагульного участка для молоди промысловых видов рыб (камбала-калкан, кефаль). Учитывая интенсивную антропогенную на-

грузку на данный район (промысел травяной креветки, добыча песка и аквакультура), необходимо обратить особое внимание на сохранность благоприятных мест для нагула молоди рыб. Изменения, выявленные в составе ихтиофауны оз. Донузлав за 20-летний период, коснулись, главным образом, увеличения доли оседлых видов рыб за счет вселения некоторых видов бычков преимущественно средиземноморского фаунистического комплекса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института биологии южных морей «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ 124022400148-4), а также Научно-исследовательского центра солоноватоводной и пресноводной гидробиологии — филиала ФИЦ ИнБЮМ «Оценка и развитие рыбохозяйственного потенциала перспективных районов Северного Причерноморья» и «Изучение особенностей структуры и динамики пресноводных экосистем Северного Причерноморья (№ 123101900019-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтачев А.Р., Зуев Г.В. 1999а. Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования лимана Донузлав в западном Крыму // Рибне господарство України. № 1. С. 57.
- Болтачев А.Р., Зуев Г.В. 1999б. Состав и экологическая структура ихтиофауны лимана Донузлав (северо-западный Крым) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 57.
- Васильева Е.Д. 2007. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО.
- Васильева Е.Д., Богородский С.В. 2004. Два новых вида бычков (Gobiidae) в ихтиофауне Черного моря // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 5. С. 599.
- Гетьман Т.П. 2012. Особенности распространения и распределения темного горбыля *Sciaena umbra* в прибрежной акватории Крыма (Черное море) // Биоразнообразие и устойчивое развитие: Матер. II Междунар. конф. (Симферополь, 12–16 сентября 2012 г.), Симферополь. С. 163.
- Еремеев В.Н., Болтачев А.Р. 2005. Потенциальные перспективы Донузлава в качестве центра сохранения биоразнообразия, марикультуры, рекреации и экотуризма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. НАН Украины. МГИ, ИГН, ОФ ИнБЮМ. Севастополь. Вып. 13. С. 151.
- Жукова С.В., Мирзоян А.В., Шишкин В.М. и др. 2023. Возможные сценарии формирования материкового стока и солености вод Азовского моря с учетом современных и перспективных тенденций изменения климата // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 6. № 4. С. 7.
https://doi.org/10.47921/2619-1024_2023_6_4_7.
- Зуев Г.В., Болтачев А.Р. 1999. Влияние подводной добычи песка на экосистему лимана Донузлав // Экология моря. Т. 48. С. 5.
- Иванютин Н.М. 2019. Современное экологическое состояние озера Донузлав // Вода и экология: проблемы и решения. № 3(79). С. 47.
<https://doi.org/10.23968/2305-3488.2019.24.3.47-58>
- Калинина Э.М. 1983. Ихтиофауна озера Донузлав // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма: Тез. докл. науч.-практ. конф. Севастополь. С. 155.
- Кочергин А.Т., Загайный Н.А., Крискевич Л.В. 2017. Изменчивость гидрометеорологических характеристик озера Донузлав (п-ов Крым) в 2016 г. // Тр. ВНИРО. Т. 166. С. 151.
- Красная книга Республики Крым. Животные. 2015. Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ».
- Красная книга Российской Федерации. 2021. М.: ФГБУ ВНИИ Экология.
- Малин М., Малина И., Хай Ч. и др. 2023. Структура рыбного населения дельты р. Меконг — возможный показатель проникновения морских вод вглубь континента // Биология внутренних вод. № 2. С. 252.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223020171>
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Ревкова Т.Н. и др. 2021. Донная фауна озера Донузлав (Черное море) в условиях промышленной добычи песка // Экосистемы. № 27. С. 5.
<https://doi.org/10.37279/2414-4738-2021-27-5-22>
- Руководство по химическому анализу морских вод. РД 52.10.243-92. 1993. СПб.: Гидрометеиздат.
- Рябушко В.И., Щуров С.В., Ковригина Н.П., Попов М.А. 2021. Гидролого-гидрохимические и гидробиологические исследования озера Донузлав (Западный Крым, Черное море) по результатам экспедиций 2018 года // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. № 2. С. 80.
<https://doi.org/10.22449/2413-5577-2021-2-80-93>
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука.
- Тамойкин И.Ю., Кулешова О.Н., Кулешов В.С. 2021. Новые сведения о темном горбыле *Sciaena umbra* (Sciaenidae) у черноморских берегов Крыма по результатам подводных наблюдений в режиме апноэ // Биология внутр. вод. № 2. С. 191.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221020169>
- Abliazov E.R., Boltachev A.R., Karpova E.P. et al. 2021. Ichthyofauna of the Black Sea coastal zone in the

- Laspi Bay area (Crimea) // Mar. Biol. J. V. 6. № 2. P. 3. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.2.01>
- Belogurova R.E., Karpova E.P., Ablyazov E.R. 2020. Long-term changes in the fish fauna of the Karkinitzky Gulf of the Black Sea // Rus J. Mar. Biol. V. 46. № 6. P. 452. <https://doi.org/10.1134/S1063074020060036>
- Boltachev A.R., Karpova E.P., Danilyuk O.N. 2009. Findings of new and rare fish species in the coastal zone of the Crimea (the Black Sea) // J. Ichthyol. V. 49. № 4. P. 277. <https://doi.org/10.1134/S0032945209040018>
- Boltachev A., Karpova E., Vdodovich I. 2016. Distribution, biological and ecological characteristics of alien species *Pomatoschistus bathi* Miller, 1982 (Gobiidae) in the Black Sea // Turkish J. Fish and Aquat. Sci. V. 16. № 1. P. 113. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v16_1_12
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. Electronic version accessed 13.07. 2023. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).

Modern State of Ichthyofauna of Lake Donuzlav (Western Crimea, Black Sea)

R. E. Belogurova^{a, b}, E. R. Ablyazov^{a, *}, and E. P. Karpova^{a, b}

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

^b Research Center for Freshwater and Brackish Water Hydrobiology, Branch of the Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Kherson, Russia

*e-mail: e_ablyazov@mail.ru

Lake Donuzlav is a manmade water body, the ecosystem of which began to form since the 1960s. In this study, the current state of the fish population of Lake Donuzlav is assessed, taking into account the active fishing pressure on the lake and insufficient study of the biology and ecology of particular groups of aquatic organisms. Based on the literature and original data, the modern composition of the ichthyofauna was revealed, which includes 65 species of fish of 34 families, among which the family Gobiidae is dominated in terms of the number of species (13). Thirteen fish species previously unfound in the lake were recorded; these are mainly Ponto-Caspian endemics (monkey goby *Neogobius fluviatilis*, mushroom goby *Ponticola eurycephalus*, and tubenose goby *Proterorhinus marmoratus*). The ichthyofauna in Lake Donuzlav is similar in taxonomic composition to that of Yarylgach Bay and the eastern part of the Karkinit Bay (northwestern Black Sea). In general, the current fish population of Lake Donuzlav is characterized by the predominance of sedentary demersal fish species, which have settled over the last 20 years.

Keywords: Lake Donuzlav, Belyaus Spit, Black Sea, ichthyofauna, taxonomic composition, alien species

УДК 582.26

ЭКОФИЗИОЛОГИЯ ЭКСТРЕМОФИЛЬНОЙ ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ *Nitzschia cf. thermaloides* ИЗ ГРЯЗЕВЫХ ВУЛКАНОВ КРЫМА

© 2024 г. О. И. Давидович^а, Н. А. Давидович^{а, *}, Ю. А. Подунай^а, Н. А. Мартыненко^б

^аКарадагская научная станция им. Т.И. Вяземского — природный заповедник Российской академии наук, филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, г. Феодосия, пос. Курортное, Россия

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

*e-mail: nickolaid@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.09.2023 г.

После доработки 06.10.2023 г.

Принята к публикации 11.10.2023 г.

В лужах и озерах, которые формируются в местах функционирования грязевых вулканов в районе Булганакского сопочного поля (восточный Крым), можно обнаружить в массовом количестве диатомовую водоросль *Nitzschia cf. thermaloides*. Условия среды в таких водоемах экстремальны, прежде всего, это относится к солености (от 18 до $\geq 70\text{‰}$), а также крайне высоким уровням инсоляции и жесткого ультрафиолетового излучения. В лабораторных условиях изучены темпы деления и интенсивность полового воспроизведения *N. cf. thermaloides* при разных уровнях солености и освещенности. Определены пределы галотолерантности и оптимумы солености и освещенности для роста и полового воспроизведения водоросли, которая могла размножаться вегетативно в среде с соленостью от 0 до 220‰. Процесс полового воспроизведения происходил в более узком диапазоне от 6 до 54‰. Оптимальной как для вегетативного размножения, так и для полового воспроизведения *N. cf. thermaloides* была соленость 22–25‰, освещенность — порядка 1.5 клк.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, грязевые вулканы, вегетативное размножение, половое воспроизведение, галотолерантность, освещенность, экстремофилы

DOI: 10.31857/S0320965224050109, **EDN:** XQZBDS

ВВЕДЕНИЕ

Условия существования микроводорослей из луж и озер, которые формируются в местах функционирования грязевых вулканов, можно отнести к экстремальным: высокая инсоляция, включая жесткий ультрафиолет, высокая температура в летний период и низкая зимой, повышенная соленость, доходящая до уровня гиперсоленых водоемов. В этих условиях отдельные виды диатомовых, в частности, *Nitzschia cf. thermaloides* Hustedt 1955, развиваются массово (Ryabushko, Bondarenko, 2020). Более того, удалось установить, что популяции этого вида стабильны, существуют на протяжении длительного времени, проходя все фазы жизненного цикла, способны возобновляться в поколениях (Davidovich et al., 2023).

Цель настоящей работы — оценить пределы галотолерантности и выявить оптимумы солености и освещенности для роста и воспроизведения экстремофильной диатомеи *Nitzschia cf. thermaloides*.

Указанные эколого-физиологические характеристики первостепенны для понимания пределов экологической пластичности изучаемых видов диатомовых, их эффективного культивирования, выбора объектов, отличающихся высокими адаптационными возможностями, поиска продуцентов нетривиальных метаболитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Из проб, отобранных 15 октября 2020 г. в р-не Булганакского сопочного поля (грязевые вулканы Андрусова, Павлова и Центральное озеро), были выделены и введены в лабораторную культуру клоны диатомовой водоросли, идентифицированной нами как *Nitzschia cf. thermaloides* Hustedt 1955 (рис. 1).

Клоны выделяли микропипеточным способом и содержали в модифицированной среде ESAW в стеклянных колбах объемом 100 мл (Andersen et al., 2005; Полякова и др., 2018). Соленость, соответствующую той, при которой клетки были об-

Сокращения: дел — делений, клк — килолюкс (освещенность).

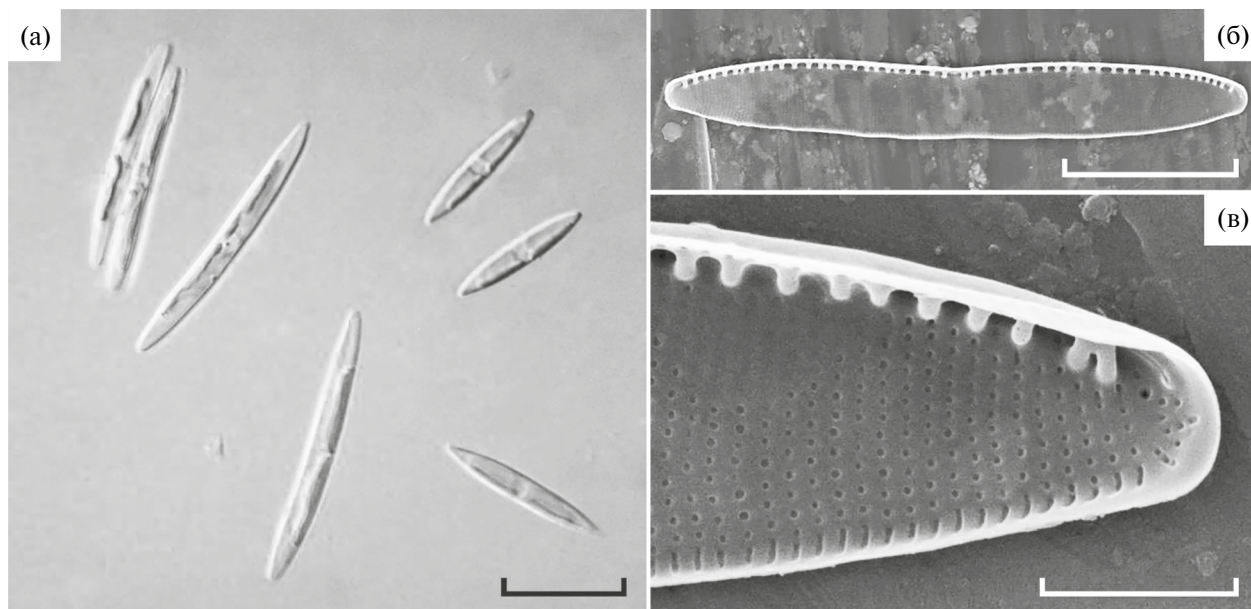


Рис. 1. Диатомовая водоросль *Nitzschia* cf. *thermaloides* Hustedt: а – родительские и первые постинициальные клетки новой генерации, световая микроскопия, дифференциально-интерференционный контраст; б, в – створка и фрагмент створки с внутренней стороны, СЭМ. Масштаб: а – 20 мкм, б – 10 мкм, в – 2 мкм.

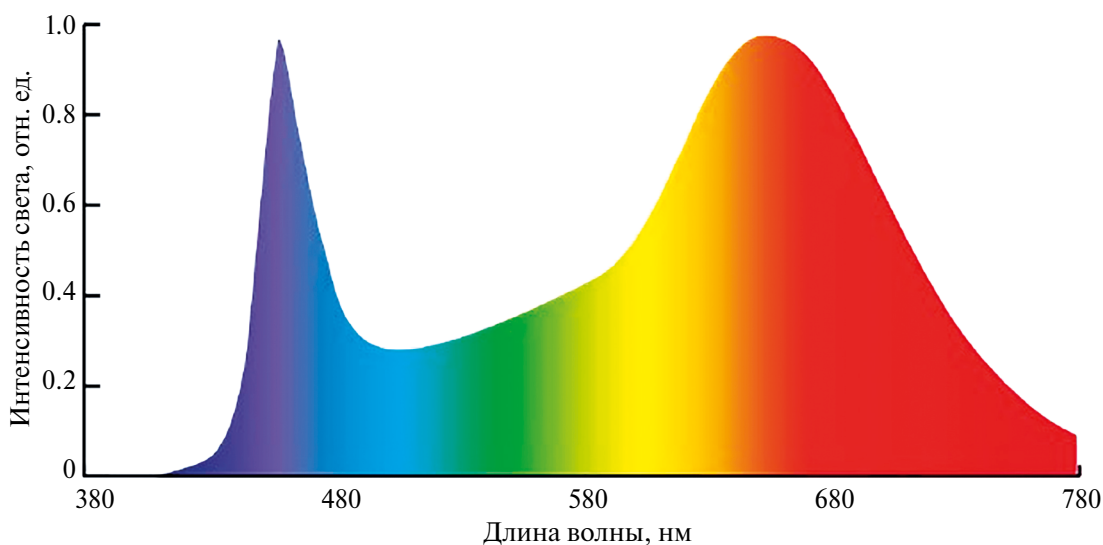


Рис. 2. Спектр излучения светильников ЭРА LLED-05-T5-FITO-14W-W (Китай), <http://era74.ru/catalog/goods/svetilnik-era-lled-05-t5-fito-14w-w/#prettyPhoto>.

наружены в пробах, создавали путем разбавления исходной среды (36‰) дистиллированной водой или добавляя к ней хлорид натрия. Соленость измеряли рефрактометром RHS-10ATC (Китай). В экспериментах с освещенностью использовали светильник светодиодный для растений ЭРА LLED-05-T5-FITO-14W-W (Китай), в спектре излучения которого доминируют синий и оранжево-красный цвета (рис. 2). Освещенность измеряли люксметром Ю-117 (Россия). Уровень освещенности создавали за счет удаления от источника света.

В качестве посевного материала использовали культуры в экспоненциальной фазе роста. До экспериментов культуры содержали в боксе при температуре $20 \pm 2^\circ\text{C}$ и естественном освещении со стороны северного окна. Эксперименты по влиянию солености среды проводили при той же температуре и при пасмурной погоде в конце января–начале февраля. В опытах по влиянию солености среды на вегетативный рост участвовали три клон. Средняя длина вегетативных клеток на начало экспериментов в клонах 0.1020-ОА, 0.1020-ОЕ и 0.1020-ОГ была 26.5, 20.0 и 44.0 мкм

соответственно. Проведено два эксперимента. В первом эксперименте осуществляли резкий переход из солености 20‰, при которой культуры содержали до эксперимента, в среду с соленостью 0, 10, 18, 30, 48, 68, 96 и 110‰; во втором — клоны в течение 10 сут адаптировали к соленостям 0, 10, 18, 30, 48 и 68‰, затем засеивали в чашки Петри в соответствующие солености и дополнительно из сред с соленостью 68 в 96 и 110‰. После второго эксперимента чашки Петри с клоновыми культурами с соленостью среды 110‰ наблюдали еще на протяжении 45 сут, при этом из-за испарения воды соленость в чашках плавно повышалась.

В эксперименте по изучению влияния солености на половое воспроизведение *N. cf. thermaloides* использовали две активные в репродуктивном отношении пары клонов (0.1020-ОА + 0.1020-ОН) и (0.1216-ОА(F1) + 0.1020-ОЕ), содержащиеся при 20‰. В чашки Петри (диаметр 5 см) заливали среду состава ESAW с разной соленостью: 0, 4, 6, 8, 10, 16, 18, 20, 24, 30, 36, 48, 54, 60‰. Затем в каждую чашку добавляли небольшое количество (по 1.0 мкл) смешанного посева сексуально совместимых клонов. Результаты полового воспроизведения оценивали на 3-и и 4-е сут после скрещивания. На пятнадцати полях зрения подсчитывали количество вегетативных и генеративных клеток. К генеративным клеткам относили гаметы, зиготы, ауксоспоры и формирующиеся инициальные клетки. Относительное количество клеток, вступивших в половой процесс, определяли как отношение числа генеративных клеток к общему числу клеток.

В эксперименте по влиянию освещенности на вегетативное деление клеток участвовало три клон-на 0.1020-ОА, 0.1020-ОЕ и 0.1020-ОН со средней длиной клеток 20.0, 26.5 и 57.0 мкм соответственно. В эксперименте по влиянию освещенности на половое воспроизведение задействовали те же две пары клонов, что и в экспериментах по солености. В обоих экспериментах соленость среды была 30‰. Задавали следующую градицию освещенности: 655, 1050, 1500, 2000, 2950 и 4750 люкс. Клетки подсчитывали на 3-и и 4-е сут, когда в чашках происходил процесс ауксоспорообразования.

Действие солености на вегетативное размножение водоросли оценивали по темпу деления клеток (скорости удвоения численности). Для этого под микроскопом подсчитывали количество клеток на пятнадцати полях зрения на 3, 4 и 5-е сутки от момента посева. Затем определяли удельную скорость роста (r , сут⁻¹), исходя из уравнения экспоненциального роста численности:

$$N_t = N_0 \exp(r \Delta t), \quad (1)$$

где N_t и N_0 — средняя численность клеток в поле зрения в момент времени t и начальный момент времени t_0 , Δt — промежуток времени между t и t_0 . Значения коэффициента r вычисляли по методу

наименьших квадратов, с помощью программы Microsoft Excel. Для перехода к темпу деления (K , делений $\times$ сут⁻¹) полученные значения r делили на $\ln 2$ (Wood et al., 2005).

Значения солености, оптимальные для полового воспроизведения, определяли по положению максимума показательно-степенной функции (Зайцев, 1984), которую применили для аппроксимации данных:

$$A = a F^b \exp(c F), \quad (2)$$

где A — относительное количество клеток, вступивших в половой процесс (частота ауксоспорообразования), F — действующий фактор (соленость, ‰). Значения коэффициентов a , b и c подбирали таким образом, чтобы обеспечить минимальную дисперсию точек по отношению к аппроксимирующей кривой. Положение максимума для этого уравнения находили как

$$F_{\text{opt}} = -b/c. \quad (3)$$

Это же уравнение использовали для описания зависимости частоты ауксоспорообразования от освещенности.

Для аппроксимации зависимости темпа вегетативного деления клеток от освещенности использовали уравнение (Финенко, Ланская, 1971):

$$K = K_m (1 - \exp(-\lambda I)), \quad (4)$$

где K — темп деления (делений $\times$ сут⁻¹), K_m — максимальный темп деления (асимптотическое приближение), I — освещенность, измеренная в килोलюксах (клк) при помощи люксметра Ю-117 (Россия). Значение коэффициента крутизны кривой λ вычисляли по экспериментальным данным из соотношения

$$\lambda = \Sigma \ln(1 - K/K_m) / \Sigma I, \quad (5)$$

где ΣI — сумма значений освещенности, при которых определяли темпы деления.

Оптимальную для вегетативного роста освещенность находили по так называемой величине светового насыщения (I_k) — значению абсциссы точки пересечения прямой, построенной для начального участка кривой, и горизонтальной асимптотической прямой для максимального темпа деления.

Подсчет и измерение клеток осуществляли при помощи инвертированных микроскопов Nib-100 (Китай) и Альгами ИНВЕРТ 3 (Россия—Китай) при непосредственном наблюдении, а также по фотографиям, полученным с помощью цифровой камеры Moticam 1080 (Китай).

Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) клетки диатомовых водорослей очищали от органического материала кипячением в 35%-ной перекиси водорода (H₂O₂) на песчаной бане в течение 3 ч (2 сут подряд), с последующим центрифугированием и промывкой клеточной

суспензии дистиллированной водой, повторяя операцию семь–восемь раз. Несколько капель полученной суспензии помещали на алюминиевые столбики, высушивали на воздухе и покрывали золотом. Электронные микрофотографии были получены на сканирующем электронном микроскопе Hitachi SU8020.

Выделение тотальной ДНК из имеющихся штаммов, амплификация региона *rbcL* хпДНК и последующее его секвенирование проводили по описанию в работе (Полякова и др., 2022). Для сборки и редактирования полученных последовательностей использовали программу MegaX (Kumar et al., 2018). Последовательности гена *rbcL* у исследованных нами штаммов депонировали в базу данных нуклеотидных последовательностей NCBI¹ под номерами OR619434, OR619435. Для филогенетического анализа в массив данных были включены 83 последовательности гена *rbcL* хпДНК различных видов рода *Nitzschia* из этой же базы. Последовательности двух представителей рода *Ardissonea* De Notaris были выбраны в качестве внешней группы. После финального редактирования и выравнивания алгоритмом ClustalW со стандартными параметрами общий массив данных содержал 87 последовательностей по 948 пн каждая. Для имеющегося набора данных была определена модель нуклеотидных замен (GTR + G + I), и на ее основе проведен филогенетический анализ методом максимального правдоподобия (ML) с использованием 1000 бутстреп-повторов. Изображение филогенетического дерева редактировали в программе Adobe Photoshop CC (19.0).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованная нами водоросль морфологически близка к *Nitzschia thermaloides*, однако отличается от нее существенно большим количеством трансапикальных штрихов в 10 мкм: 41–46 по нашим измерениям против ~40 по (Hustedt, 1955) и 30–36 по (Witkowski et al., 2000). Плотность расположения фибул у этих видов совпадает, 14–20 по нашим данным и 16(17)–20 по указанным литературным данным. В сопоставимые диапазоны укладываются у них длина и ширина клеток. В работе (Heudre et al., 2020) приведены фотографии и описание *N. thermaloides* с количеством штрихов 35–50, фибул 15–20 в 10 мкм. Наиболее отличительная черта этого вида – наличие псевдоконопума, который в наших образцах отсутствует.

К сожалению, молекулярные данные для *N. thermaloides* в доступных базах данных не представлены. На филогенетическом дереве, построенном на основании изменчивости фрагмента гена *rbcL* хпДНК, исследованные клоны 0.1020-OE и 0.1020-OG находились в одной кладе с *Nitzschia anatoliensis* Górecka, Gastineau & Solak

и одним из изолятов *Nitzschia draveillensis* Coste & Ricard (WT7) со средними значениями бутстреп поддержек (рис. 3). Другие штаммы *N. draveillensis*

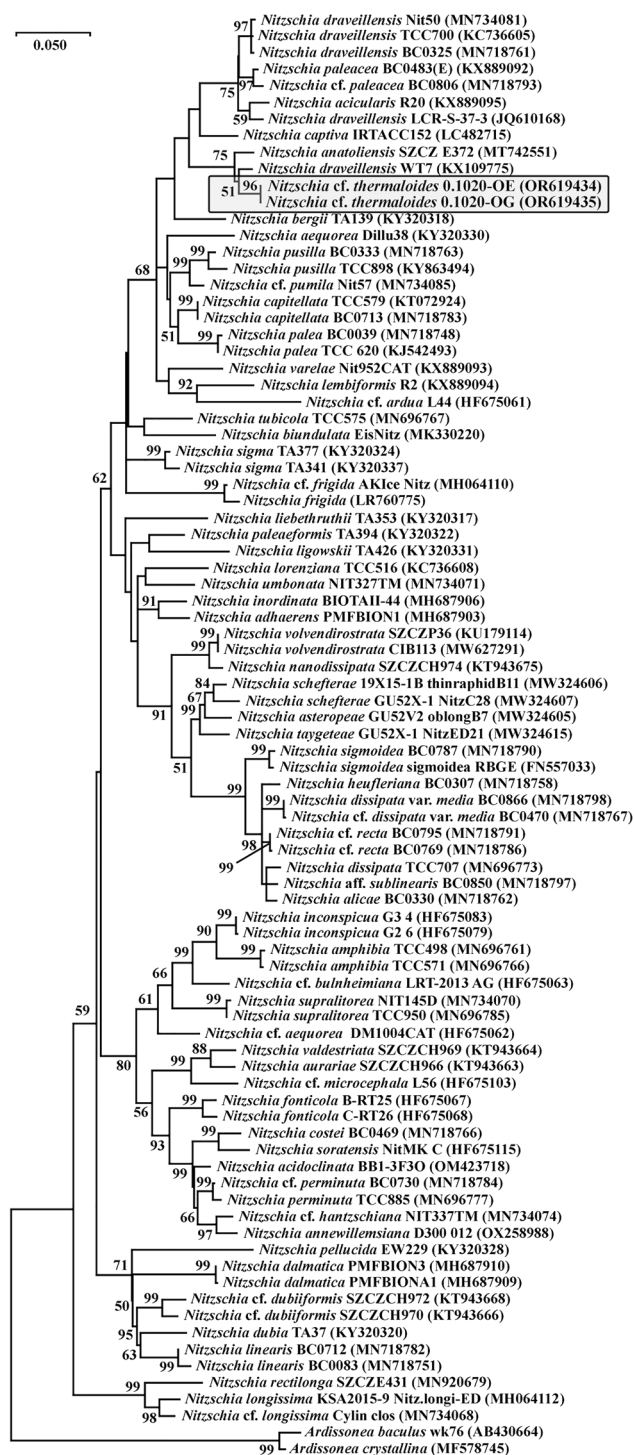


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное методом максимального правдоподобия на основании сравнения 85 нуклеотидных последовательностей гена *rbcL* хлоропластной ДНК различных видов рода *Nitzschia*. Значения бутстрепа показаны возле узлов, поддержанных на >50%. В обозначениях ветвей дерева указаны видовые названия, названия штаммов и номера Генбанка (в скобках).

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

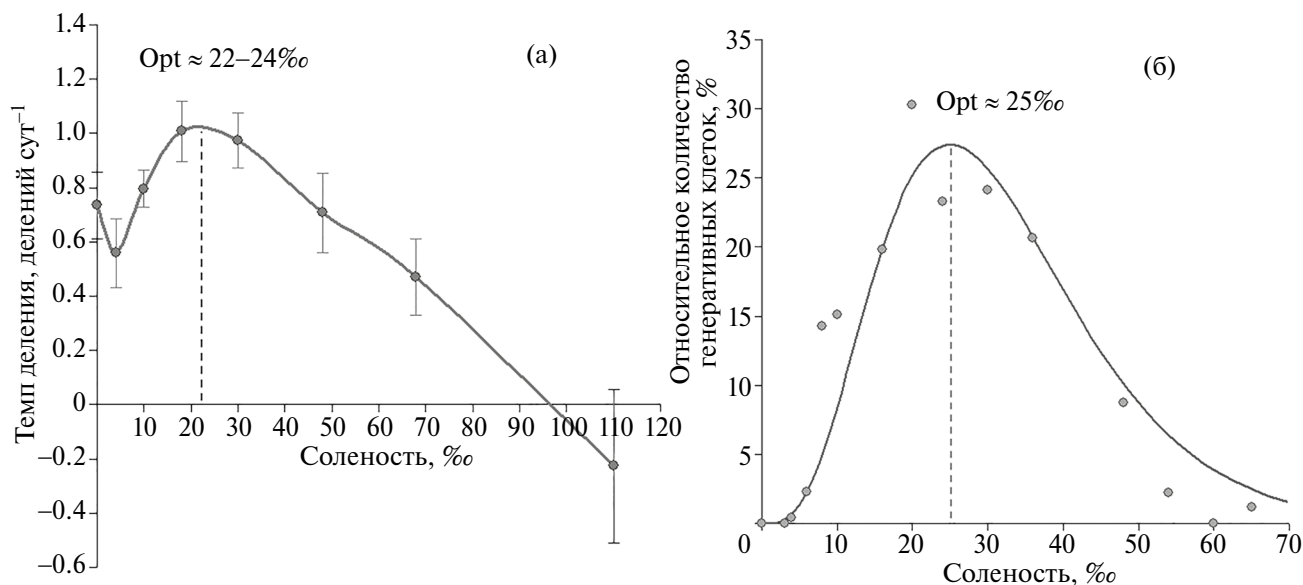


Рис. 4. Темп вегетативного деления *Nitzschia cf. thermaloides*, помещенной в среду с разной соленостью без предварительной акклимации (а) и частота ее полового воспроизведения при разной солености среды (б).

не кластеризовались с этой группой и были в других различных кладах.

Клоны диатомовой водоросли *Nitzschia cf. thermaloides* продемонстрировали широкую толерантность к изменению солености. Все три клона, участвовавшие в остром эксперименте, интенсивно делились в среде Dm, предназначенной для пресноводных видов, при этом сохраняли жизнеспособность в гиперсоленой воде (рис. 4а). В отсутствие акклимации диапазон толерантности в отношении вегетативного роста достигал ~90‰. Оптимальный уровень солености при этом был ~22–24‰.

Во втором эксперименте за клоновыми культурами в чашках Петри с соленостью среды 110‰ наблюдали на протяжении 45 сут. Через неплотно прилегающие крышки в чашках происходило испарение воды с постепенным повышением солености. При достижении 178‰ стали попадаться погибающие единичные клетки с разрушенными хлоропластами. Вегетативное деление клеток продолжалось при повышении солености вплоть до 200‰. У большинства клеток при солености 220‰ происходило разрушение хлоропластов с последующей гибелью клеток. В клоне 0.1020-ОЕ, имеющем наименьшие по сравнению с другими размеры клеток, присутствовали живые, но неделящиеся клетки, которые располагались в скоплениях на дне чашки.

Диапазон солености, благоприятный для полового воспроизведения, оказался значительно уже — 6–54‰. Оптимальная для полового воспроизведения соленость была ~25‰ (рис. 4б).

По отношению к свету *N. cf. thermaloides* продемонстрировала типичную для диатомовых зависимость темпа деления от освещенности

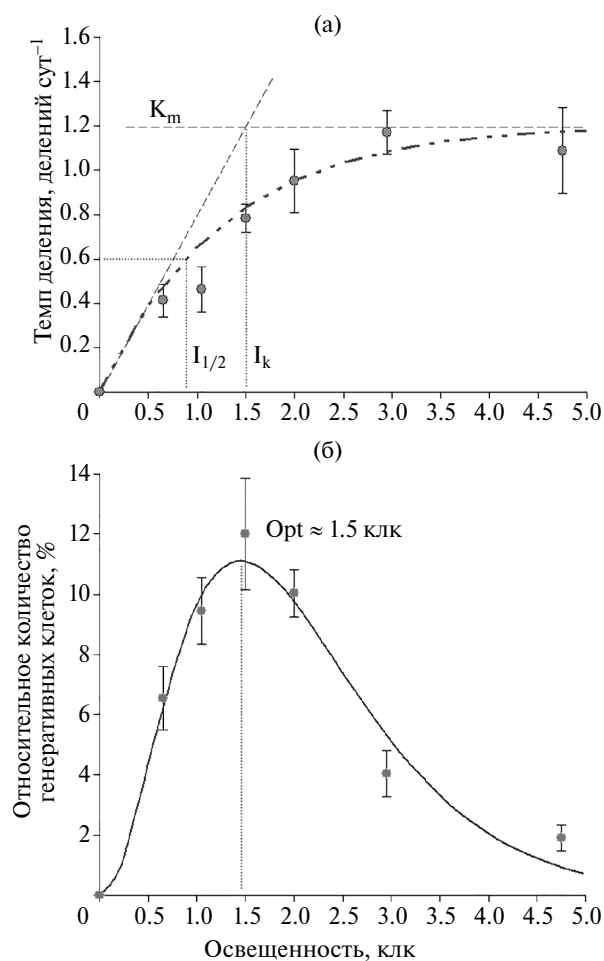


Рис. 5. Зависимость темпа деления клеток (а) и частоты полового воспроизведения (б) *Nitzschia cf. thermaloides* от освещенности. $I_{1/2}$ — константа полунасыщения, I_k — константа светового насыщения, K_m — максимальный темп деления. Даны средние значения и их ошибки.

(рис. 5а). Максимальный темп деления в экспериментах не превышал $1.2 \text{ дел} \times \text{сут}^{-1}$. Половина от максимального темпа деления достигалась при освещенности $\sim 0.8 \text{ клк}$, константа светового насыщения была $\sim 1.5 \text{ клк}$. Значение оптимума освещенности для полового воспроизведения (1.5 клк) совпадало с константой светового насыщения темпов деления (рис. 5б).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Nitzschia cf. thermaloides населяет экологическую нишу, отличающуюся экстремальными условиями обитания: высокая температура летом и низкая в зимние месяцы, высокий уровень инсоляции, включая ультрафиолетовую составляющую, изменяющаяся соленость — от 17–18‰ (возможно, и меньше после дождей) вплоть до такой, при которой наблюдается осаждение солей. Казалось бы, эколого-физиологические характеристики водоросли, обитающей в столь необычных условиях, также должны быть неординарными. Результаты экспериментов показывают, что это утверждение касается только диапазонов толерантности в отношении рассмотренных факторов.

Nitzschia cf. thermaloides имеет широкий диапазон толерантности по отношению к солености, причем, как это обычно и бывает у диатомовых, вегетативное деление клеток может осуществляться в более широком диапазоне соленостей по сравнению с половой репродукцией. Это означает, что вегетативно размножающаяся популяция может находиться в условиях более “жестких”, чем требуется для прохождения полного жизненного цикла. Оптимальной и для вегетативного размножения, и для полового воспроизведения *N. cf. thermaloides* была соленость 22–25‰, что сравнимо или немного меньше оптимумов солености, установленных для ряда черноморских видов диатомовых (Davidovich, Davidovich, 2020; Davidovich et al., 2022).

В отношении интенсивности света следует отметить, что уже при освещенности 4–5 клк ауксоспорообразование почти прекращалось. Хотя в летние месяцы на поверхности водоемов в местах отбора проб освещенность могла достигать 100 клк, выявлена вполне сбалансированная размерно-возрастная структура природной популяции (Davidovich et al., 2023), которая могла сформироваться только в случае успешной ауксоспоруляции.

Оптимумы освещенности для вегетативного роста и полового воспроизведения у *N. cf. thermaloides* совпадали и были на уровне 1.5 клк. Для сравнения, световое насыщение темпов деления у некоторых исследованных видов планктон-

ных диатомовых находилось в пределах 4–8 клк (Финенко, Ланская, 1971). Невысокая величина константы светового насыщения и относительно небольшой максимальный темп деления ($1.2 \text{ дел} \times \text{сут}^{-1}$) могут свидетельствовать о стратегии *N. cf. thermaloides* “противостоять” избыточному потоку солнечной энергии, и, судя по тому, что эта водоросль постоянно присутствует в водоемах грязевых вулканов, у нее выработаны необходимые для этого физиолого-биохимические механизмы, не выясненные на данном этапе исследований.

Отметим, что обстоятельные эколого-физиологические характеристики диатомовых, с которыми выявлено наибольшее генетическое сходство изучаемого нами вида, отсутствуют. Однако известно, что *N. anatoliensis* населяет экстремальный биотоп — сильнощелочное оз. Ван в Восточной Турции (Solak et al., 2021). Вид *N. anatoliensis* считается криптическим, очень похожим по морфологии на *N. aurariae* Cholnoky, но различие этих видов становится очевидным, если принять во внимание молекулярные филогенетические отношения.

Говоря о распространении *N. cf. thermaloides*, следует отметить, что нами обнаружена морфологически сходная с нею диатомея в пробах, взятых из грязевого вулкана Плевака на Таманском п-ове, однако для подтверждения конспецифичности крымской и таманской популяций требуются дополнительные исследования. Вместе с тем, диатомеи, похожие на *N. thermaloides*, представлены не во всех водоемах, образованных грязевыми вулканами, например, в сообществе диатомовых Дагинского грязевого вулкана на о. Сахалин *N. thermaloides* не обнаружена (Цой, Емельянова, 2021). По мнению некоторых авторов (Nikulina, Kociolk, 2011), *N. thermaloides* — истинный термофил, типична для горячих источников, где может встречаться в массовом количестве.

Выявлено высокое сходство (по результатам blastn анализа данных Генбанка) последовательностей *rbcL*, полученных для исследованных нами клонов *N. cf. thermaloides* и эндосимбионта динофлагелляты *Kryptoperidinium triquetrum* (Ehrenberg) Tillmann, Gottschling, Elbrächter, Kusber & Hoppenrath (= *Kryptoperidinium foliaceum*), представленной в Генбанке двумя синонимами *Glenodinium foliaceum* F. Stein (97.18% тождественности) и *Peridinium foliaceum* Biecheler (96.87% тождественности). Представители монофилетической группы динофлагеллят, известных как динотомы или динотомеи, относящиеся к семейству Kryptoperidiniaceae, поглощают клетки диатомовых водорослей и используют их пластиды для автотрофного питания — третичный эндосимбиоз

(Figueroa et al., 2009; Imanian et al., 2012; Yamada et al., 2019). Некоторых динотом относят к космополитам (Solak et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диаомовая водоросль *Nitzschia* cf. *thermaloides*, обитающая в экстремальных условиях водоемов грязевых вулканов Крыма, имеет довольно широкие диапазоны толерантности к факторам среды, особенно это проявляется в отношении солености. В экспериментах клетки одинаково активно делились и в пресной среде, и в среде соленостью $\geq 70\%$. Однако установленные оптимумы солености при этом неаномальны и соответствуют таковым, известным для ряда черноморских видов диатомовых. На фоне способности жить в условиях мощной и продолжительной (в летние месяцы) инсоляции оптимумы освещенности как для вегетативного деления, так и для полового воспроизведения, оказались сравнительно невысокими.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания № 124030100100-0 Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН, филиала Института биологии Южных морей им. А.О. Ковалевского РАН “Изучение фундаментальных характеристик морских гидробионтов, обеспечивающих их функционирование в экосистемах и служащих основой их рационального использования и сохранения. В работе использованы материалы Научно-образовательного центра коллективного пользования Института биологии южных морей “Коллекция диатомовых водорослей Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зайцев Г.Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука.
- Полякова С.Л., Давидович О.И., Подунай Ю.А., Давидович Н.А. 2018. Модификация среды ESAW, используемой для культивирования морских диатомовых водорослей // Морской биол. журн. Т. 3. № 2. С. 73. удалено для уменьшения самоцитирования
- Полякова С.Л., Давидович Н.А., Стоник И.В. и др. 2022. Репродуктивная совместимость и токсикогенная активность диатомовой водоросли *Pseudonitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle из трех географически удаленных популяций // Физиология растений. Т. 69. № 5. С. 480. <https://doi.org/10.31857/S0015330322050177>
- Финенко З.З., Ланская Л.А. 1971. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды //
- Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). Киев: Наук. думка. С. 22.
- Цой И.Б., Емельянова Э.А. 2021. Атлас диатомовых водорослей Дагинского грязевого вулкана (Восточный Сахалин). Владивосток: ТОИ ДВО РАН.
- Andersen, R.A., Berges, J.A., Harrison, P.J., Watanabe, M.M. 2005. Recipes for freshwater and seawater media // Algal Culturing Techniques. N.Y.: Elsevier Acad. Press.
- Andersen, R.A., Kawachi, M. 2005. Traditional microalgae isolation techniques // Algal Culturing Techniques. N.Y.: Elsevier Acad. Press.
- Davidovich N.A., Davidovich O.I., Podunay Yu.A. 2023. Reproductive biology and the life cycle of the diatom *Nitzschia* cf. *thermaloides* inhabiting mud volcanoes of Crimea // Mar. Biol. J. V. 8(2). P. 42. <https://doi.org/10.21072/mbj.2023.08.2.03>
- Davidovich O.I., Davidovich N.A., Podunay Yu.A., Solak C.N. 2022. Halotolerance limits of the Black Sea representative of the genus *Entomoneis* Ehrenberg, 1845 (Bacillariophyta) // Mar. Biol. J. V. 7(2). P. 32. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.03>
- Figueroa R.I., Bravo I., Fraga S. et al. 2009. The life history and cell cycle of *Kryptoperidinium foliaceum*, a dinoflagellate with two eukaryotic nuclei // Protist. V. 160(2). P. 285. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2008.12.003>
- Heudre D., Wetzel C.E., Van de Vijver B. et al. 2020. Brackish diatom species (Bacillariophyceae) from rivers of Rhin-Meuse basin in France // Botany Letters. V. 168(1). P. 56. <https://doi.org/10.1080/23818107.2020.1738269>
- Hustedt F. 1955. Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. Duke University Marine Station, Bulletin. № 6.
- Imanian B., Pombert J.-F., Dorrell R. et al. 2012. Tertiary endosymbiosis in two dinotoms has generated little change in the mitochondrial genomes of their dinoflagellate hosts and diatom endosymbionts // PLOS ONE. V. 7(8). e43763. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043763>
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al., al. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. 2018. V. 35. P. 1547. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Nikulina T.V., Kociolek J.P. 2011. Diatoms from hot springs from Kuril and Sakhalin islands (Far East, Russia) // The Diatom World, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology. Springer Science + Business Media B. V. 19. P. 333.
- Ryabushko L.I., Bondarenko A.V. 2020. Microalgae of mud volcano of the Bulganak sopochnoe field on the Crimean Peninsula // Mar. Biol. J. V. 5(1). P. 64. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.1.07>
- Solak C.N., Gastineau R., Lemieux C. et al. 2021. *Nitzschia anatoliensis* sp. nov., a cryptic diatom species from the highly alkaline Van Lake (Turkey). PeerJ 9: e12220. <https://doi.org/10.7717/peerj.12220>

- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. 2000. Diatom flora of marine coasts. I A.R.G. Ganter Verlag K.G.
- Wood A.M., Everroad R.C., Wingard L.M. 2005. Measuring growth rates in microalgal cultures // Algal culturing techniques. N.Y.: Elsevier Acad. Press.
- Yamada N., Bolton J., Trobajo R. et al. 2019. Discovery of a kleptoplastic 'dinotom' dinoflagellate and the unique nuclear dynamics of converting kleptoplastids to permanent plastids // Scientific Reports. V. 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46852-y>

Ecophysiology of Extremophilic Diatom Alga *Nitzschia* cf. *thermaloides* from Mud Volcanoes of Crimea

O. I. Davidovich¹, N. A. Davidovich^{1,*}, Yu. A. Podunay¹, and N. A. Martynenko²

¹Vyazemsky Karadag Scientific Station—Nature Reserve, Russian Academy of Sciences, Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Feodosiya, Russia

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

The diatom alga *Nitzschia* cf. *thermaloides* can be found in large numbers in puddles and lakes in the places where mud volcanoes function in the area of the Bulganak mud volcano field (eastern Crimea). Environmental conditions in such reservoirs are extreme: salinity is from 18 to $\geq 70\text{‰}$, insolation is extremely high, and ultraviolet radiation is very strong. The growth rate and the intensity of sexual reproduction of *N. cf. thermaloides* at different salinity and illumination levels have been studied in laboratory conditions. We have determined the limits of halotolerance and the optima of salinity and illumination for growth and sexual reproduction of the alga, capable of vegetative reproduction in an environment with salinity from 0 to 220‰. The range for sexual reproduction is narrower, from 6 to 54‰. The salinity of 22–25‰ and illumination of about 1.5 klx are optimal for both vegetative and sexual reproduction of *N. cf. thermaloides*.

Keywords: diatoms, mud volcanoes, vegetative reproduction, sexual reproduction, halotolerance, illumination, extremophiles

УДК 594.1:577.15(262.5)

ВЛИЯНИЕ УМЕРЕННОЙ И ОСТРОЙ ГИПОКСИИ НА АНТИОКСИДАНТНЫЙ ФЕРМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС ТКАНЕЙ ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ *Mytilus galloprovincialis*

© 2024 г. О. Л. Гостюхина^{a, *}, А. А. Солдатов^{a, b}

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

^bСевастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

*e-mail: gostolga@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.07.2023 г.

После доработки 24.11.2023 г.

Принята к публикации 01.12.2023 г.

Исследовано влияние умеренной (2 мг О₂/л) и острой (1 мг О₂/л) гипоксии на состояние антиоксидантного (АО) комплекса мидии *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819). Определяли активность супероксиддисмутазы (СОД), каталазы и глутатионпероксидазы (ГП) в гепатопанкреасе и жабрах моллюска. Реакции АО комплекса мидии на дефицит кислорода зависели от степени гипоксического воздействия и имели тканевую специфику. Острая гипоксия оказывала более выраженное воздействие на организм мидии, чем умеренная. В жабрах моллюска при острой гипоксии наблюдали рост активности всех исследованных ферментов. В гепатопанкреасе мидии в этих условиях увеличилась только активность каталазы, а СОД — существенно снижалась. При умеренной гипоксии АО защиту жабр моллюска обеспечивали возросшая активность СОД и ГП, в гепатопанкреасе — каталазы и ГП. Эти реакции свидетельствуют о развитии умеренного окислительного стресса в тканях мидии при обоих режимах гипоксии. Особенности АО ответа жабр и гепатопанкреаса отражают их тканеспецифическую чувствительность к влиянию гипоксии.

Ключевые слова: гипоксия, антиоксидантный комплекс, мидия

DOI: 10.31857/S0320965224050119, **EDN:** XQUKVA

ВВЕДЕНИЕ

Двустворчатые моллюски—фильтраторы широко распространены в среде обитания с постоянными изменениями ее параметров, и в том числе, уровня растворенного в воде кислорода. Доступность кислорода для моллюсков изменяется в зависимости от сезонных факторов, ежедневно в процессе приливов и отливов, в связи с загрязнением вод, зарыванием моллюсков в донные осадки (Power and Sheehan, 1996; Livingstone, 2001; Donaghy et al., 2015; Li et al., 2022). Показано, что дефицит кислорода <2 мг О₂/л вызывает у водных организмов ряд негативных функциональных изменений — снижение иммунных функций, замедление роста, повышение уязвимости перед хищниками и, в конечном итоге, приводит к массовой смертности и существенному снижению биоразнообразия гидробионтов (Diaz, Rosenberg,

2008; Vaquer-Sunyer, Duarte, 2008; Sui et al., 2017; Chen et al., 2022).

Установлено, что обитание организмов в условиях гипоксии связано с избыточным образованием различных АФК (Halliwell, Gutteridge, 1999; Li, Jackson, 2002; Eka et al., 2010) и развитием ОС. Одной из эффективных молекулярных систем защиты от ОС, вызываемого избытком АФК, служит АО система. Она во многом регулирует баланс между продукцией и инактивацией АФК (Livingstone, 2001; Welker et al., 2013; Tomanek, 2015). Особое значение АО система имеет для двустворчатых моллюсков в связи с их физиолого-экологическими особенностями — обитанием в литоральной зоне, фильтрационным способом питания и постоянной высокой окислительной нагрузкой в их тканях (Zwaan et al., 1991; Livingstone, 2001; Woo et al., 2013; Soldatov et al., 2014). Ряд видов двустворчатых моллюсков относят к организмам, устойчивым к гипоксии и другим стрессовым воздействиям, например, *Mytilus* sp., *Cerastoderma* sp., *Anadara* sp. и др. (De Zwaan et al., 1991; Gostyukhina, 2021). Высокая

Сокращения: АО — антиоксидантный, АФК — активные формы кислорода, ГП — глутатионпероксидаза, ОС — окислительный стресс, ПОЛ — перекисное окисление липидов, СОАР — супероксид-анион радикал, СОД — супероксиддисмутаза.

устойчивость таких моллюсков к дефициту O_2 во многом определяется эффективностью их системы АО защиты (Woo et al., 2013; Hermes-Lima et al., 2015; Sui et al., 2017). Показано, что параметры АО комплекса двустворчатых моллюсков весьма лабильны и могут существенно изменяться в зависимости от многих факторов — сезонности и репродуктивного цикла (Power, Sheehan, 1996; Soldatov et al., 2008), возраста, типа ткани и физико-химических характеристик окружающей среды (Di Guiulio et al., 1989; Livingstone, 2001), природы и степени ОС (Soldatov et al., 2014). Вместе с тем, АО ферменты, такие как каталаза, СОД, ГП и другие, способны эффективно обеспечивать защиту двустворчатых моллюсков от ОС (Livingstone, 2001; Soldatov et al., 2007; Sui et al., 2017). Изменения в состоянии АО защиты во время дефицита O_2 способствуют адаптации моллюсков к повышению уровня АФК, что определяет выживание этих животных при периодическом дефиците O_2 в водной среде (De Zwaan et al., 1991; Woo et al., 2013; Sui et al., 2017).

Мидия *Mytilus galloprovincialis* (Lam.) (сем. Mytilidae) — один из массовых видов двустворчатых моллюсков-фильтраторов Черного моря, доминирующих по биомассе в зонах своих поселений и играющих важную экологическую роль в экосистемах моря (Заика и др., 1990). Мидию относят к видам, сравнительно устойчивым к дефициту кислорода и другим стресс-факторам среды, в том числе и за счет эффективной системы АО защиты (Soldatov et al., 2007; Woo et al., 2013; Гостюхина, Андреев, 2018; Andreyeva et al., 2021; Gostyukhina et al., 2022), однако информация о реакциях АО системы этого моллюска в условиях умеренной и острой гипоксии в сравнительном аспекте фрагментарна.

Цель настоящей работы — выявить реакции АО комплекса тканей мидии *M. galloprovincialis* при воздействии умеренной (2 мг O_2 /л) и острой (1 мг O_2 /л) гипоксии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования служили взрослые особи черноморского двустворчатого моллюска *M. galloprovincialis*. Мидию размером 72–92 мм собирали в июне 2022 г. в акватории марихозяйства в бухте Карантинная (район г. Севастополя, Черное море) на глубине 1.5–2.0 м. После транспортировки для снятия стресса животных помещали на 3 сут в аквариумы объемом 50 л с проточной морской водой. Температура воды в аквариумах, как и в море, была $22.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$, соленость — 17–18‰. Затем моллюсков разделяли на три группы — контрольную и две опытных. В каждой группе было по 15 особей. Животных контрольной группы содержали при нормальном

уровне кислорода в воде (6.7–6.8 мг O_2 /л), близкому к природному в месте сбора. Моллюски из опытных групп находились в условиях гипоксии в двух режимах — острой (1 мг O_2 /л) и умеренной (2 мг O_2 /л). Особей опытных групп помещали в аквариумы, а затем снижали концентрацию кислорода в воде путем барботаж азотом в течение 4 ч. Концентрацию кислорода измеряли с помощью оксиметра Ohaus ST300D (США). Длительность экспозиции составила 72 ч. Плотность посадки моллюсков была 10 особей на 30 л воды. Животных не кормили, поскольку они фильтровали природную морскую воду, содержащую пищевые частицы. Для удаления метаболитов воду в аквариумах меняли каждые 12 ч. В аквариум с контрольной группой моллюсков наливали свежую морскую воду, в аквариумы с опытными мидиями — новую воду, барботированную азотом.

У моллюсков извлекали гепатопанкреас и жабры. Ткани немедленно высушивали фильтровальной бумагой, взвешивали, промывали в ледяном физиологическом растворе (0.85% NaCl), замораживали и хранили при температуре -80°C до использования. В день работы замороженные образцы тканей размораживали на льду и гомогенизировали с помощью гомогенизатора Potter-Elvehjem в 2 мл ледяного 20 мМ буфера Tris/HCl (pH = 7.5), содержащего 0.5 мМ ЭДТА при температуре $0-4^\circ\text{C}$. Гомогенаты центрифугировали в течение 20 мин (11000 g, 4°C) на центрифуге Centrifuge 5424 R, Eppendorf (Cossi et al., 2020), супернатанты использовали для анализа немедленно. Активность СОД определяли по степени ингибирования восстановления нитросинего тетразолия (Nishikimi et al., 1972), каталазы — по реакции остаточных количеств пероксида водорода с молибдатом аммония (Goth, 1991). Активность ГП оценивали по накоплению окисленного глутатиона (GSSG) (Paglia, Valentine, 1967). Содержание белка определяли с помощью метода Лоури (Lowry et al., 1951). Активность ферментов оценивали при температуре $25.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Измерения экстинкции проводили на спектрофотометре ССП-715-М.

При статистической обработке цифрового материала использовали программу Excel-2019. Достоверность полученных различий оценивали с помощью U-критерия Манна-Уитни. Различия считали достоверными при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Жабры. Активность СОД, каталазы и ГП в жабрах мидий в условиях нормоксии (контроль) была 420.0 ± 38.16 U/(мин $\times$ мг белка), 40.9 ± 7.1 мкМ H_2O_2 /(мин $\times$ мг белка) и 39.1 ± 11 мкМ GSSG/(мин $\times$ мг белка) соответственно (рис. 1). Умеренная гипоксия (2 мг O_2 /л) сопровождалась ростом

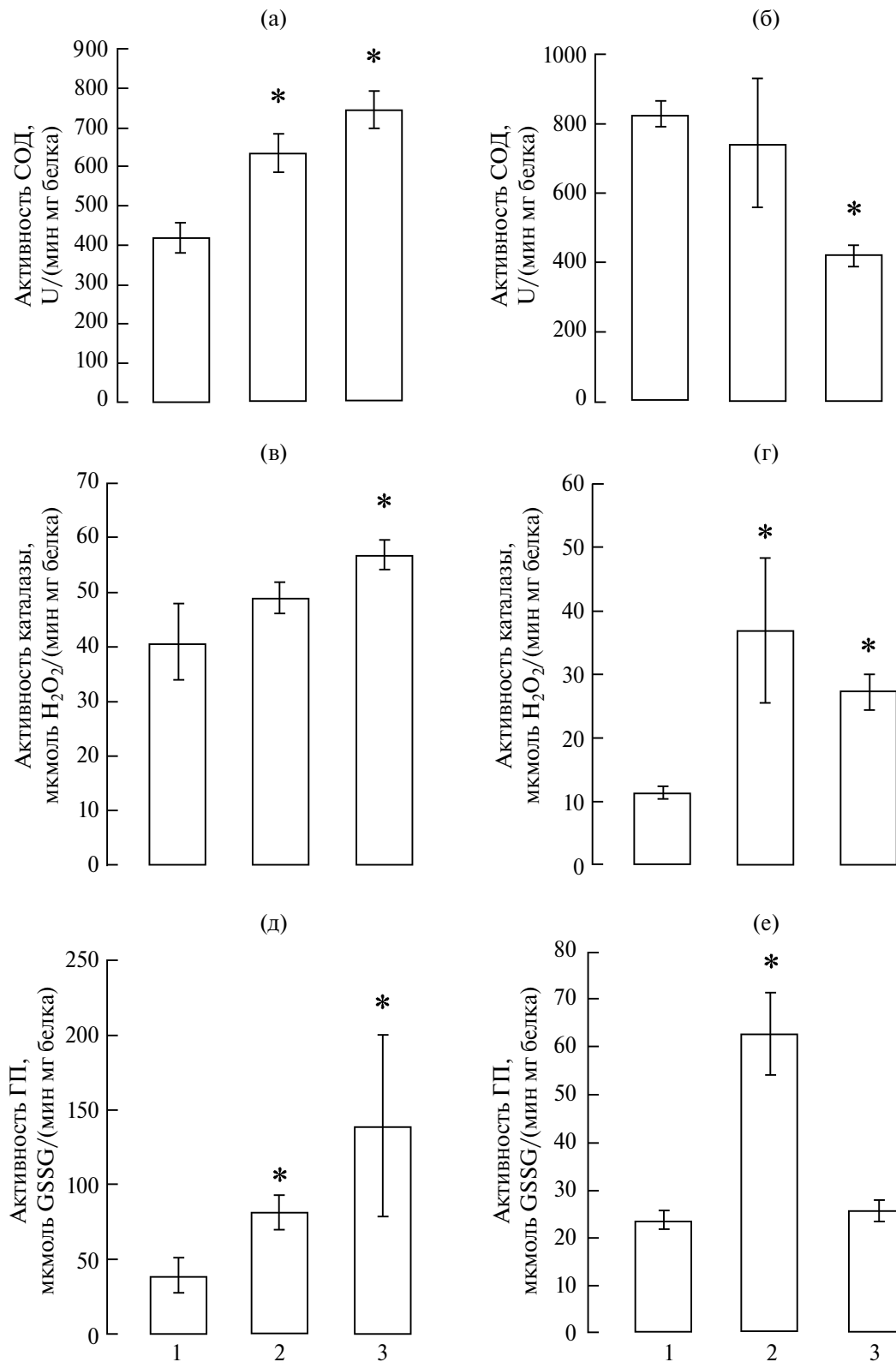


Рис. 1. Активность СОД (а, б), каталазы (в, г) и ГП (д, е) в жабрах (а, в, д) и гепатопанкреасе (б, г, е) мидий в условиях гипоксии. 1 – контроль; 2 – гипоксия 2 мг O₂/л; 3 – гипоксия 1 мг O₂/л; U – относительные единицы; GSSG – окисленный глутатион, * – достоверные отличия от контроля ($p \leq 0.05$).

активности СОД и ГП. По сравнению с контрольной группой моллюсков различия были в 1.5 и 2.0 раза ($p \leq 0.05$) соответственно (рис. 1а, 1д). Активность каталазы не менялась (рис. 1в).

В условиях острой гипоксии (1 мг O_2 /л) отмечали увеличение активности всех исследуемых ферментов. Рост активности СОД был сопоставим со значениями, отмеченными при концентрации кислорода 2 мг O_2 /л, — 1.8 раза ($p \leq 0.05$), а ГП — существенно выше, в 3.5 раза ($p \leq 0.01$) (рис. 1а, 1д). При этом активность каталазы достигала 56.8 ± 2.8 мкМ H_2O_2 /(мин · мг белка), что превышало контрольное значение в 1.4 раза ($p \leq 0.05$) (рис. 1в).

Гепатопанкреас. Антиоксидантный ферментный комплекс данного органа имел явно выраженную специфику. Активность СОД в условиях нормоксии (контроль) почти в 2 раза ($p \leq 0.05$) превышала отмеченную для жабр и составляла 828.0 ± 36.5 U/(мин × мг белка) (рис. 1б). Тогда как активность каталазы и ГП была существенно ниже, чем в жабрах: 11.4 ± 1.1 мкМ H_2O_2 /(мин · мг белка) и 23.7 ± 2.0 мкМ GSSG/(мин × мг белка) (рис. 1г, 1е). Различия составляли 3.6 ($p \leq 0.01$) и 1.6 раза ($p \leq 0.05$) (рис. 1в–1е).

Реакция гепатопанкреаса на условия экспериментальной гипоксии была не столь однозначна, как в случае с жабрами.

В условиях умеренной гипоксии (2 мг O_2 /л) отмечали рост активности каталазы и ГП (рис. 1г, 1е), различия были статистически значимы и составляли 3.2 и 2.6 раза ($p \leq 0.01$) соответственно. Активность СОД при этом уровне гипоксии не изменялась (рис. 1б).

Острая форма гипоксии (1 мг O_2 /л) приводила к росту активности каталазы в 2.4 раза ($p \leq 0.01$) (рис. 1г). Активность СОД, напротив, понижалась почти в 2 раза ($p < 0.05$) (рис. 1б), активность ГП при этом оставалась на уровне контрольных значений ($p > 0.05$) (рис. 1е).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что условия среды, и особенно содержание кислорода в воде, оказывают влияние на уровень АФК и состояние системы АО защиты двустворчатых моллюсков (Santovito et al., 2005; Soldatov et al., 2007; Andreeva et al., 2021; Andreeva et al., 2023). Кроме того, реакции АО комплекса моллюсков на действие факторов среды, как правило, тканеспецифичны (Soldatov et al., 2007; Gostyukhina, Andreenko, 2018).

В нашем исследовании дефицит кислорода, вероятно, вызвал усиление производства АФК и продуктов ПОЛ, что оказало влияние на активность исследованных ферментов и АО статус тканей. Одним из основных источников АФК у

двустворок при дефиците кислорода являются митохондрии. При адаптации двустворчатых моллюсков к низкому содержанию кислорода происходит перестройка метаболизма тканей с аэробного на анаэробный путь генерации энергии (Storey, 1993; Donaghy et al., 2015). Митохондрии морских беспозвоночных, способных выживать в условиях аноксии, называют “анаэробно функционирующие” (Ivanina, Sokolova, 2016). Показано, что митохондриальная генерация АФК у морских беспозвоночных зависит от величины мембранного потенциала митохондрий и утечки из них протонов H^+ (Abele et al., 2007). *In vitro* изолированные митохондрии морских двустворчатых моллюсков способны продуцировать АФК. Генерация АФК митохондриями в гипоксических условиях выявлена у двустворчатых моллюсков *Arctica islandica* (Steffen et al., 2021), *Mya arenaria* (Ouillon et al., 2021), *Argopecten irradians* (Ivanina, Sokolova, 2016) и других.

Рост продукции АФК может, в свою очередь, приводить к росту образования продуктов ПОЛ. Их накопление при дефиците кислорода выявлено в тканях ряда видов моллюсков — *Mytilus galloprovincialis* (Andreyeva et al., 2021), *M. coruscus* (при 2 мг O_2 /л) (Sui et al., 2017), *Perna perna* (пребывание на воздухе) (Almeida et al., 2011), *Geukensia demissa* (при 2.5% O_2) (Khan, Ringwood, 2016), сердцевидки *Cerastoderma glaucum* (0.8–0.9 мг O_2 /л) (Gostyukhina, 2021), анадары *Anadara broughtonii* (при 1.5–1.9 мг O_2 /л) (Andreyeva et al., 2023) и др.

Выявленные нами реакции АО комплекса мидии на действие гипоксии имели ряд различий в жабрах и гепатопанкреасе моллюска.

Жабры. Увеличение активности ферментов в жабрах носило согласованный характер — в обеих гипоксических группах наблюдали одновременный рост активности СОД и/или каталазы и ГП. Вероятно, реакции этих ферментов вызваны усилением продукции АФК под действием дефицита кислорода, что показано в ряде работ (Ouillon et al., 2021; Andreeva et al., 2023). Жабры как орган фильтрации и газообмена в норме отличаются повышенным уровнем АФК и поэтому могут быть более чувствительны к изменениям уровня кислорода в среде, чем другие органы моллюска (Santovito et al., 2005; Trevisan et al., 2016).

При острой (1 мг O_2 /л) гипоксии была выявлена активация всех трех исследованных нами ферментов, что свидетельствует о развитии в жабрах выраженного ОС. Считают, что повышенная ферментативная активность СОД, каталазы и ГП является индикатором окислительного стресса (Halliwell, Gutteridge, 1999). Как известно, СОД — первая и наиболее важная линия защиты от ОС среди АО ферментов (Tomanek et al., 2011). Очевидно, в данном случае СОД и каталаза последовательно обезвреживали СОАР и H_2O_2 , а ГП

также принимала участие в инактивации H_2O_2 и гидроперекисей. Активацию этих же АО ферментов при дефиците кислорода у моллюсков зафиксировали и другие исследователи – в жабрах мидии *Mytilus coruscus* (Sui et al., 2017), гребешка *Chlamys farreri* в течение краткой гипоксии (Chen et al., 2007), устрицы *Pinctada fucata* (Chen et al., 2022), *Haliotis discus discus* (De Zoysa et al., 2009) и других. Последнее подтверждает, что активация сразу нескольких АО ферментов, вероятно, связана с ростом уровня АФК и развитием определенного уровня ОС в жабрах моллюска при острой гипоксии, а также с формированием адаптивного ответа жабр исследованной нами мидии на стресс в этих условиях.

Напротив, при умеренной (2 мг O_2 /л) гипоксии активность каталазы была постоянной, а СОД и ГП – возрастала, что, по-видимому, свидетельствует о меньшей степени окислительной нагрузки в таких условиях, чем при острой гипоксии. Очевидно, избытку АФК в этом случае эффективно противостоят СОД и ГП, активность которых синхронно повышалась.

Аналогичные реакции выявлены и другими авторами. Как и в нашем исследовании, в условиях гипоксии 2 мг O_2 /л в жабрах мидии *Mytilus galloprovincialis* отмечали рост активности СОД, однако активность каталазы не изменялась (Andreyeva et al., 2021). На этом фоне авторами обнаружено значительное повышение уровня экспрессии генов Mn-СОД, увеличение общего количества внутриклеточных АФК и смертности клеток в 10 раз, однако в экспрессии генов каталазы изменения не выявлены. Возможно, каталаза – более устойчивый к действию АФК фермент, чем СОД, и включается в АО защиту при более выраженной окислительной нагрузке.

Исследователи отмечают особую роль активации ГП в условиях гипоксии у моллюсков. Предполагают, что наряду с прямой инактивацией АФК рост активности ГП связан с подготовкой к ОС при выходе из гипоксии, что сопровождается резким усилением оксигенации тканей моллюска (Welker et al., 2013). Существенную роль ГП и глутатионовой системы в целом отмечают в тканях как у мидии (Гостюхина, Андреев, 2018), так и у других моллюсков, устойчивых к гипоксии и ОС, – сердцевидки *Cerastoderma glaucum*, анадарты *Anadara kagoshimensis* (Гостюхина, Андреев, 2018; Гостюхина, 2020; Gostyukhina, 2021), устрицы *Pinctada fucata* (Chen et al., 2022), а также *Haliotis discus discus*, у которого выявлен >10-кратный рост активности ГП при гипоксии (De Zoysa et al., 2009).

Гепатопанкреас. При острой (1 мг O_2 /л) гипоксии нами выявлено снижение активности СОД, что может быть связано с рядом причин. Одной из них может служить избыточное накопление

АФК в гепатоцитах, а также специфическая чувствительность этого органа к ОС, возможно более высокая, чем у жабр. Кроме того, при пониженном поступлении кислорода наблюдается общее снижение содержания белка у толерантных к гипоксии животных (Ivanina, Sokolova, 2016). Это обусловлено, вероятно, общим снижением энергетических затрат и интенсивности метаболизма у моллюсков при недостатке кислорода (Storey, 1993). Наряду с этим, возможно, происходит снижение уровня СОАР в гепатоцитах, что и ведет к снижению активности СОД, а основной вклад в окислительную нагрузку вносит H_2O_2 , образование которой связано не только с реакцией дисмутации СОАР, но и с другими источниками.

Показано (Pannunzio, Storey, 1998), что действие острой гипоксии на моллюска *Littorina littorea* вызвало снижение активности пяти АО ферментов в гепатопанкреасе, включая СОД. Авторы сделали вывод о выраженном влиянии дефицита O_2 на этого моллюска в сочетании с высокой чувствительностью системы АО защиты в гепатопанкреасе, который является основным органом борьбы с АФК при гипоксии и других стрессах. В нашем исследовании при гипоксии 1 мг O_2 /л обнаружено снижение только активности СОД, что можно связать со снижением эффективности инактивации СОАР этим ферментом при выраженном гипоксическом воздействии у двустворок (Chen et al., 2022). Однако активность каталазы, напротив, существенно возрастала, а ГП оставалась неизменной. Это позволяет согласиться с выводами (Pannunzio, Storey, 1998), что АО защита гепатопанкреаса устойчивых к гипоксии моллюсков, по-видимому, способна справиться с увеличенным образованием АФК не только при гипоксии, но и при последующей реоксигенации.

Повышение активности каталазы в гепатопанкреасе при гипоксии 1 мг O_2 /л, вероятно, связано с возрастанием уровня пероксида водорода и необходимостью инактивации его больших количеств. Одним из основных источников H_2O_2 в гемолимфе моллюсков при гипоксии служат митохондрии, вырабатывающие АФК в норме и при переходе к анаэробным процессам (Storey, 1993; Donaghy et al., 2015), а также аутоокисление дыхательного пигмента (Abele-Oeschger, Oeschger, 1995) и некоторые ферментные системы, например, НАДФН-оксидаза, имеющая тканеспецифическую экспрессию и активацию (Donaghy et al., 2015). Очевидно, в этих условиях каталаза имеет одно из ключевых значений в поддержании окислительно-восстановительного баланса в гепатопанкреасе мидии. Такой тип защитных АО реакций особенно важен для двустворчатых моллюсков, которые ведут прикрепленный образ жизни и не способны избегать неблагоприятных условий. Кроме того, это согласуется с гипотезой о преадаптации АО комплекса при выходе из ги-

поксии (Hermes-Lima, Zenteno-Savín, 2002). Высокая активность каталазы наряду с другими АО ферментами может способствовать адаптации моллюска при возврате организма к нормоксическим условиям.

По мнению (Welker et al., 2013), адаптация моллюсков к ОС при гипоксии может проходить с помощью избирательного повышения активности только одного из ключевых АО ферментов. Несмотря на снижение активности СОД в гепатопанкреасе мидии при гипоксии 1 мг O_2 /л, рост активности каталазы, вероятно, способствует адаптации моллюска к ОС при непродолжительной гипоксии. К подобным выводам приходят и в исследовании влияния краткосрочного дефицита кислорода (40 ч) на АО систему черноморской сердцевидки *Cerastoderma glaucum*, где также активность каталазы росла, а СОД снижалась (Gostyukhina, 2021). Учитывая, что длительность бескислородных условий в природе чаще всего невелика (несколько часов), вероятно, АО реакции в тканях мидии направлены на поддержание конститутивной АО защиты, достаточной для адаптации к нормальному диапазону колебаний уровня O_2 и количества АФК в тканях (Pannunzio, Storey, 1998).

При умеренной (2 мг O_2 /л) гипоксии нами не выявлено изменений в активности СОД. Это может быть связано с меньшей окислительной нагрузкой, чем при острой гипоксии, а также с активацией каталазы, ГП и системы глутатиона в целом, которая также непосредственно преобразует H_2O_2 . Показано, что инактивация пероксида водорода с помощью ГП — основной путь инактивации H_2O_2 в различных тканях двусторчатых моллюсков: гемоцитах *Mytilus galloprovincialis* (Chatziargyriou, Dailianis, 2010), гепатопанкреасе *Diplodon chilensis* (Sabatini et al., 2011) и других. В условиях гипоксии 2 мг O_2 /л в гепатопанкреасе устрицы *Pinctada fucata* отмечали рост активности КАТ и ГП (Chen et al., 2022), как и в нашем исследовании, наряду с ростом активности СОД. Авторы связывают эти реакции с формированием адаптивного ответа моллюска на действие умеренной гипоксии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Реакции АО комплекса мидии на дефицит кислорода зависели от степени гипоксического воздействия и имели тканевую специфику. Острая гипоксия (1 мг O_2 /л) оказывала большее воздействие на организм мидии, чем умеренная (2 мг O_2 /л). В жабрах моллюска это выражалось в активации всех исследованных ферментов. В пищеварительной железе мидии в этих условиях возрастала только активность каталазы, а СОД существенно снижалась. При умеренной гипок-

сии адаптации в жабрах мидии обеспечивались с участием СОД и ГП, активность которых повышалась, в гепатопанкреасе — преимущественно с участием возросшей активности каталазы и ГП. Эти реакции свидетельствуют о развитии умеренного ОС в тканях мидии при обоих режимах гипоксии. Особенности АО ответа жабр и гепатопанкреаса отражают их тканеспецифическую чувствительность на гипоксическое воздействие. Жабры мидии отличались более согласованными АО реакциями — ростом активности всех исследованных ферментов. В антиоксидантной защите гепатопанкреаса преобладало действие каталазы и ГП.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках государственного задания Института биологии южных морей по темам “Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Черного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана” (Номер гос. регистрации темы: 124030100137-6) и “Механизмы функционирования иммунной системы двусторчатых моллюсков и физиологические основы ее адаптации к абиотическим, биотическим и антропогенным факторам окружающей среды” (Номер гос. регистрации темы: 124030100090-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гостюхина О.Л. 2020. Особенности антиоксидантной глутатионовой системы в тканях черноморского двусторчатого моллюска (Cardiidae) // Биология внутр. вод. № 3. С. 299.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220030079>
- Гостюхина О.Л., Андреев Т.И. 2018. Ферментное и низкомолекулярное звенья антиоксидантного комплекса двух видов черноморских моллюсков с разной устойчивостью к окислительному стрессу: *Mytilus galloprovincialis* Lam. и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Журн. общ. биол. V. 79. № 6. С. 482.
<https://doi.org/10.1134/S0044459618060040>
- Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. 1990. Митилиды Черного моря. Научно-производственное предприятие “Видавництво” “Наук. думка” НАН України”.
- Abele-Oeschger D., Oeschger R. 1995. Hypoxia-induced autoxidation of haemoglobin in the benthic invertebrates *Arenicola marina* (Polychaeta) and *Astarte borealis* (Bivalvia) and the possible effects of sulphide // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. V. 187. № 1. P. 63.
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)00172-A](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)00172-A)
- Abele D., Philipp E., Gonzalez P., Puntarulo S. 2007. Marine invertebrate mitochondria and oxidative stress // Frontiers in Bioscience. V. 12. P. 933.

- Almeida E.A., Di Mascio P. 2011. Hypometabolism and antioxidative defense systems in marine invertebrates // Hypometabolism: Strategies of survival in vertebrates and invertebrates. Kerala: Research Signpost. P. 39.
- Andreyeva A.Y., Gostyukhina O.L., Kladchenko E.S., Afonnikov D.A. 2021. Hypoxia exerts oxidative stress and changes in expression of antioxidant enzyme genes in gills of *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) // Mar. Biol. Res. V. 17 № 4. P. 369.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2021.1967992>
- Andreyeva A.Y., Kladchenko E.S., Gostyukhina O.L., Chelebieva E.S. 2023. Antioxidant and cellular immune response to acute hypoxia stress in the ark shell (*Anadara broughtonii*) // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. V. 281. P. 108222.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108222>
- Chen J., Mai K., Ma H. et al. 2007. Effects of dissolved oxygen on survival and immune responses of scallop (*Chlamys farreri* Jones et Preston) // Fish & Shellfish Immunol. V. 22. № 3. P. 272.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2006.06.003>
- Chen J., Huang J., Peng J. et al. 2022. Effects of hypoxic stress on the digestion, energy metabolism, oxidative stress regulation, and immune function of the pearl oyster (*Pinctada fucata martensii*) // Aquacult. Reports. V. 25. P. 101246.
<https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2022.101246>
- Chatziargyriou V., Dailianis S. 2010. The role of selenium dependent glutathione peroxidase (Se-GPx) against oxidative and genotoxic effects of mercury in haemocytes of mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.) // Toxicology in vitro. V. 24. № 5. P. 1363.
<https://doi.org/10.1016/j.tiv.2010.04.008>
- Cossi P.F., Herbert L.T., Yusseppone M.S. et al. 2020. Toxicity evaluation of the active ingredient acetamiprid and a commercial formulation (Assail® 70) on the non-target gastropod *Biomphalaria straminea* (Mollusca: Planorbidae) // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 192. e110248.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110248>
- De Zoysa M., Whang I., Lee Y. et al. 2009. Transcriptional analysis of antioxidant and immune defense genes in disk abalone (*Haliotis discus discus*) during thermal, low-salinity and hypoxic stress // Comp. Biochem. and Physiol. Part B: Biochem. and Mol. Biol. V. 154. № 4. P. 387.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2009.08.002>
- Di Giulio R.T., Washburn P.C., Wenning R.J. et al. 1989. Biochemical responses in aquatic animals: a review of determinants of oxidative stress // Environ. Toxicol. and Chem.: Int. J. V. 8(12). P. 1103–1123.
<https://doi.org/10.1002/etc.5620081203>
- Diaz R.J., Rosenberg R. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems // Science. V. 321. P. 926.
<https://doi.org/10.1126/science.11564>
- Donaghy L., Hong H.K., Jauzein C., Choi K.S. 2015. The known and unknown sources of reactive oxygen and nitrogen species in haemocytes of marine bivalve molluscs // Fish & Shellfish Immunol. V. 42. № 1. P. 91.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2014.10.030>
- Ekau W., Auel H., Portner H., Gilbert D. 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish) // Biogeosciences. V. 7. № 5. P. 1669.
<https://doi.org/10.5194/bg-7-1669-2010>
- Gostyukhina O.L. 2021. Short-term hypoxia effect on the state of the antioxidant complex in the Black Sea bivalve mollusk *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) // Rus. J. Mar. Biol. V. 47. P. 373.
<https://doi.org/10.1134/S1063074021050047>
- Gostyukhina O.L., Andreyeva A.Yu., Chelebieva E.S. et al. 2022. Adaptive potential of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* to short-term environmental hypoxia // Fish and Shellfish Immunol. V. 131. P. 654.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2022.10.052>
- Goth L. 1991. A simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range // Clin. Chim. Acta. V. 196. № 2–3. P. 143.
[https://doi.org/10.1016/0009-8981\(91\)90067-m](https://doi.org/10.1016/0009-8981(91)90067-m)
- Halliwell B., Gutteridge J.M.C. 1999. Free radicals in biology and medicine. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Hermes-Lima M., Zenteno-Savín T. 2002. Animal response to drastic changes in oxygen availability and physiological oxidative stress // Comp. Biochem. Physiol. Part C: Toxicol. Pharmacol. V. 133. № 4. P. 537.
[https://doi.org/10.1016/S1532-0456\(02\)00080-7](https://doi.org/10.1016/S1532-0456(02)00080-7)
- Hermes-Lima M., Moreira D.C., Rivera-Ingraham G.A. et al. 2015. Preparation for oxidative stress under hypoxia and metabolic depression: revisiting the proposal two decades later // Free Radical Biology and Medicine. V. 89. P. 1122.
<https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2015.07.156>
- Ivanina A.V., Sokolova I.M. 2016. Effects of intermittent hypoxia on oxidative stress and protein degradation in molluscan mitochondria // J. Exp. Biol. V. 219. № 23. P. 3794.
<https://doi.org/10.1242/jeb.146209>
- Khan B., Ringwood A.H. 2016. Cellular biomarker responses to hypoxia in eastern oysters and Atlantic ribbed marsh mussels // Mar. Ecol. Progress Ser. V. 546. P. 123.
<https://doi.org/10.3354/meps11622>
- Li C., Jackson R.M. 2002. Reactive species mechanisms of cellular hypoxia-reoxygenation injury // Am. J. Physiology-Cell Physiol. V. 282(2), P. 227.
<https://doi.org/10.1152/ajpcell.00112.2001>
- Li Z., Chang X., Hu M., Fang J.K. 2022. Is microplastic an oxidative stressor? Evidence from a meta-analysis on bivalves // J. Hazard Mater. V. 423. P. 127211.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.127211>
- Livingstone D.R. 2001. Contaminant-stimulated reactive oxygen species production and oxidative damage in aquatic organisms // Mar. Pollut. Bull. V. 42. № 8. P. 656.
[https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(01\)00060-1](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(01)00060-1)

- Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. V. 193. P. 265.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(19\)52451-6](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)52451-6)
- Nishikimi M., Rao N.A., Yagi K. 1972. The occurrence of superoxide anion in the reaction of reduced phenazine methosulfate and molecular oxygen // Biochem. Biophys. Res. Commun. V. 46. № 2. P. 849.
[https://doi.org/10.1016/s0006-291x\(72\)80218-3](https://doi.org/10.1016/s0006-291x(72)80218-3)
- Ouillon N., Sokolov E.P., Otto S., Rehder G. 2021. Effects of variable oxygen regimes on mitochondrial bioenergetics and reactive oxygen species production in a marine bivalve, *Mya arenaria* // J. Exp. Biol. V. 224. № 4. P. jeb237156.
<https://doi.org/10.1242/jeb.237156>
- Paglia D., Valentine W. 1967. Studies on the quantitative and qualitative characterization of erythrocyte glutathione peroxidase // J. Lab. Clin. Med. V. 70. № 1. P. 158.
- Pannunzio T.M., Storey K.B. 1998. Antioxidant defenses and lipid peroxidation during anoxia stress and aerobic recovery in the marine gastropod *Littorina littorea* // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. V. 221. № 2. P. 277.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00132-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00132-9)
- Power A., Sheehan D. 1996. Seasonal variation in the antioxidant defence systems of gill and digestive gland of the blue mussel, *Mytilus edulis* // Comp. Biochem. and Physiol. Part C: Pharmacol., Toxicol. and Endocrinol. V. 114. № 2. P. 99.
[https://doi.org/10.1016/0742-8413\(96\)00024-2](https://doi.org/10.1016/0742-8413(96)00024-2)
- Sabatini S.E., Rocchetta I., Luquet C.M., Guido M.I. 2011. Effects of sewage pollution and bacterial load on growth and oxidative balance in the freshwater mussel *Diplodon chilensis* // Limnologia. V. 41. № 4. P. 356.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2011.04.004>
- Santovito G., Piccinni E., Cassini A., et al. 2005. Antioxidant responses of the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*, to environmental variability of dissolved oxygen // Comp. Biochem. and Physiol. Part C: Toxicol. & Pharmacol. V. 140 (3–4). P. 321.
<https://doi.org/10.1016/j.cca.2005.02.015>
- Soldatov A.A., Gostyukhina O.L., Golovina I.V. 2007. Antioxidant enzyme complex of tissues of the bivalve *Mytilus galloprovincialis* Lam. under normal and oxidative-stress conditions: a review // Appl. Biochem. and Microbiol. V. 43. P. 556.
<https://doi.org/10.1134/S0003683807050092>
- Soldatov A.A., Gostyukhina O.L., Golovina I.V. 2008. State of the antioxidant enzyme complex in tissues of the Black Sea mollusc *Mytilus galloprovincialis* under natural oxidative stress // J. Evol. Biochem. and Physiol. V. 44. P. 175.
<https://doi.org/10.1134/S0022093008020047>
- Soldatov A.A., Gostyukhina O.L., Golovina I.V. 2014. Functional states of antioxidant enzymatic complex of tissues of *Mytilus galloprovincialis* Lam. under conditions of oxidative stress // J. Evol. Biochem. and Physiol. V. 50. P. 206.
<https://doi.org/10.1134/S0022093014030028>
- Steffen J.B., Haider F., Sokolov E.P., Bock C. 2021. Mitochondrial capacity and reactive oxygen species production during hypoxia and reoxygenation in the ocean quahog, *Arctica islandica* // J. Exp. Biol. V. 224. № 21. P. jeb243082.
<https://doi.org/10.1242/jeb.243082>
- Storey K.B. 1993. Molecular mechanisms of metabolic arrest in mollusks // Surviving hypoxia: mechanisms of control and adaptation. P. 253.
- Sui Y., Hu M., Shang Y., Wu F. 2017. Antioxidant response of the hard-shelled mussel *Mytilus coruscus* exposed to reduced pH and oxygen concentration // Ecotoxicol. and Environ. Saf. V. 137. P. 94.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2016.11.023>
- Tomanek L. 2015. Proteomic responses to environmentally induced oxidative stress // J. Exp. Biol. V. 218. P. 1867.
<https://doi.org/10.1242/jeb.116475>
- Tomanek L., Zuzow M., Ivanina A. et al. Proteomic response to elevated PCO₂ level in eastern oysters, *Crassostrea virginica*: evidence for oxidative stress // J. Exp. Biol. V. 214. P. 1836. <https://doi.org/10.1242/jeb.055475>
- Trevisan R., Mello D.F., Delapiedra G. et al. 2016. Gills as a glutathione-dependent metabolic barrier in Pacific oysters *Crassostrea gigas*: Absorption, metabolism and excretion of a model electrophile // Aquat. Toxicol. V. 173. P. 105.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2016.01.00>
- Vaquier-Sunyer R., Duarte C. 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity // Proc. Nat. Acad. Sci. V. 105. № 40. P. 15452.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0803833105>
- Welker A., Moreira D., Campos É., Hermes-Lima M. 2013. Role of redox metabolism for adaptation of aquatic animals to drastic changes in oxygen availability // Comp. Biochem. and Physiol. Part A: Mol. and Integr. Physiol. V. 165. № 4. P. 384.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.04.003>
- Woo S., Denis V., Won H. et al. 2013. Expressions of oxidative stress-related genes and antioxidant enzyme activities in *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia, Mollusca) exposed to hypoxia // Zool. Stud. V. 52. P. 1.
<https://doi.org/10.1186/1810-522X-52-15>
- Zwaan A., Cortesi P., ThiHart G., van den Roos J. 1991. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine molluscs: a biochemical analysis // Mar. Biol. V. 111. P. 343.
<https://doi.org/10.1007/BF01319405>

The Effect of Moderate and Acute Hypoxia on The Antioxidant Enzyme Complex of the Tissues of The Black Sea Mussel *Mytilus galloprovincialis*

O. L. Gostyukhina^{1,*}, A. A. Soldatov^{1,2}

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

²Sevastopol State University, Sevastopol, Russia

*e-mail: gostolga@yandex.ru

The effect of moderate (2 mg O₂/L) and acute (1 mg O₂/L) hypoxia on the state of the antioxidant complex of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) was studied. The activity of superoxiddismutase (SOD), catalase and glutathione peroxidase (GP) in the hepatopancreas and gills of the mollusk was determined. The reactions of the AO complex of mussels to oxygen deficiency depended on the degree of hypoxic exposure and had tissue specificity. Acute hypoxia had a more pronounced effect on the mussel than moderate. In the gills of the mollusk under acute hypoxia, an increase in the activity of all the studied enzymes was observed. In the digestive gland of the mussel, under these conditions, only catalase activity increased, and SOD significantly decreased. Under moderate hypoxia conditions, the AO protection of the mollusk gills was provided by SOD and GP, and in hepatopancreas – by activation of catalase and GP. These reactions indicate the development of moderate oxidative stress in mussel tissues under both hypoxia regimes. The features of the AO response of gills and hepatopancreas reflect their tissue-specific sensitivity to the effects of oxygen deficiency.

Keywords: hypoxia, antioxidant complex, mussel

УДК 639.21:574.24:591.111.3

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА КОАГУЛЯЦИОННУЮ АКТИВНОСТЬ
ПЛАЗМЫ КРОВИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ (*Oncorhynchus mykiss*),
ОБЫКНОВЕННОГО КАРПА (*Cyprinus carpio*) И АФРИКАНСКОГО
КЛАРИЕВОГО СОМА (*Clarias gariepinus*) *in vitro***

© 2024 г. Д. И. Березина^{a, *}, Л. Л. Фомина^a, Т. С. Кулакова^a,
К. Э. Моданова^a, В. В. Попова^b

^aВологодская государственная молочно-хозяйственная академия им. Н.В. Верещагина, Вологда, Россия

^bОбщество с ограниченной ответственностью “Аквакультура”, Череповец, Россия

*e-mail: vetxwork@gmail.com

Поступила в редакцию 30.11.2023 г.

После доработки 07.01.2024 г.

Принята к публикации 10.01.2024 г.

Проанализированы данные коагулограмм радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) и обыкновенного чешуйчатого карпа *Cyprinus carpio* (L., 1758), полученные клоттинговыми методами при температурах инкубации плазмы 43°C, 40°C, 37°C, 24°C, 28°C и 18°C. Выявлено, что у сома и карпа в активации свертывания крови преобладает внутренний путь, а у форели основные пути — внутренний и общий. Из всех исследованных рыб по количеству растворимых фибрин-мономерных комплексов лидировала форель. Установлены гипо- и гиперкоагуляционные сдвиги в плазменном гемостазе исследованных видов *in vitro* при низких и высоких температурах реакционной среды. Фибриноген и антитромбин III проявляют термолабильность при температурах, отличных от 37°C. Корреляционно-регрессионный анализ показал, что наиболее тесно связаны с изменением температуры протромбиновое время (на 50%) у карпа, и активность фибриногена и антитромбина III (на 77 и 52% соответственно) у сома. Выявленные закономерности могут стать основой для определения границ термической адаптации рыб и разработки биомаркеров теплового стресса.

Ключевые слова: рыбы, кровь, коагуляция, гемостаз, температура

DOI: 10.31857/S0320965224050127, **EDN:** XQSWIQ

ВВЕДЕНИЕ

Гемостаз — сложный защитный механизм сохранения жидкого состояния крови у позвоночных, включающий множественные взаимозависимые действия между тромбоцитами, эндотелием сосудов и плазменными белками. Плазменно-коагуляционное звено (вторичный гемостаз) представляет собой каскад протеолитических реакций, главная цель которого — формирование фибринового сгустка (Тюкавин, 2021). Очевидно, нарушения в одном или нескольких компонентах этой сложной системы могут приводить к обильным кровотечениям или тромбозам у животных.

Основные механизмы свертывания крови хорошо исследованы у высших животных и человека, но значительно меньше у низших позвоноч-

ных, в том числе у рыб. В связи с особенностями среды обитания и эволюционной ступени вопрос изучения основных механизмов их гемокоагуляции становится актуальным. Генетическая и эволюционная картины функционирования гемостатического каскада рыб достаточно полны (Jagadeeswaran, Sheehan, 1999; Jiang, Doolittle, 2003; Jagadeeswaran et al., 2007; Doolittle, 2009; Kim et al., 2009), а *Danio rerio* (Hamilton, 1822) используется как генетическая модель в современных медицинских коагулологических исследованиях (Jagadeeswaran et al., 2005). Также дана клинико-диагностическая характеристика свертывания крови некоторых видов костистых рыб (Doolittle, Surgenor, 1962; Van Vliet, 1985; Lewis, 1996; Tavares-Dias, Oliveira, 2009). Согласно этим данным, свертывание крови происходит по одной и той же фундаментальной схеме у всех позвоночных, а факторы свертывания крови рыб аналогичны таковым у млекопитающим, за исключением определенной степени видоспецифичности белков.

Сокращения: АЧТВ — активированное частичное тромбопластиновое время, ПВ — протромбиновое время, ТВ — тромбиновое время.

Такая специфичность затрудняет количественное измерение многих компонентов свертывания крови и их качественную идентификацию. Также эти исследования выявили различия во времени свертывания и содержания определенных факторов свертывания крови у различных групп рыб и подчеркнули необходимость использования проверенных и однотипных процедур (например, природы используемого тромбопластина, вида лабораторной посуды) в исследованиях гемостаза этих гидробионтов.

Известно (Tavares-Dias, Oliveira, 2009; Жичкина и др., 2017), что время свертывания крови у рыб короче, чем у млекопитающих, вероятно, из-за высоких уровней некоторых компонентов коагуляции. Ускорителем процесса также может служить кожная слизь, в которой содержится, как предполагается, большое количество тромбопластина (тканевого фактора) (Кудряшов, 1960; Головина, 1996; Ботязова, 2000; Жичкина, 2017). Важно отметить, что тромбоциты рыб играют центральную роль во внутреннем преобразовании протромбина в тромбин и ответственны за ретракцию сгустка (Doolittle, Surgenor, 1962; Doolittle, 2009).

Некоторые данные коагулограмм, полученных с помощью рутинных лабораторных скрининговых тестов, охватывают небольшое количество пресноводных видов: мозамбикская тиляпия *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) (Smit, Schoonbee, 1988), карп обыкновенный *Cyprinus carpio* (L., 1758) (Fujikata, Ikeda, 1985a, 1985b, 1985c; Kawatsu, 1986; Kawatsu, Sato, 1987; Kawatsu, Kondo, 1989; Kawatsu et al., 1989, 1991; Jung, Kawatsu, 1994; Jung, Kawatsu, 1995a, 1995b; Березина, Фомина, 2022; Berezina, Fomina, 2022), радужная форель *Onchorynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (Ruis, Bayne, 1997), нильская тиляпия *Oreochromis niloticus* (Peters, 1852) (Berezina, Fomina, 2022) и американский сомик *Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1819) (Langdell, 1965), а также морских видов рыб (Pavlidis et al., 1999). Перечисленные и другие исследования показывают, что свертывающая активность крови у рыб зависит от очень многих факторов: температуры, болезни, истощения, токсических веществ, антикоагулянтов, стресса. Наши исследования (Berezina, Fomina, 2022) подтверждают огромную вариабельность параметров коагуляции у рыб различных классов и видов и указывают на преобладание общего и внешнего путей активации гемокоагуляции у костно-хрящевых рыб (Chondrostei), тогда как функциональность внутреннего пути у костистых (Teleostei) варьируется между различными группами рыб. Важно подчеркнуть, что из-за отсутствия стандартизации используемых методик некоторые вопросы структурно-функциональной организации свертывания крови у рыб остаются открытыми.

Исследование влияния температурного фактора на коагуляционную активность крови у рыб актуально по нескольким причинам: во-первых,

в целях адаптации существующих скрининговых тестов, созданных в гуманной медицине; во-вторых, для уточнения знаний о реактивности коагуляционного ответа пойкилотермных рыб в ответ на гипо- и гипертермию.

Температура является вторым по важности после кислорода фактором водного образа жизни. Рыбы испытывают в природных условиях непрерывные колебания температуры, и воздействие колебаний температур на рыб может проявляться по-разному в зависимости от характера колебаний (Смит, 1986). В настоящих условиях потепления климата экстремным и стрессовым рыбам необходимо справляться с постепенным повышением температуры среды обитания и с увеличением частоты резких колебаний температуры. Также рыбы могут подвергаться резкому понижению температуры воды в результате естественных или антропогенных термоклинов.

Биохимически катализируемые реакции в организме любого животного имеют тенденцию протекать медленнее при низких температурах и быстрее при более высоких, вплоть до начала денатурации белков, после чего скорость реакции быстро снижается (Evans et al., 2014). Помимо этого, тепловой стресс, как и любой другой вид стресса, у рыб сопровождается выделением гормонов стресса — кортизола и катехоламинов, адреналина и норадреналина. Наличию коагуляционных сдвигов под влиянием гормонов стресса у *Cyprinus carpio* и *Oreochromis niloticus* посвящены наши более ранние исследования (Berezina et al., 2020; Березина, 2021).

Кровь, в том числе система гемостаза, — наиболее лабильная система и достаточно быстро реагирует на различные изменения, происходящие в окружающей среде. Известно, что при повышении температуры тела у животных и человека происходит резкая активация свертывающей системы крови (Николаев, 2016), тогда как при снижении — регистрируют как гипер-, так и гипокоагуляционные сдвиги (Лычева и др., 2017). Предполагается, что ферменты, принимающие участие в свертывании крови рыб, способны работать в более широком диапазоне температур, чем у теплокровных видов, поскольку температура их тела тесно связана с изменчивой температурой воды (Ботязова, 2000).

Цель данной работы — исследовать функциональное состояние плазменного гемостаза рыб стандартными клоттинговыми методами и установить закономерности в реагировании этой системы на воздействие термического фактора *in vitro*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Подробной клинко-диагностической характеристике параметров коагулограммы посвящена наша более ранняя работа (Березина, Фомина, 2022).

Опыт проводили в региональном центре развития аквакультуры “АкваБиоЦентр” Вологодской Государственной молочно-хозяйственной академии им. Н.В. Верещагина. В исследовании использовали кровь здоровых особей радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) ($n = 15$) массой 800–1000 г (без половой идентификации), выращенных в ООО “Аквакультура” (Моткозеро Белозерского р-на Вологодской обл.); здоровых особей африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) ($n = 10$) массой 200–1000 г (без половой идентификации), выращенных в “АкваБиоЦентре” Вологодской государственной молочно-хозяйственной академии им. Н.В. Верещагина; особей обыкновенного чешуйчатого карпа *Cyprinus carpio* ($n = 15$) массой 800–1000 г (без половой идентификации), выращенных в рыбоводческом хозяйстве ООО “Рыбоводарная фирма “Диана” (Вологодская обл.). Отбор проб крови проводили пункцией гемального канала в пробирки из силиконизированного стекла, содержащие 3.8%-ный раствор цитрата натрия в соотношении 1 : 9. Объектом исследования была бедная тромбоцитами плазма. До взятия крови рыб анестезировали, добавляя в воду гвоздичное масло в концентрации 0.033 мл/л (Namackova et al., 2006) и выдерживая в ней 15 мин.

Для определения показателей плазменно-коагуляционного гемостаза рыб использовали коагулометр “Thrombostat” (Behnk Elektronik, Германия) со стандартным температурным режимом 37°C (Фомина и др., 2017) и термостат медицинский водяной ELMi TW-2 с установленными температурами: 43°C, 40°C, 28°C (для *Clarias gariepinus*), 24°C и 18°C. Применяли медицинские наборы: “Тромбо-тест”, “Техпластин-тест”, “АПТВ-тест”, “РФ-МК-тест планшетный вариант”, “Хромотех-Анти-

тромбин” (ООО Технология-Стандарт, Россия) и активность фибриногена (НПО РЕНАМ, Россия). Все исследования проводили в соответствии с инструкциями к реагентам.

Данные представлены в виде среднего значения и его стандартной ошибки ($M \pm m$). Нормальность распределения оценивали при помощи критерия Шапиро–Уилка. Для оценки достоверности различий параметров между видами в парных независимых выборках использовали критерий Манна–Уитни, для различий параметров при разных температурах в множественных зависимых выборках — критерий Вилкоксона. Силу парной линейной связи между переменными оценивали при помощи непараметрического коэффициента корреляции Спирмана (R). Качественную интерпретацию силы связи между показателями коагулограммы и температурой инкубации плазмы выполняли на основе шкалы Чеддока. Влияние температурного фактора оценивали с помощью теоретического коэффициента детерминации (R^2). Статистическую значимость коэффициентов корреляции проверяли с помощью статистического критерия Фишера (однофакторный дисперсионный анализ, One-way ANOVA) (Шихова, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На первом этапе описания полученных результатов дан их сравнительный межвидовой анализ при стандартизированной для клоттинговых тестов температуре, равной 37°C. Нарушения конечного этапа свертывания (по общему пути) определяют с помощью измерения ТВ, а ПВ характеризует гемокоагуляцию по внешнему пути (путь тканевой активации). В процессе сравнения коагулограмм (табл. 1) достоверно выявля-

Таблица 1. Коагулограмма рыб при различных температурах инкубации плазмы

<i>T</i>	Вид	ТВ, с	ПВ, с	АЧТВ, с	Активность фибриногена, с	Активность антитромбина III, с
18 (а)	<i>O. mykiss</i>	91.76 ± 43.46 [#]	>250 ^{#°б}	34.64 ± 1.66 ^{#вд}	—	—
	<i>C. gariepinus</i>	>1000 [°]	>1000 [°]	425.00 ± 73.06 ^{°бвгд}	>300 [°]	—
	<i>C. carpio</i>	10.99 ± 1.47 ^{#бвгд}	23.27 ± 2.03 ^{#бвгд}	42.93 ± 4.94 ^{#бвгд}	28.17 ± 1.96 ^{#вг}	45.20 ± 8.48 ^{бвг}
24/28 (б)	<i>O. mykiss</i>	30.16 ± 1.16 ^{#вд}	98.39 ± 12.39 ^{#°авд}	31.64 ± 7.20 ^{#°вд}	21.39 ± 2.30 ^{#в}	—
	<i>C. gariepinus</i>	>1000 [°]	>1000 [°]	189.46 ± 65.97 ^{°°а}	>300 [°]	297.40 ± 57.03 ^в
	<i>C. carpio</i>	26.62 ± 5.18 ^{#авгд}	11.47 ± 0.80 ^{#°авгд}	25.73 ± 2.74 ^{#°авгд}	25.83 ± 1.60 ^{#°вгд}	82.46 ± 10.77 ^{авгд}
37 (в)	<i>O. mykiss</i>	15.87 ± 1.44 ^{#°бд}	>250 ^{#°б}	15.21 ± 0.43 ^{#°абд}	14.18 ± 2.85 ^{бс}	—
	<i>C. gariepinus</i>	>1000 [°]	>1000 [°]	153.88 ± 52.49 ^{°°а}	7.03 ± 0.85 ^{°°г}	3.70 ± 0.11 ^{°б}
	<i>C. carpio</i>	535.13 ± 127.76 ^{°абгд}	212.74 ± 24.42 ^{°°абгд}	14.22 ± 1.20 ^{#°абг}	19.65 ± 1.25 ^{#°абд}	17.84 ± 1.84 ^{#°аб}
40 (г)	<i>C. gariepinus</i>	>1000 [°]	>1000 [°]	132.69 ± 68.39 ^{а°}	33.24 ± 8.09 ^в	—
	<i>C. carpio</i>	187.97 ± 12.89 ^{#°авд}	150.34 ± 13.01 ^{#°авд}	11.00 ± 0.99 ^{#°авв}	18.55 ± 0.57 ^{абд}	22.02 ± 2.42 ^{аб}
43 (д)	<i>O. mykiss</i>	12.84 ± 0.90 ^{#°бв}	>250 ^{#°б}	>250 ^{#°авв}	—	—
	<i>C. gariepinus</i>	>1000 [°]	>1000 [°]	96.70 ± 26.60 ^{°°а}	74.35 ± 2.96 [°]	—
	<i>C. carpio</i>	90.77 ± 10.39 ^{#°абвг}	670.93 ± 49.43 ^{#°абвг}	14.27 ± 1.43 ^{#°аб}	26.02 ± 2.66 ^{#°бвг}	27.95 ± 5.73 ^б

Примечание. *T* — температура инкубации плазмы, °C; а–д — значимые различия между значениями при разных температурах инкубации плазмы ($p \leq 0.05$).

* — значимые различия со значением *Oncorhynchus mykiss* ($p \leq 0.05$), # — значимые различия со значением *C. gariepinus* ($p \leq 0.05$); ° — значимые различия со значением *Cyprinus carpio* ($p \leq 0.05$).

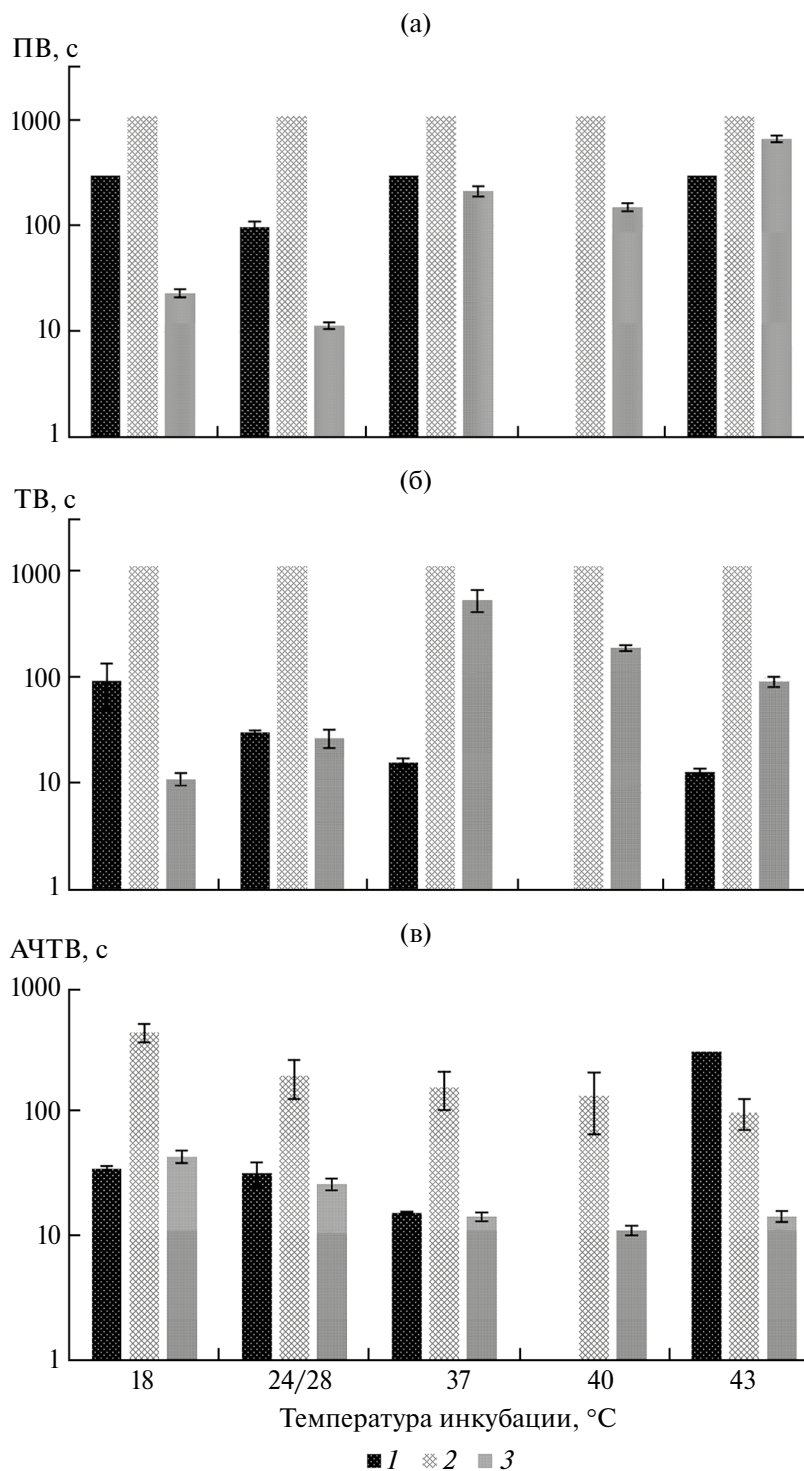


Рис. 1. ПВ (а), ТВ (б) и АЧТВ (в) при различных температурах инкубации плазмы. 1 – *Oncorhynchus mykiss*, 2 – *Clarias gariepinus*, 3 – *Cyprinus carpio*.

ны крайне удлиненные ТВ и ПВ у африканского клариевого сома по сравнению с обыкновенным карпом и радужной форелью. Также достоверно высокие значения ПВ были получены у радужной форели (рис. 1а), однако ТВ оказалось наиболее коротким по сравнению с остальными видами рыб. Эффективность внутреннего (путь контакт-

ной активации) и общего путей свертывания, оцениваемая по АЧТВ, у радужной форели и обыкновенного карпа достоверно в 10 раз выше, чем у африканского клариевого сома (рис. 1в). Активность фибриногена – показатель, отражающий способность превращения фибриногена в фибрин под влиянием человеческого тромбина в

условиях разной температуры. У обыкновенного карпа при 37°C эта активность была достоверно выше на 64% по сравнению с африканским клариевым сомом и на 28% по сравнению с радужной форелью (рис. 2а). Активность антитромбина III отражает способность этого белка инактивировать факторы свертывания. Антикоагуляционные свойства крови при 37°C у африканского клариевого сома достоверно на 79% более выражены по сравнению с обыкновенным карпом (рис. 2б).

На втором этапе анализа наблюдений определен коагулологический ответ на изменение температуры реакционной среды (плазмы) у рыб с различным термобиологическим статусом. Анализируя свертывающую активность крови радужной форели, можно проследить ускорение ТВ по мере увеличения температуры инкубации в 7.1 раза. При исследовании ПВ зарегистрировано отсутствие или крайне сильное удлинение процесса свертывания как при увеличении, так и при уменьшении температуры инкубации. Длитель-

ность АЧТВ у этого вида рыб при минимальной температуре 18°C в 2.2 раза больше, чем при стандартной для данной методики (37°C), а при najwyżшей (43°C) можно наблюдать неактивность коагуляционных процессов. Скорость преобразования фибриногена у радужной форели оценивали при 24°C и 37°C, разница между которыми заключалась в замедлении этого процесса на 33% из-за уменьшения температуры инкубации.

Динамика ТВ и ПВ в ответ на изменение температурной среды у африканского клариевого сома *in vitro* отсутствовала. Самое длительное АЧТВ зафиксировано при температуре 18°C, и прямо пропорционально ускорялось по мере увеличения температуры до 43°C, образовав разницу в 4.4 раза. Аналогичная картина характерна и для активности фибриногена. При низких температурах активность фибриногена была чрезвычайно низкой, и крайнее ускорение перехода этого белка в нерастворимую форму происходило с повышением температуры инкубации от общеупотребимой (37°C),

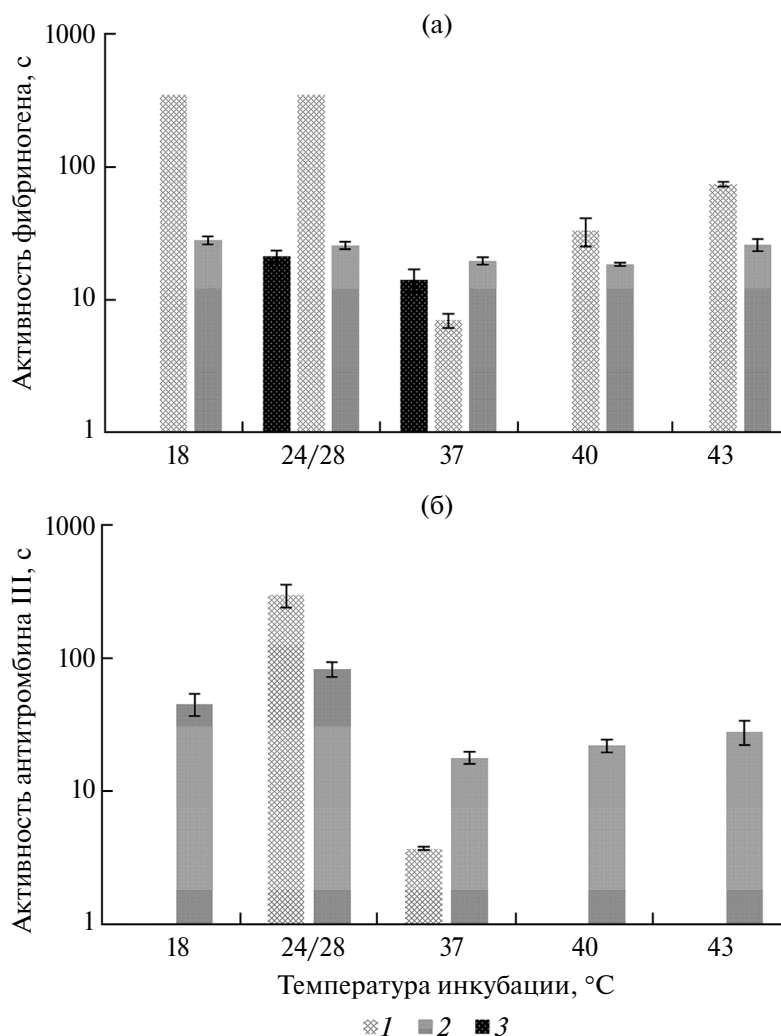


Рис. 2. Активность фибриногена (а) и антитромбина III (б) у рыб при различных температурах инкубации плазмы. Обозначения, как на рис. 1.

разница была в 10.5 раз. Активность антифibrиногена (АТ III) при 28°C в 80.3 раза превышала таковую при стандартной температуре (37°C).

В плазме обыкновенного карпа возникал комплекс гипер- и гипокоагуляционных реакций в процессе изменения температуры. Самое длительное ТВ зафиксировано при стандартной температуре (37°C), тогда как с ее уменьшением до 18°C или увеличением до 43°C оно сокращалось в 49 и 6 раз соответственно. Также отмечено общее удлинение ПВ от низких температур к высоким в 29 раз. Напротив, АЧТВ в 3 раза сокращалось с повышением температуры инкубации плазмы, минимум зафиксирован при 40°C. Активность фибриногена при падении или подъеме температуры линейно снижалась на 30.2 и 24.4% соответственно относительно минимума при 37°C. Наибольшую активность антифibrиноген III у обыкновенного карпа проявлял в диапазоне 18–24°C, наименьшую – в 37–43°C.

Также выявлена разница в содержании промежуточных продуктов распада фибринового сгустка вследствие фибринолиза, называемых фибрин-мономерными комплексами (РФМК). Их количество, определенное при температуре 22–24°C, у радужной форели и карпа достигало 91.76 ± 43.46 и 7.47 ± 1.09 соответственно. Количество РФМК форели было достоверно наибольшим из всех исследованных нами ранее рыб (Berezina, Fomina, 2022). В крови сома зафиксировано отсутствие РФМК.

На третьем этапе обработки данных выявлена связь параметров коагулограммы с температурным фактором, и оценены качество и значимость полученных корреляций. Корреляционно-регрессионный и однофакторный дисперсионный анализы показали, что степень влияния температурного фактора на изучаемые параметры у разных видов рыб неодинакова и разнонаправлена. Наиболее тесные ($R = 0.7–0.9$) достоверные зависимости были получены у двух видов рыб: положительная связь между температурой и ПВ у обыкновенного карпа ($R = 0.8$), а также отрицательная связь между температурой и активностью фибриногена ($R = -0.7$) и антифibrиногена III ($R = -0.8$) у африканского клариевого сома. У форели тесных достоверных связей не было выявлено. Поля указанных корреляций даны на рис. 3. Основываясь на полученных зависимостях и теоретическом коэффициенте детерминации, можно утверждать, что ПВ у карпа на 50% зависит от температуры инкубации плазмы. Для показателей активности фибриногена и антифibrиногена III сома были характерны доли влияния температуры в 77 и 52% соответственно.

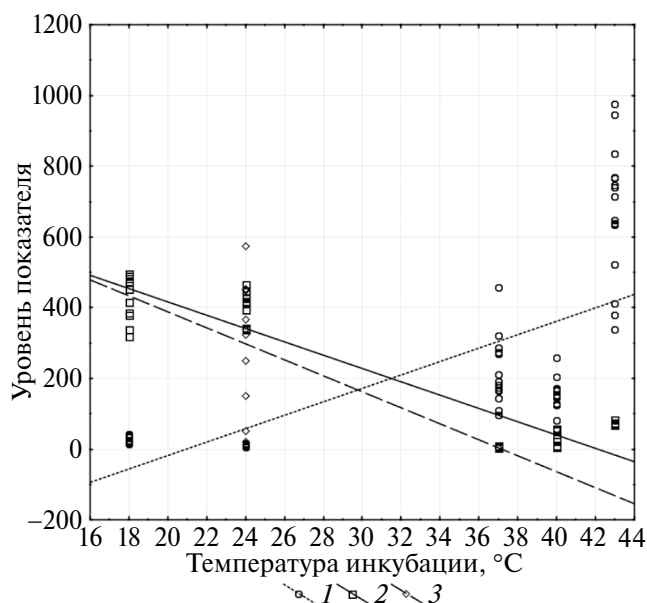


Рис. 3. Регрессионная модель корреляции между температурой инкубации плазмы и ПВ у *Cyprinus carpio* (1), активностью фибриногена (2) и антифibrиногена III (3) у *Clarias gariepinus*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При интерпретации полученных данных необходимо учитывать, что не существует стандартизированных температурных условий при проведении коагулологических анализов у рыб. По-видимому, следует принимать “зону температурного комфорта” того или иного вида как более корректную при оценке физиологических реакций. Для форели она находится в пределах 10–18°C (Григорьев, Седова, 2008), для обыкновенного карпа – 20–24°C (Oyugi et al., 2012), и для африканского клариевого сома – 25–30°C (Ярмош, 2020). Однако при проведении сравнительных межвидовых исследований актуален вопрос, какую температуру инкубации принимать как стандартную с учетом подтвержденной термальной реактивности коагуляционных процессов. Вместе с тем, в исследованиях гемостаза важен правильный подбор лабораторной посуды (Kawatsu, 1986; Smit, Schoonbee, 1988) и вида тканевого фактора, из-за которых получаемые значения могут различаться (Langdell, 1965; Kawatsu, Kondo, 1989). Например, множество авторов подчеркивают, что использование тромбопластина мозга рыб в исследованиях сильно ускоряет формирование сгустка (Smit, 1988; Lewis, 1996; Pavlidis et al., 1999; Tavares-Dias, Oliveira, 2009).

С учетом настоящих и наших предыдущих исследований (Березина, Фомина, 2022) неактивность коагуляционного гемостаза у африканского клариевого сома весьма сходна с таковой

обыкновенного карпа, где ТВ и ПВ были достаточно длинными. Короткое относительно них АЧТВ свидетельствует о преобладании внутренней активации свертывания. Исходя из данных коагулограммы форели, активность гемостаза по общему пути у форели является основной. Нельзя точно сказать о видоспецифичности строения собственных белков каскада коагуляции (тканевый фактор, тромбин) исследованных видов рыб, поскольку воздействие стресса (Березина, 2021) показало активацию коагуляционного процесса у карпа и тиляпии с использованием тех же реактивов. Однако при использовании аутореагентов вероятно ускорение свертывания.

В описании методик исследований гемокоагуляции у рыб температура инкубации в основном устанавливается согласно утвержденной для медицинских наборов (37°C), либо равна комнатной (22–24°C) или вовсе не указывается, однако есть немногочисленные данные о вариативности температур. Известно, что кровь антарктических рыб, способных жить при температуре ~0°C (*Pagothenia borchgrevinki* и *Salmo gairdnerii*), быстро сворачивается в холоде, и скорость свертывания увеличивается при нагреве до 25°C, после чего процесс свертывания инактивируется (Feeney et al., 1972). В этой же работе указано, что наименьшее время коагуляции у *Cyprinus carpio* — при температуре от 26°C до 42°C, после чего процесс прекращается. В работе (Langdell et al., 1965) авторы, определяя коагуляционную активность крови *Ameiurus nebulosus* при 28°C, отмечают, что плазма рыбы быстро разрушается при более высоких температурах. Также, помимо времени свертывания крови, имеются описания коагулограмм рыб (ПВ, АЧТВ, время рекальцификации). По данным (Kawatsu, 1986), цитратная плазма *Cyprinus carpio* теряет свертывающую активность в течение 12 ч при инкубации при 37°C, тогда как при 25°C свертывающая активность поддерживается в течение долгих часов. Автор делает вывод о хорошо развитом внутреннем пути активации коагуляции у карпа и предполагает наличие двух или более термолабильных факторов свертывания крови в его плазме, которые быстро разрушаются при высокой температуре. В работе (Smit, Schoobee, 1988) не выявлено различий в активности протромбина у *Oreochromis mossambicus* и *Cyprinus carpio* при 25°C и 34°C.

Повышение свертывающей активности крови (времени свертывания) также было зафиксировано в результате воздействия теплового стресса на *Oreochromis mossambicus* и объяснено увеличением количества тромбоцитов и катализом превращения фибриногена в фибрин (Zaragoza et al., 2008). Аналогичные изменения в гемокоагуляции

Oncorhynchus mykiss под влиянием термического шока и других стрессоров отмечают другие авторы (Ruis, Bayne, 1997). Судя по этим данным, система свертывания крови также участвует в общей реакции рыб на стресс. Фактическая кровопотеря, по-видимому, не является необходимой для повышения активности механизма гемостаза. Внутрисосудистое свертывание крови — проблема, встречающаяся у млекопитающих из-за дисфункции противосвертывающих и фибринолитических механизмов, может быть особенно важной и в белых мышцах рыб с плохой перфузией, где тромбообразование способно усугубляться застоем крови. Об этом свидетельствует сохранение гиперкоагуляции у *Salmo gairdneri* в течение 5 ч после действия стрессора при нормальном уровне тромбоцитов (Casillas, Smith, 1977). В обоих исследованиях авторы приходят к заключению, что изменения в свертывающей системе крови служат чувствительными индикаторами сублетальных стрессов у рыб.

Наши наблюдения частично подтверждают вышеуказанные эффекты у млекопитающих и рыб. Обобщенные данные свидетельствуют об активации свертывающих процессов при нагреве реакционной среды по общему и внутреннему путям коагуляции у форели, и только по внутреннему — у сома и карпа. В то же время, увеличение температуры плазмы угнетает свертывание (гипокоагуляция) по общему и внешнему путям у карпа. Крайне высокие (43°C) температуры инактивируют или сильно замедляют активацию гемостаза по внутреннему пути у форели, а относительно быстрое превращение протромбина в тромбин у этого вида рыб происходит исключительно при 24°C. Наибольшая активность фибриногена и антитромбина у всех видов рыб наблюдается при ~37°C, отклонение от нее приводит к угнетению разной степени, что, вероятно, вызвано частичным разрушением этих белков или видоспецифичностью тромбина, используемого в лабораторных тестах.

Учитывая вышеизложенное, очевидно, что изменение климата негативно повлияет на продуктивность рыб, увеличивая частоту экстремальных температурных явлений, которые будут иметь острые физиологические последствия. В это число входит также дисбаланс функционирования системы гемостаза и других параметров гемодинамики.

Полученные экспериментальные данные, характеризующие реактивность плазменного гемостаза рыб, можно использовать для разработки лабораторных клоттинговых тестов, адаптированных для экологии, ихтиологии и рыбоводства.

Выявленные закономерности, если они будут подтверждены *in vivo*, также послужат основой для более глубокого понимания термоустойчивости организма рыб и разработки биомаркеров теплового стресса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При определении гемостатического статуса лабораторными скрининговыми методами установлено, что у африканского клариевого сома и обыкновенного карпа в активации свертывания крови преобладает внутренний (контактный) путь, у радужной форели активация идет по общему и внутреннему путям. Количество промежуточных продуктов распада фибринового сгустка вследствие фибринолиза у форели наибольшее из исследованных рыб, у сома они отсутствуют. Также описанные гемостазиологические картины свидетельствуют о выраженном влиянии температуры на активность коагуляции *in vitro*. При нагреве она растет или снижается у всех видов рыб с различной выраженностью ответа тех или иных механизмов. Крайне высокие температуры инактивируют или сильно замедляют активацию гемостаза по внутреннему и внешнему путям у форели и по внешнему — у карпа. Вместе с тем, фибриноген и антитромбин III проявляют термолабильность при температурах, отличных от 37°C. Выявлены наиболее зависимые от температуры реакционной среды параметры коагулограммы: тесная положительная связь протромбинового времени с нагревом у карпа, (причем изменение этого параметра на 50% можно объяснить влиянием температурного фактора); тесная отрицательная связь активности фибриногена и антитромбина у сома — эти параметры на 77 и 52% соответственно зависят от температуры. Выявленные закономерности следует учитывать при определении границ термоустойчивости рыб и разработки биомаркеров теплового стресса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского научного фонда № 23-26-00115, <https://rscf.ru/project/23-26-00115>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березина Д.И. 2021. Гематологические показатели рыб при индуцированном стрессе: Дис. ... канд. биол. наук: 06.02.01. Вологда; Молочное.
- Березина Д.И., Фомина Л.Л. 2022. Влияние аналогов кортизола на показатели вторичного гемостаза

карпа *Cyprinus carpio* // Биология внутр. вод. № 5. С. 586.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222050047>

- Ботязова О.А. 2000. Физиология системы крови: сравнительные, экологические и эволюционные аспекты: Уч. пособие. Ярославль: Ярослав. гос. ун-т.
- Головина Н.А. 1996. Морфофункциональная характеристика крови рыб — объектов аквакультуры: Дис. ... докт. биол. наук: 03.00.10. М. 228 с.
- Григорьев С.С., Седова Н.А. 2008. Перспективы товарного лососеводства на Камчатке // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 12. С. 2.
- Жичкина Л.В., Карпенко Л.Ю., Касумов М.К., Скопичев В.Г. 2017. Физиология рыб. Книга 1. Физиология крови и кровообращения рыб. Иммунная система рыб. СПб.: Квадро.
- Журашова Б.А. 1960. Проблемы свертывания крови и тромбообразования. М.: Высш. шк.
- Лычева Н.А., Шахматов И.И., Киселев В.И. 2017. Влияние среды охлаждения на состояние системы гемостаза у крыс // Бюллетень сибирской медицины. Вып. 16(1). С. 50.
- Николаев В.Ю. 2016. Состояние системы гемостаза при общем перегревании у крыс: Дис. ... канд. мед. наук: 03.03.01. Барнаул.
- Смит Л.С. 1986. Введение в физиологию рыб: сокращ. пер. с англ. В.И. Лапина. М.: Агропромиздат. (Smith L.S. 1982. Introduction to fish physiology. TFH.).
- Тюкавин А.И., Черешнев В.А., Яковлев В.Н., Гайворонский И.В. 2021. Физиология с основами анатомии: Учебник. М.: ИНФРА-М.
- Фомина Л.Л., Кулакова Т.С., Березина Д.И. 2017. Определение активности плазменно-коагуляционного звена системы гемостаза рыб клоттинговыми методами с использованием коагулометра // Актуальные вопросы вет. биологии. Т. 35. № 3. С. 54.
- Шихова О.А. 2017. Математическая биостатистика: Методические указания и индивидуальные задания. Вологда; Молочное: ФГБОУ ВО Вологодская ГМХА.
- Ярмош В.В. 2020. Клариевый сом — перспективный объект индустриального рыбоводства: монография. Пинск: ПолесГУ.
- Berezina D.I., Fomina L.L., Goreva A.D. 2020. Effect of stress factors on the coagulogram of common carp, *Cyprinus carpio* // Biosci. Biotechnol. Res. Asia. V. 17. № 3. P. 629.
- Berezina D.I., Fomina L.L. 2022. Comparative physiological aspects of plasma hemostasis of some commercial fish species // Egyptian J. Aquat. Biol. and Fish. V. 25. № 6. P. 33.
- Casillas E., Smith L.S. 1977. Effect of stress on blood coagulation and haematology in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish Biol. V. 10(5). P. 481.

- Doolittle R.F., Surgenor D.M. 1962. Blood coagulation in fish // Amer. J. Physiol.—Legacy Content. V. 203. № 5. P. 964.
- Doolittle R.F. 2009. Step-by-step evolution of vertebrate blood coagulation // Cold Spring Harbor Laboratory Press. V. 74. P. 35.
- Evans D.H., Claiborne J.B., Currie S. 2014. The physiology of fishes. USA, FL. CRC Press.
- Feeney R.E., Vandenheede J., Osuga D.T. 1972. Macromolecules from cold-adapted antarctic fishes // Die Naturwissenschaften. V. 59. № 1. P. 22.
- Fujikata A., Ikeda Y. 1985b. Effect of handling on blood coagulation in carp (*Cyprinus carpio*) // Bull. Japanese Soc. Sci. Fish. V. 51. P. 1093.
- Fujikata A., Ikeda Y. 1985c. Relation between blood-coagulation and thrombocyte in carp // Bull. Japanese Soc. Sci. Fish. V. 51. № 10. P. 1613.
- Fujikata A., Ikeda Y. 1985a. Blood-coagulation and clotting tests in carp // Bull. Japanese Soc. Sci. Fish. V. 51. № 6. P. 933.
- Hamackova J., Kouril J., Kozak P., Stupka Z. 2006. Clove oil as an anaesthetic for different freshwater fish species // Bulgarian J. Agricult. Sci. V. 12. № 2. P. 185.
- Jiang Y., Doolittle R.F. 2003. The evolution of vertebrate blood coagulation as viewed from a comparison of puffer fish and sea squirt genomes // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 100. № 13. P. 7527.
- Jung S.H., Kawatsu H. 1994. Russell's viper venom clotting time of common carp plasma // Fisheries Science. V. 60. № 5. P. 511.
- Jung S.H., Kawatsu H. 1995a. Anticoagulant Effects of Warfarin in the Common Carp // Fisheries Sci. V. 61. № 4. P. 653.
- Jung S.H., Kawatsu H. 1995b. Effects of the herbicide molinate on Russell's viper venom clotting time and chromogenic substrate assay for factor x in the plasma of common carp, *Cyprinus carpio* // Aquaculture Sci. V. 43. № 1. P. 153.
- Jagadeeswaran P., Gregory M., Day K. et al. 2005. Zebrafish: a genetic model for hemostasis and thrombosis // J. Thromb. and Haemost. V. 3. № 1. P. 46.
- Jagadeeswaran P., Kulkarni V., Carrillo M. et al. 2007. Zebrafish: from hematology to hydrology // J. Thromb. and Haemost. V. 5. № 1. P. 300.
- Jagadeeswaran P., Sheehan J.P. 1999. Analysis of blood coagulation in the zebrafish // Blood Cells, Molecules, and Diseases. V. 25. № 4. P. 239.
- Kim S., Carrillo M., Kulkarni V. et al. 2009. Evolution of primary hemostasis in early vertebrates // PLoS ONE. V. 4. № 12. e8403.
- Kawatsu H. 1986. Clotting time of common carp blood // Bull. Japanese Soc. Sci. Fish. V. 52. № 4. P. 591.
- Kawatsu H., Kondo K., Kubono K. 1989. Hemostatic disorder in common carp induced by exposure to the herbicide molinate // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55. № 5. P. 779.
- Kawatsu H., Kubono K., Wakabayashi T. 1991. Effect of oral administration of warfarin on blood coagulation in the common carp // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 57. № 4. P. 619.
- Kawatsu H., Sato M. 1987. Effect of glass contact on the clotting time of carp blood // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 53. № 9. P. 1533.
- Kawatsu H., Kondo K. 1989. Prothrombin time of common carp blood // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55. № 1. P. 183.
- Lewis J.H. 1996. Comparative hemostasis in vertebrates. N.Y.: Springer Science & Business Media.
- Langdell R.D., Bryan F.T., Gibson Jr.W.S. 1965. Coagulation of catfish blood // Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. V. 118. № 2. P. 439.
- Oyugi D.O., Cucherousset J., Baker D.J. et al. 2012. Effects of temperature on the foraging and growth rate of juvenile common carp, *Cyprinus carpio* // J. Thermal Biol. V. 37. № 1. P. 89.
- Pavlidis M., Berry M., Kokkari C., Kentouri M. 1999. Prothrombin time, activated partial thromboplastin time and fibrinogen values in Mediterranean marine teleosts // Fish Physiol. and Biochem. V. 21. № 4. P. 335.
- Ruis M.A.W., Bayne C.J. 1997. Effects of acute stress on blood clotting and yeast killing by phagocytes of rainbow trout // J. Aquat. Anim. Health. V. 9. № 3. P. 190.
- Smit G.L., Schoonbee H.J. 1988. Blood coagulation factors in the freshwater fish *Oreochromis mossambicus* // J. Fish Biol. V. 32. № 5. P. 673.
- Tavares-Dias M., Oliveira S.R. 2009. A review of the blood coagulation system of fish // Revista Brasileira de Biociências. V. 7. № 2. P. 205.
- Van Vliet K.J., Smit G.L., Pieterse J.J. et al. 1985. Thromboelastographic diagnosis of blood coagulation in two freshwater fish species // Comp. Biochem. Physiol. V. 82A. № 1. P. 19.
- Zaragoza O.D.R., Rodríguez M.H., Bückle Ramirez L.F. 2008. Thermal stress effect on tilapia *Oreochromis mossambicus* (Pisces: Cichlidae) blood parameters // Mar. Freshwater Behav. and Physiol. V. 41(2). P. 79.

**Effect of Temperature on the Coagulation Activity of Blood Plasma
in Rainbow Trout (*Oncorhynchus Mykiss*), Common Carp (*Cyprinus Carpio*)
and the African Catfish (*Clarias Gariepinus*) *in vitro***

D. I. Berezina^{1, *}, L. L. Fomina¹, T. S. Kulakova¹, K. E. Modanova¹, V. V. Popova²

¹*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education
“Vologda State Dairy Farming Academy by N.V. Vereshchagin*

²*Limited Liability Company “Aquaculture”*

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

Data from coagulograms of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), african sharptooth catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) and common scaly carp *Cyprinus carpio* (L., 1758) obtained by clotting methods at plasma incubation temperatures of 43°C, 40°C, 37°C, 24°C, 28°C and 18°C were analyzed. It was revealed that in catfish and carp the internal pathway predominates in the activation of blood coagulation, and in trout the main ones are the formation of a clot along the internal and general pathways. The amount of soluble fibrin-monomer complexes in trout is the highest of all fish studied. Hypo- and hypercoagulable states in the plasma hemostasis of the studied fish species *in vitro* were established at both low and high temperatures of the reaction medium. Fibrinogen and antithrombin III exhibit thermolabile at temperatures other than 37°C. Correlation and regression analysis showed that the most closely related to changes in temperature in carp are prothrombin time (PT), and the activity of fibrinogen and antithrombin III in catfish. A change in PT of 50% can be explained by the influence of the temperature factor, and the fibrinogen and antithrombin III activity by 77% and 52%, respectively. The identified patterns can become the basis for determining the boundaries of thermal adaptation of fish and developing biomarkers of heat stress.

Keywords: fish, blood, coagulation, hemostasis, temperature

УДК [597.21.5:612.119]”32”

ХАРАКТЕРИСТИКА ЭРИТРОНА ГОЛОВНОЙ ПОЧКИ И ЦИРКУЛИРУЮЩЕЙ КРОВИ КАМБАЛЫ-ГЛОССЫ (*Platichthys flesus*) НА ПРОТЯЖЕНИИ ГОДОВОГО ЦИКЛА

© 2024 г. А. А. Солдатов^{a, b, *}, И. А. Парфенова^b, Т. А. Кухарева^a,
Н. Е. Шалагина^a, В. Н. Рычкова^a

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

^bСевастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

*e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.12.2023 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 15.04.2024 г.

Изучен состав эритрона головной почки (пронефроса) и циркулирующей крови у холодолюбивой камбалы-глоссы (*Platichthys flesus* L., 1758) на протяжении годового цикла. Эритрон пронефроса в основном представляли эритробласты (ЭБ) и базофильные нормобласты (БН). Содержание полихроматофильных нормобластов (ПН) было невелико (<2%). Максимальный размер эритроидного роста гемопоэза в пронефросе зарегистрирован в постнерестовый период (апрель–июль). На него приходилось до 17% клеточной массы отпечатков. В крови преобладали БН и ПН, неспособные к пролиферации. Максимальное содержание этих клеточных форм так же отмечали в постнерестовый период. Клетки более ранних генераций (ЭБ) в крови не обнаружены. Рост продукции эритроидных клеток гемопоэтической тканью совпадал с увеличением числа циркулирующих эритроцитов в крови камбалы-глоссы (R^2 0.608 и 0.991), что свидетельствовало о смещении эритроцитарного баланса в системе красной крови в пользу продукционных процессов. Рассматриваются факторы, ответственные за генерацию эритроцитов гемопоэтической тканью у рыб, находящихся в состоянии нереста.

Ключевые слова: число эритроцитов, состояние эритрона, кровь, пронефрос, годовой цикл, камбала-глосса

DOI: 10.31857/S0320965224050138, **EDN:** XQLCSR

ВВЕДЕНИЕ

Кислородная емкость крови костистых рыб в значительной степени определяет уровень окислительных процессов в их тканевых структурах. Она зависит в основном от числа циркулирующих эритроцитов. Показано (Joshi, 1989; Al-Hassan et al., 1990), что эта величина непостоянна и претерпевает периодические изменения на протяжении годового цикла. Этот факт допускает возникновение ряда критических состояний, связанных, прежде всего, с развитием тканевой гипоксии гемического типа (Soldatov, 2012). Природе их возникновения посвящена серия работ. Допускается влияние температурного фактора, который способствует или ограничивает пролиферативную активность эритроидного роста гемопоэза (Sharma, Joshi, 1985; Joshi, 1989). Однако прямая

зависимость процессов эритропоэза от температуры показана не во всех работах (Al-Hassan et al., 1990; Mahoney, McNulty, 1992). Рост числа эритроцитов в крови рыб наблюдали и в условиях низких температур. Изучение продолжительности жизни ядерных эритроцитов рыб показало, что она достигает 270–310 сут (Золотова, 1989; Fischer et al., 1998). Это позволяет предположить, что у костистых рыб происходит разовая генерация эритроидных клеток гемопоэтической тканью на протяжении годового цикла. Факторы, ее определяющие, остаются открытыми.

Нерегулярность эритропоэтических процессов в гемопоэтической ткани, по-видимому, является основной причиной изменения числа циркулирующих эритроцитов в крови костистых рыб на протяжении года. Основные факторы, усиливающие генерацию эритроидных форм в гемопоэтической ткани, — эритропоэтины. Данные соединения идентифицированы у рыб при помощи

Сокращения: БН — базофильные нормобласты, ПН — полихроматофильные нормобласты, ЭБ — эритробласты.

методов иммунохимического анализа (Chu et al., 2008; Kondera, 2019). Их продукция осуществляется передними почками, они же являются и основным органом эритропоэза (Kulkeaw, Sugiyama, 2012; Witeska, 2013). Выработка эритропоэтинов, в свою очередь, индуцируется гипоксией (Lai et al., 2006; Sarrimanolis et al., 2020). Это состояние у рыб может возникать в период нереста, когда происходит перераспределение пластических ресурсов в пользу генеративной ткани (Shulman, Love, 1999). В этом прямое участие принимает кровь на фоне развития анемичного состояния (Jawad et al., 2004). Показана также чувствительность эритроидного ростка к содержанию половых гормонов в плазме крови рыб (инъекции вытяжек гипофиза карпа, гонадотропина, эстрогена, тестостерона, релизинг-факторов) (Ochiai et al., 1975; Hilge, Klinger, 1978; Pottinger, Pickering, 1987).

Анализ клеточного состава крови и передних почек (пронефроса) показал присутствие значительного числа малодифференцированных эритроидных форм в постнерестовый период, что подтверждает активную генерацию клеток эритроидного ряда именно в период нереста (Andreyeva et al., 2017). Об этом же свидетельствуют данные автордиографии (включение ^3H -тимидина) (Солдатов, 2005). В остальные периоды годового цикла уровень незрелых эритроидных клеток был существенно ниже. Эта закономерность показана в основном на теплолюбивых видах (Солдатов, 2005; Andreyeva et al., 2017). Для сравнения целесообразно было бы выполнить исследования на холодолюбивых видах, нерест которых приурочен к низким температурам. Предварительные результаты получены для камбалы-глоссы (*Platichthys flesus* L., 1758), которые в целом подтверждают рассмотренную выше закономерность (Soldatov, 2023). В настоящей работе приводится расширенная информация о клеточном составе крови и пронефроса у этого же вида на протяжении годового цикла.

Цель работы — исследовать клеточный состав эритроидных элементов крови и головной почки у камбалы-глоссы (*Platichthys flesus*) и соотнести его с изменением числа эритроцитов в крови на протяжении годового цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования была холодолюбивая камбала-глосса *P. flesus*, которая нерестится в феврале–марте. Рыбу отлавливали при помощи ставного невода на протяжении года в районе Керченского пролива. Использовали взрослых особей обоих полов: длина тела — 17.5–27.0 см, масса — 105–328 г.

Рыбу перевозили в пластиковых баках емкостью 100 л с воздушной аэрацией. После транс-

портировки ее размещали в аквариумы при плотности посадки ≥ 10 л на особь и выдерживали в данных условиях в течение 5–7 сут. Считается, что этого времени достаточно для снятия состояния манипуляционного стресса (Ribera et al., 1989). Особей кормили фаршем из малоценных видов рыб, суточный рацион составлял 6–7% массы тела. В работе использовали активно питающихся, подвижных особей.

Кровь получали пункцией хвостовой артерии. В качестве антикоагулянта использовали гепарин (Рихтер, Венгрия). Для получения образцов передней почки (пронефроса) вскрывали брюшную полость. Затем изготавливали мазки крови и отпечатки передней почки, которые окрашивали по комбинированному методу Паппенгейма (Май–Грюнвальд + Романовский–Гимза) (Houston, 1990). Перед отбором проб применяли уретановую анестезию. Уретан растворяли в воде аквариумов за 60–70 мин до отлова. Эффективные дозы для камбалы-глоссы были определены ранее (Soldatov, 2005a).

Число эритроцитов в крови подсчитывали в камере Горяева (Houston, 1990). На гистологических препаратах определяли относительное содержание незрелых эритроидных форм, находящихся на разных стадиях созревания: ЭБ, БН и ПН нормобластов. Относительное содержание незрелых эритроидных форм для цельной крови рассчитывали с учетом числа зрелых эритроцитов, для головной почки — с учетом клеточных форм всех ростков гемопоэза. Объем выборочных совокупностей был 5000 клеток. В работе применяли светоптический микроскоп Biomed PR-2 Lum (Россия), оборудованный камерой Levenhuk C NG Series (Китай).

При проведении сравнительного анализа использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) PAST v. 4.09 (Hammer, Harper, 2006). Нормальность распределения выборочных совокупностей проверяли по Shapiro–Wilk (W-test). Статистические сравнения проводили на основе непараметрического критерия Mann–Whitney. Минимальный уровень значимости p был < 0.05 . Объем выборочных совокупностей приведен на графиках.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Клетки эритроидного ряда камбалы-глоссы в процессе созревания и дифференцировки представлены на рис. 1. Наименее зрелыми, способными к активной пролиферации, являются ЭБ (рис. 1а). Это относительно крупные округлые клетки с ядром нежно сетчатой структуры, занимающим почти весь их объем. Цитоплазма резко базофильная, представлена в виде узкой полосы. БН сохраняют округлую форму (рис. 1б). Ядро

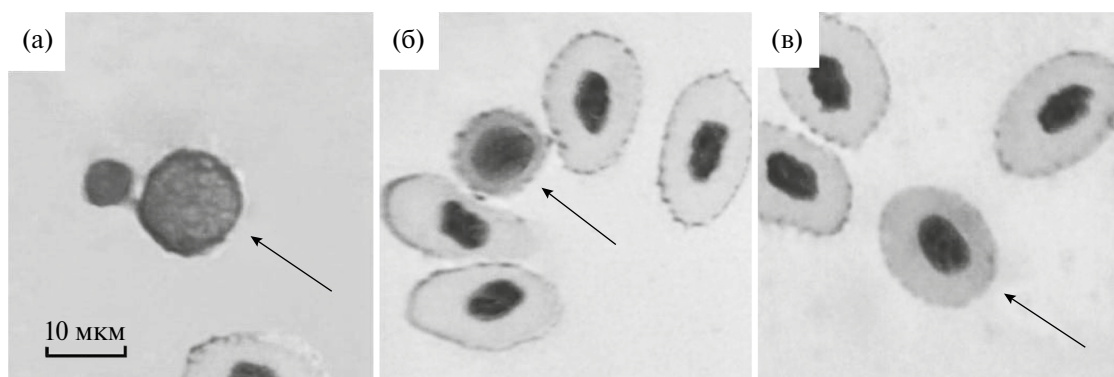


Рис. 1. Эритроидные элементы крови и головной почки камбалы-гlossы: а – ЭБ; б – БН; в – ПН (показаны стрелкой).

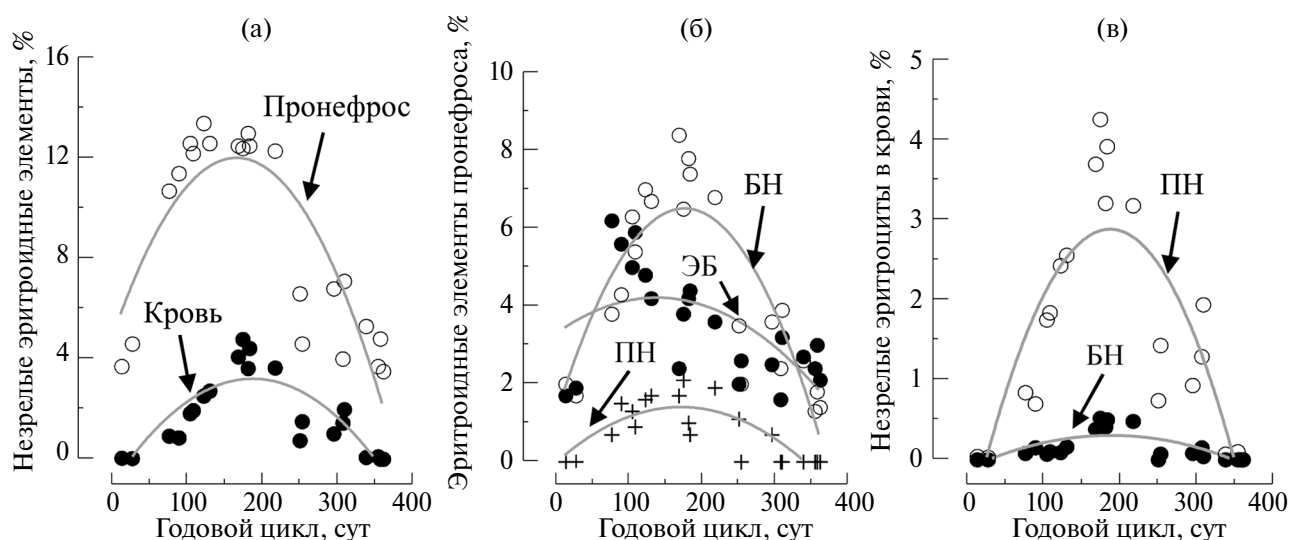


Рис. 2. Содержание незрелых эритроидных форм в пронефросе и крови камбалы-гlossы на протяжении годового цикла (полигоны распределения): а – общее содержание незрелых эритроидных форм в пронефросе и крови; б – содержание отдельных незрелых эритроидных форм в пронефросе; в – содержание отдельных незрелых эритроидных форм в крови; по оси абсцисс – нулевая точка соответствует началу календарного года.

более компактное. Доля эухроматина снижена. Отличительная черта – наличие хорошо развитой перинуклеарной зоны. Цитоплазма базофильная, но окраска менее интенсивная, чем у ЭБ, т. е. содержание в ней нуклеиновых кислот снижено. Ранние БН способны к пролиферации. ПН приобретают эллипсоидную форму, свойственную зрелым эритроцитам (рис. 1в). По сравнению с клетками функционального пула, ядро у них более крупное. Цитоплазма имеет серую окраску, что свидетельствует о присутствии в ней одновременно нуклеиновых кислот и молекул гемоглобина, обладающего ацидофильными свойствами. Пролиферативная активность у данных клеточных форм не выражена.

На рис. 2 представлены полигоны распределения значений общего числа незрелых эритро-

цитов и отдельных эритроидных форм в пронефросе и крови камбалы-гlossы, полученные на протяжении годового цикла. Очаг эритропоэза в пронефросе камбалы-гlossы достигал максимальных размеров в марте–июле (90–210 сут). На незрелые эритроидные формы приходилось 11–17% клеточной массы отпечатка. Эритроидный росток представляли в основном ЭБ и БН. При этом максимальное число ЭБ в гемопоэтической ткани наблюдали в более ранний период годового цикла: март–апрель (90–120 сут). Уровень ПН был минимален ($\leq 2\%$ клеточной массы). В циркулирующей крови популяцию незрелых эритроцитов представляли ПН и БН. Максимум их содержания в основном приходился на май–июль (150–210 сут). В этот период уровень незрелых эритроидных форм достигал 4–6% общего числа клеток красной крови.

Для оценки статистической значимости выявленных различий выборочные совокупности ранжировали с шагом в 3 мес. Учитывали состояния, которые претерпевает организм камбалы-гlossы на протяжении годового цикла: январь–март (нерестовый период), апрель–июнь (постнерестовый период), июль–сентябрь (относительный функциональный покой), октябрь–декабрь (преднерестовый период). Результаты расчетов представлены на рис. 3. Максимальный уровень незрелых эритроидных форм в пронефросе отмечали у особей камбалы-гlossы в постнерестовый период. По сравнению с нерестовым и преднерестовым состояниями различия были в 1.7–2.5 раза ($p < 0.001$). Аналогичные результаты получены и в отношении циркулирующей крови. Уровень незрелых эритроидных форм в постнерестовый период в 4.5–6.5 раз ($p < 0.001$) превышал таковой в преднерестовый и нерестовый периоды. Изменение числа зрелых эритроцитов в крови камбалы-гlossы на протяжении годового цикла в целом совпадало с активностью эритроидного роста гемопоэза. Максимальные значения были отмечены в июле–сентябре (1.43 ± 0.16 кл. $\times 10^6$ /мкл), минимальны – в январе–марте (0.97 ± 0.10 кл. $\times 10^6$ /мкл). Различия достигали 47–48% ($p < 0.001$). Это позволяет допустить, что последнее связано с периодическим смещением эритроцитарного баланса в пользу продукционных или деструктивных процессов.

Для оценки влияния эритропоэтических процессов на динамику числа эритроцитов в крови камбалы-гlossы проведен корреляционный анализ в отношении систем: “незрелые эритроциты пронефроса – число эритроцитов в крови”, “незрелые эритроциты крови – число эритроцитов в крови” (рис. 4). В первом случае зависимость описывали уравнением логарифмической функции при коэффициенте детерминации (R^2) 0.608, во втором – использовали уравнение экспоненциальной функции при R^2 0.991. Более низкая степень зависимости величин в первом случае, по-видимому, определяется тем, что активация эритроидного роста гемопоэза и прирост числа эритроцитов в крови разнесены во времени. Первая переменная на 2–3 мес опережает вторую, что видно из графика. Максимум числа незрелых эритроидных элементов в пронефросе наблюдается в апреле–июне, тогда как число эритроцитов в крови достигает высоких значений только в июле–сентябре.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из представленных данных следует, что активная генерация клеток красной крови гемопоэтической тканью у камбалы-гlossы происходила в постнерестовый период (апрель–июль). Об этом свидетельствовал размер очага эритропоэза в передней почке и содержание незрелых эритроидных

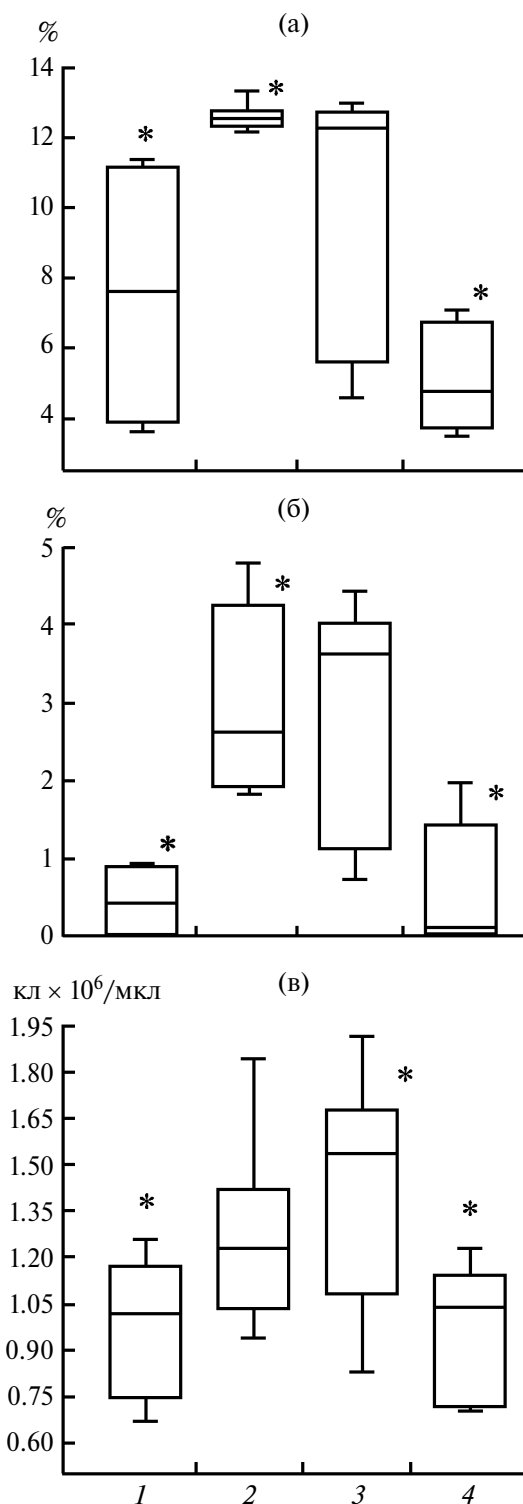


Рис. 3. Уровень незрелых эритроидных форм в пронефросе (а), крови (б) и число циркулирующих эритроцитов в крови (в) у камбалы-гlossы на протяжении годового цикла (ранжирование с шагом 3 мес). 1 – нерестовый период, 2 – постнерестовый период, 3 – относительный функциональный покой, 4 – преднерестовый период, * – достоверно (при $p \leq 0.001$).

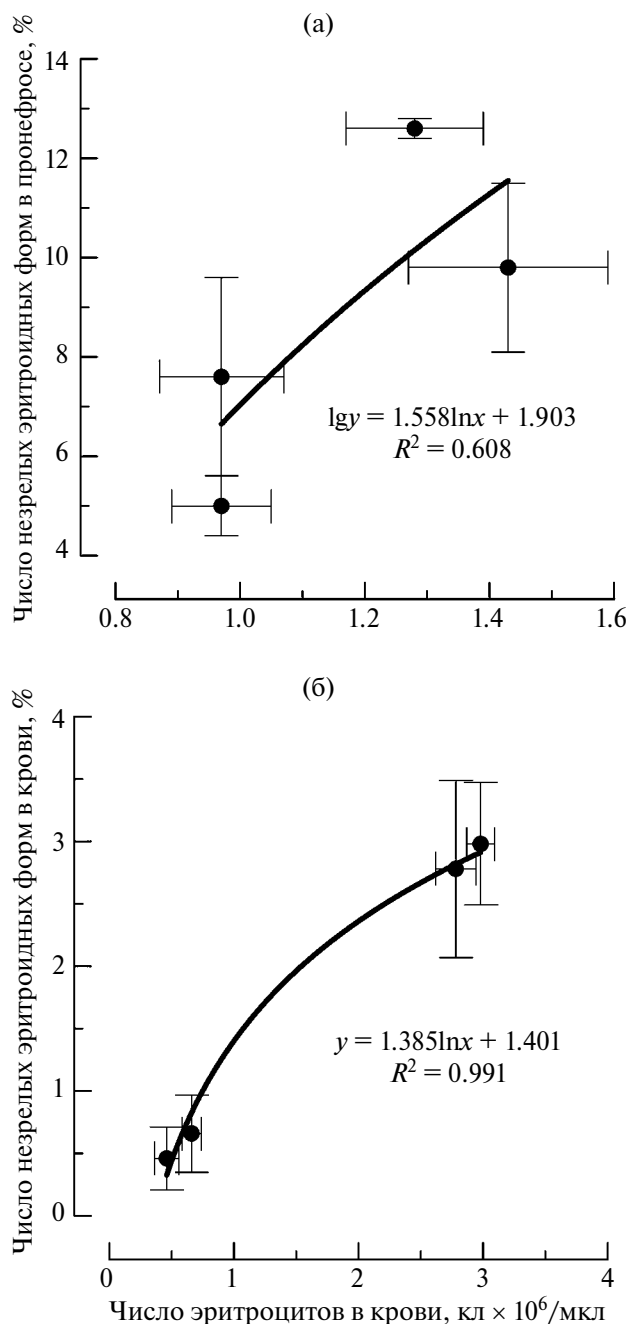


Рис. 4. Корреляционные отношения для систем: а – “незрелых эритроцитов proneфроса – число эритроцитов в крови”, б – “незрелых эритроцитов крови – число эритроцитов в крови”.

форм в циркулирующей крови. В остальной период времени эта функция подавлялась. В состоянии эритроидного роста гемопоэза можно выделить ряд последовательных изменений: рост популяции ЭБ в proneфросе (март–апрель) → повышение числа БН в proneфросе (апрель–июнь) → увеличение числа БН и ПН в крови (май–июль). Следует отметить, что в кровотоке поступают в основном эритроидные формы, утратившие способность к пролиферации: поздние БН и ПН.

Проллиферирующий пул клеток (ЭБ и ранние БН), напротив, удерживаются стромой proneфроса (Soldatov, 2005b; Witeska, 2013).

Разовая генерация клеток эритроидного ряда совпадала с увеличением числа эритроцитов в периферическом русле. Ранее аналогичные результаты получены для типично теплолюбивого вида кефали–сингиля (Soldatov, 2005). В отличие от камбалы–глоссы, нерест кефали–сингиля протекает в летне-осенний период, что также свидетельствует об отсутствии прямой связи процессов гемопоэза с температурой среды.

Известно, что характер организации системы красной крови у костистых рыб во многом совпадает с высшими позвоночными (Soldatov, 2005b; Witeska, 2013). В ней имеется продукционное звено, представленное преимущественно головными почками (proneфрос) (El-Saydah et al., 2010). Роль терминального звена выполняет селезенка (Soldatov, 2005b; Sales et al., 2017). Здесь накапливается в основном старая эритроцитарная масса, которая подвергается деградации (процессы эритродиереза). Она же выполняет функцию депо крови. Принципиальное отличие заключается в отсутствии баланса между этими двумя процессами, что приводит к периодическим изменениям кислородной емкости крови у рыб на протяжении годового цикла. Это показано в серии исследований, рассмотренных выше, и настоящая работа не является исключением.

По-видимому, причину следует искать в особенностях организации клеток функционального пула. У рыб они представлены ядерными эритроцитами (Soldatov, 2005b; Witeska, 2013). Это относительно крупные клетки, имеющие эллипсоидную форму. Их продольная ось может достигать 15–17 мкм (Soldatov, 2005b). Цитоплазма сравнительно хорошо структурирована (Jagoe, Welter, 2011). В ней присутствуют митохондрии, что отражает способность к аэробному метаболизму (Jagoe, Welter, 2011). Подобный характер организации позволяет эритроцитам рыб длительный период времени находиться в системе циркуляции. Это подтверждают данные о продолжительности их жизни. С помощью методов авторадииографии и использования флуоресцентных зондов она определена в 270–310 сут (Золотова, 1989; Fischer et al., 1998). Это существенно выше, чем у млекопитающих, поэтому разовая генерация эритроцитов у костистых рыб на протяжении годового цикла вполне оправдана.

К факторам, индуцирующим эритропоэз у рыб на протяжении годового цикла, следует отнести выработку эритропоэтинов, лизис старых эритроцитов на момент нереста, действие половых гормонов и ряд других. Выработке эритропоэтинов обычно предшествует развитие гипоксического состояния. В период нереста оно наиболее вероятно. В преднерестовый период в крови на-

ходится в основном старая эритроцитарная масса. В клетках усиливаются процессы перекисного окисления липидов (Phillips et al., 2000), часть гемоглобина переходит в окисленное состояние ввиду низкой эффективности NADH-диафоразы. Рост содержания метгемоглобина в преднерестовый период выявлен и у камбалы-гlossы (Солдатов, 2023). Старые эритроциты задерживаются селезенкой, где подвергаются деградации. Это должно приводить к снижению числа клеток красной крови в системе циркуляции, что и имело место. В период нереста в организме происходит и перераспределение пластических ресурсов в пользу генеративной ткани (Shulman, Love, 1999). В этом активное участие принимает кровь. У ряда видов костистых рыб в этот период отмечают развитие анемии (Jawad et al., 2004). На снижение числа эритроцитов в крови могут влиять и половые гормоны, титры которых повышаются в плазме крови в преднерестовый период. Об этом свидетельствуют эксперименты с инъекцией вытяжек гипофиза карпа, гонадотропина, эстрогена, рилизинг-факторов (Ochiai et al., 1975; Nilge, Klingner, 1978). Из приведенных выше фактов следует, что в преднерестовый период у рыб должно развиваться состояние гипоксии преимущественно гемической природы (анемия).

Анемичные состояния повышают выработку HIF-1 α (hypoxia-inducible factor 1-alpha) (Zinkernagel et al., 2007). Это соединение является субъединицей гетеродимерного фактора транскрипции эритропоэтина. Оно идентифицировано и у костистых рыб (Lai et al., 2006). HIF-1 α индуцирует выработку эритропоэтина. Последний усиливает пролиферативную активность колониобразующих единиц (КОЕ-Э) — эритробластов (Obeagu, 2015). Это смещает эритроцитарный баланс в пользу продукционных процессов. Эритропоэтины идентифицированы в крови рыб при помощи методов иммунохимического анализа (Wickramasinghe, 1993). Наиболее высокая их концентрация обнаружена в почках (Moritz et al., 1997; Lai et al., 2006). Для бурого фуру (*Takifugu rubripes*, Temminck & Schlegel, 1850) аннотирована полная структура гена данного соединения (Chou et al., 2004). Обнаружена также положительная связь между уровнем тестостерона в плазме крови и продукцией эритропоэтина в почках рыб (Pottinger, Pickering, 1987).

Таким образом, нерест вызывает наиболее радикальные изменения в крови и гемопоэтической ткани. По-видимому, преднерестовая анемия является ключевым фактором, индуцирующим продукцию эритропоэтинов и генерацию эритроцитов в гемопоэтической ткани рыб на протяжении годового цикла. Это наиболее масштабный процесс, который не исключает иные адаптивные реакции кроветворной ткани на факторы среды и состояния организма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эритроциты камбалы-гlossы были представлены ЭБ и БН. Максимальный размер эритроидного очага гемопоэза в пронефросе отмечен в постнерестовый период (апрель—июль). На него приходилось до 17% клеточной массы отпечатков. Содержание ПН-терминальной стадии клеточной дифференцировки невелико. В крови, помимо клеток функционального пула, в основном преобладали БН и ПН, не способные к пролиферации. Максимальное содержание этих клеточных форм регистрировали тоже в постнерестовый период. Клетки более ранних генераций (ЭБ) в крови не обнаружены. Рост продукции эритроидных клеток гемопоэтической тканью совпадал с увеличением числа циркулирующих эритроцитов в крови, что свидетельствовало о смещении эритроцитарного баланса в системе красной крови в пользу продукционных процессов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств, полученных в рамках проекта (гранта) РНФ № 23-24-00061.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Золотова Т.Е. 1989. Экспериментальное исследование кроветворения у рыб: Автореф. канд. дис. М.: МГУ.
- Солдатов А.А. 2005. Эритропоэз и концентрация метгемоглобина в крови кефали-сингиля (*Liza aurata*, Risso) на протяжении годового цикла // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. V. 1. С. 182.
- Солдатов А.А. 2023. Случаи спонтанного роста концентрации метгемоглобина в крови костистых рыб на протяжении годового цикла // Биология внутр. вод. № 4. С. 549.
<https://doi.org/10.31857/S032096522304023X>
- Al-Hassan L.A.J., Al-Abood A.Y., Al-Seyab A.A. 1990. Seasonal variations in the haemoglobin concentration and haematocrit values of *Silurus triostegus* // Acta Ichthyol. et Piscatoria. V. 20. Iss. 1. P. 99.
<https://doi.org/10.3750/AIP1990.20.1.08>
- Andreyeva A.Y., Soldatov A.A., Kukhareva T.A. 2017. Black scorpionfish (*Scorpaena porcus*) hemopoiesis: Analysis by flow cytometry and light microscopy // Anatom. Rec. V. 300. Iss. 11. P. 1993.
<https://doi.org/10.1002/ar.23631>
- Chou C.-F., Tohari S., Brenner S., Venkatesh B. 2004. Erythropoietin gene from a teleost fish, *Fugu rubripes* // Blood. V. 104. P. 1498.
<https://doi.org/10.1182/blood-2003-10-3404>
- Chu C.Y., Cheng C.H., Yang C.H., Huang C.J. 2008. Erythropoietins from teleosts // Cell Mol. Life Sci. V. 65. P. 3545.
<https://doi.org/10.1007/s00018-008-8231-y>

- El-Saydah H.A.-A., Abdu S.B.S., El-Sayed T.A., Fouad H.F. 2010. Haemopoiesis in the head kidney of tilapia, *Oreochromis niloticus* (Teleostei: Cichlidae): a morphological (optical and ultrastructural) study // Fish Physiol. Biochem. V. 36. P. 323.
<https://doi.org/10.1007/s10695-008-9297-z>
- Fischer U., Ototake M., Nakanishi T. 1998. Lifespan of circulating blood cells in *Ginbuna crucian* carp (*Carassius auratus langsdorffii*) // Fish Shellfish Immunol. V. 8. P. 339.
<https://doi.org/10.1006/fsim.1998.0144>
- Hammer Ø., Harper D.A.T. 2006. Paleontological data analysis. Blackwell: Oxford.
<https://doi.org/10.1002/jqs.1107>
- Hilge V., Klinger H. 1978. Changes in the hemogram of the male European eel (*Anguilla anguilla*) during induced maturation. ICES CM.
- Houston A.H. 1990. Blood and circulation // Methods for fish biology. Bethesda. Am. Fish Soc. P. 273.
<https://doi.org/10.1080/21658005.2013.846963>
- Jagoe H.C., Welter D.A. 2011. Quantitative comparisons of the morphology and ultrastructure of erythrocyte nuclei from seven freshwater fish species // Can. J. Zool. V. 73. Iss. 10. P. 1951.
<https://doi.org/10.1139/z95-229>
- Jawad L.A., Al-Mukhtar M.A., Ahmed H.K. 2004. The relationship between haematocrit and some biological parameters of the Indian shad, *Tenuulosa ilisha* (Family Clupeidae) // Anim. Biodiver. Conserv. V. 27. Iss. 2. P. 47.
- Joshi P.C. 1989. Seasonal changes in the blood parameters of a hill-stream teleost, *Channa gachua* // Comp. Physiol. Ecol. V. 14. Iss. 2. P. 7.
- Kondera E. 2019. Haematopoiesis and Haematopoietic Organs in Fish // Sci. Ann. Polish Soc. Anim. Production. V. 15. P. 9.
<https://doi.org/10.5604/01.3001.0013.453>
- Kulkeaw K., Sugiyama D. 2012. Zebrafish erythropoiesis and the utility of fish as models of anemia // Stem Cell Res. Ther. V. 3. Iss. 6. P. 55.
<https://doi.org/10.1186/scrt146>
- Lai J.C.C., Kakuta I., Mok H.O.L. et al. 2006. Effects of moderate and substantial hypoxia on erythropoietin levels in rainbow trout kidney and spleen // J. Exp. Biol. V. 209. P. 2734.
<https://doi.org/10.1242/jeb.02279>
- Mahoney J.B., McNulty J.K. 1992. Disease-associated blood changes and normal seasonal hematological variation in winter flounder in the Hudson-Raritan Estuary // Trans. Amer. Fish Soc. V. 121. Iss. 2. P. 261.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1992\)121<0261:NDBCAN>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0261:NDBCAN>2.3.CO;2)
- Moritz K.M., Lim G.B., Wintour E.M. 1997. Developmental regulation of erythropoietin and erythropoiesis // Am. J. Physiol. V. 273. P. R1829.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1997.273.6.R1829>
- Obeagu E. I. 2015. A review on Erythropoietin // Int. J. Advanced Res. Biol. Sci. 2015. V. 2. Iss. 4. P. 35.
- Ochiai A., Ogawa M., Umeda S., Taniguchi N. 1975. Change of blood properties of maturing japan eel at hormonal influences // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 41. Iss. 6. P. 609.
- Phillips M.C.L., Moyes C.D., Tufts B.L. 2000. The effects of cell ageing on metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) red blood cells // J. Exp. Biol. V. 203. Iss. 6. P. 1039.
<https://doi.org/10.1242/jeb.203.6.1039>
- Pottinger T.G., Pickering A.D. 1987. Androgen levels and erythrocytosis in maturing brown trout, *Salmo trutta* L. // Fish. Physiol. Biochem. V. 3. Iss. 3. P. 121.
<https://doi.org/10.1007/BF02180413>
- Ribera D., Narbonne J.F., Daubeze M., Michel X. 1989. Characterization, tissue distribution and sexual differences of some parameters related to lipid peroxidation in mussels // Mar. Environ. Res. V. 28. P. 279.
- Sales C.F., Silva R.F., Amaral M.G.C. et al. 2017. Comparative histology in the liver and spleen of three species of freshwater teleost // Neotrop. Ichthyol. V. 15. Iss. 1. e160041.
<https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160041>
- Sarrimanolis J., Brooking A., Roberts M., Crockett E.L. 2020. Characterization of the hypoxia-inducible factor-1 pathway in hearts of Antarctic notothenioid fishes // Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol. V. 250. P. 110505.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2020.110505>
- Sharma T., Joshi B.D. 1985. Effect of seasonal variation on some haematologic values of hill stream fish *Torputitora* // J. Adv. Zool. V. 6. Iss. 1. P. 39.
- Shulman G.E., Love R.M. 1999. The Biochemical Ecology and Marine Fishes // Adv. Mar. Biol. 36. London: Acad Press.
<https://doi.org/10.1023/A:1012639928289>
- Soldatov A.A. 2005a. Physiological aspects of effects of urethane anesthesia on the organism of marine fishes // Hydrobiol. J. V. 41. Iss. 1. P. 113.
<https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v41.i1.130>
- Soldatov A.A. 2005b. Peculiarities of organization and functioning of the fish red blood system (review) // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 41. Iss. 3. P. 272.
<https://doi.org/10.1007/s10893-005-0060-0>
- Soldatov A.A. 2012. On the issue of classification of the hypoxic states of the aquatic organisms // Hydrobiol. J. V. 48. No 4. P. 3.
<https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v48.i4.10>
- Soldatov A.A. 2023. Monocyclicality in the function of the erythroid hematopoietic lineage in teleost fish exemplified by *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758) // Doklady Biol. Sci. V. 512. Iss. 1. P. 307.
<https://doi.org/10.1134/S0012496623700564>
- Wickramasinghe S.N. 1993. Erythropoietin and the human kidney: evidence for an evolutionary link from studies of *Salmo gairdneri* // Comp. Biochem. Physiol. V. 104A. P. 63.
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(93\)90009-s](https://doi.org/10.1016/0300-9629(93)90009-s)
- Witeska M. 2013. Erythrocytes in teleost fishes: a review // Zool. Ecol. V. 23. Iss. 4. P. 275.
<https://doi.org/10.1080/21658005.2013.846963>
- Zinkernagel A.S., Johnson R.S., Nizet V. 2007. Hypoxia inducible factor (HIF) function in innate immunity and infection (review) // J. Mol. Med. 2007. V. 85. P. 1339.
<https://doi.org/10.1007/s00109-007-0282-2>

Characteristics of Erythron of the Head Kidney and Circulating Blood of the Flounder Gloss (*Platichthys flesus*) During the Annual Cycle

A. A. Soldatov^{1, 2, *}, I. A. Parfyonova², T. A. Kukhareva¹, N. E. Shalagina¹, V. N. Rychkova¹

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

²Sevastopol State University, Sevastopol, Russia

*e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

The erythron composition of the head kidney (pronephros) and circulating blood in the cold-loving flounder-gloss (*Platichthys flesus* L., 1758) during the annual cycle was studied. The erythron of pronephros was mainly represented by erythroblasts (EB) and basophilic normoblasts (BN). The content of polychromatophilic normoblasts (PN) was low (less than 2%). The maximum size of the erythroid germ of hematopoiesis in the pronephros was noted during the post-spawning period (April–July). It accounted for up to 17% of the cellular mass of the prints. BN and PN, which were not capable of proliferation, mainly prevailed in the blood. The maximum content of these cell forms was also noted during the post-spawning periods. Cells of earlier generations (EB) were not detected at all in the blood. The increase in the production of erythroid cells by hematopoietic tissue coincided with an increase in the number of circulating erythrocytes in the blood of flounder-gloss (R^2 0.608 and 0.991), which indicated a shift in the erythrocyte balance in the red blood system in favor of production processes. The factors responsible for the generation of erythrocytes by hematopoietic tissue in fish in a spawning state are considered.

Keywords: erythrocyte count, erythron status, blood, pronephros, annual cycle, flounder-gloss

УДК 577.115.3:639.21

ОЦЕНКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ КАЧЕСТВА ЛИПИДОВ РЫБ р. БАРГУЗИН (ВОСТОЧНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)

© 2024 г. С. В. Базарсадуева^{а,*}, Е. П. Никитина^а, Е. Ц. Пинтаева^а,
В. В. Тараскин^а, С. В. Жигжитжапова^а, Л. Д. Раднаева^а

^аБайкальский институт природопользования Сибирского отделения
Российской академии наук, Улан-Удэ, Россия

*e-mail: bselmeg@gmail.com

Поступила в редакцию 01.11.2023 г.

После доработки 10.01.2024 г.

Принята к публикации 22.01.2024 г.

В последние годы возросло значение рыб как одного из компонентов здорового питания и высококачественного источника питательных веществ в рационе человека. Для оценки питательной ценности шести основных промысловых видов рыб (плотва *Rutilus rutilus*, лещ *Abramis brama*, карась *Carassius carassius*, сазан *Cyprinus carpio*, окунь *Perca fluviatilis*, щука *Esox lucius*) р. Баргузин (Восточное Прибайкалье) исследован жирно-кислотный состав общих липидов мышечной ткани рыб, рассчитаны их показатели качества. Анализ жирно-кислотного состава дорсальной мышечной ткани рыб проведен методом прямого метанолиза. Суммарное содержание насыщенных жирных кислот варьировало от 26 отн.% в сазане до 37 отн.% в леще, мононенасыщенных — от 17 отн.% в окуне до 32 отн.% в сазане, полиненасыщенных — от 42 отн.% в леще и сазане до 54 отн.% в щуке. Доминирующими жирными кислотами были пальмитиновая 16:0 (17.5–29.2 отн.%), олеиновая 18:1 (n-9) (17.5–29.2 отн.%), стеариновая 18:0 (5.0–8.0 отн.%) кислоты, а также полиненасыщенные, в том числе незаменимые докозагексаеновая 22:6(n-3) (9.7–24.9 отн.%), эйкозапентаеновая 20:5(n-3) (9.2–19.1 отн.%) и арахидоновая 20:4(n-6) (6.9–10.1 отн.%) кислоты. Выявлено, что соотношение $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ полиненасыщенных жирных кислот достигает 2.8–4.6, что характерно для пресноводных рыб. Достаточно высокие индексы питательной ценности (NVI) и укрепления здоровья (NPI), соотношение гиперхолестеринемических жирных кислот к гипохолестеринемическим, а также значения индексов атерогенности и тромбогенности (<1) указывают на высокую питательную ценность мышечной ткани исследуемых рыб. К наиболее ценным пресноводным видам по содержанию (n-3) полиненасыщенных жирных кислот и наиболее богатыми в суммарном соотношении эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот (FLQ) можно отнести окуня и щуку.

Ключевые слова: пресноводные рыбы, р. Баргузин, показатели качества липидов рыб, жирные кислоты

DOI: 10.31857/S0320965224050149, **EDN:** XQIVAG

ВВЕДЕНИЕ

Липиды играют важную роль в клеточном метаболизме, а результаты исследований липидов и их жирно-кислотных компонентов имеют значение как для фундаментальной биологии и медицины, так и для решения прикладных проблем (Мурзина и др., 2019; Naceur et al., 2020). С одной стороны, липидные показатели считаются важнейшими маркерами физиолого-биохимической индикации состояния организмов и популяций при различных условиях обитания (Крепс,

1981; Hochachka, Somero, 2002). С другой стороны, липиды и их жирно-кислотные компоненты являются важным элементом здорового питания человека, в рационе которого основное место занимают жиры наземных млекопитающих, содержащие больше n-6 ПНЖК, однако потребление (n-3)ПНЖК населением недостаточно даже в высокоразвитых странах. Рыбы — основная группа гидробионтов, напрямую потребляемая в пищу человеком. Вместе с тем, Algren с соавт. (1994) показали, что наиболее жирные сорта рыб не всегда могут быть ценными источниками ПНЖК, поскольку повышенная жирность некоторых видов рыб связана с накоплением относительно малых уровней незаменимых ПНЖК и более высоких уровней НЖК и МНЖК, излишнее употребле-

Сокращения: АРК — арахидоновая кислота, ДГК — докозагексаеновая кислота, ЖК — жирные кислоты, МНЖК — мононенасыщенные ЖК, НЖК — насыщенные ЖК, ННЖК — ненасыщенные ЖК, ПНЖК — полиненасыщенные ЖК, ЭПК — эйкозапентаеновая кислота.

ние которых нежелательно. По данным Н.Н. Сушик (2008), по содержанию ЖК, в особенности ПНЖК, наибольшей диетической ценностью обладают маложирные и среднежирные сорта пресноводных рыб.

Река Баргузин – одна из крупнейших рек, впадающих в оз. Байкал (третий по величине приток). Она берет начало в отрогах Южно-Муйского хребта и впадает в Баргузинский залив оз. Байкал. В бассейне реки развито животноводство, в меньшей степени орошаемое земледелие, в нижнем течении реки преобладает рыбный промысел. Наиболее многочисленны и популярны для населения плотва, лещ, карась, сазан, окунь и щука.

Учитывая вышесказанное, цель работы – оценить качественные показатели липидного (в том

числе, жирно-кислотного) состава мышечной ткани основных промысловых видов рыб р. Баргузин (Восточное Прибайкалье).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Образцы рыб р. Баргузин приобретали у местных рыболовов, имеющих лицензии на вылов, в июле 2022 г. (рис. 1). Рыбы были заморожены при температуре -18°C и транспортированы в лабораторию для проведения анализов в течение 3–7 сут. Исследованы образцы дорсальной мышечной ткани плотвы *Rutilus rutilus* L., леща *Abramis brama* L., карася *Carassius carassius* L., сазана *Cyprinus carpio* L., окуня *Perca fluviatilis* L. и щуки *Esox lucius* L. Биометрические данные исследуемых рыб представлены в табл. 1.

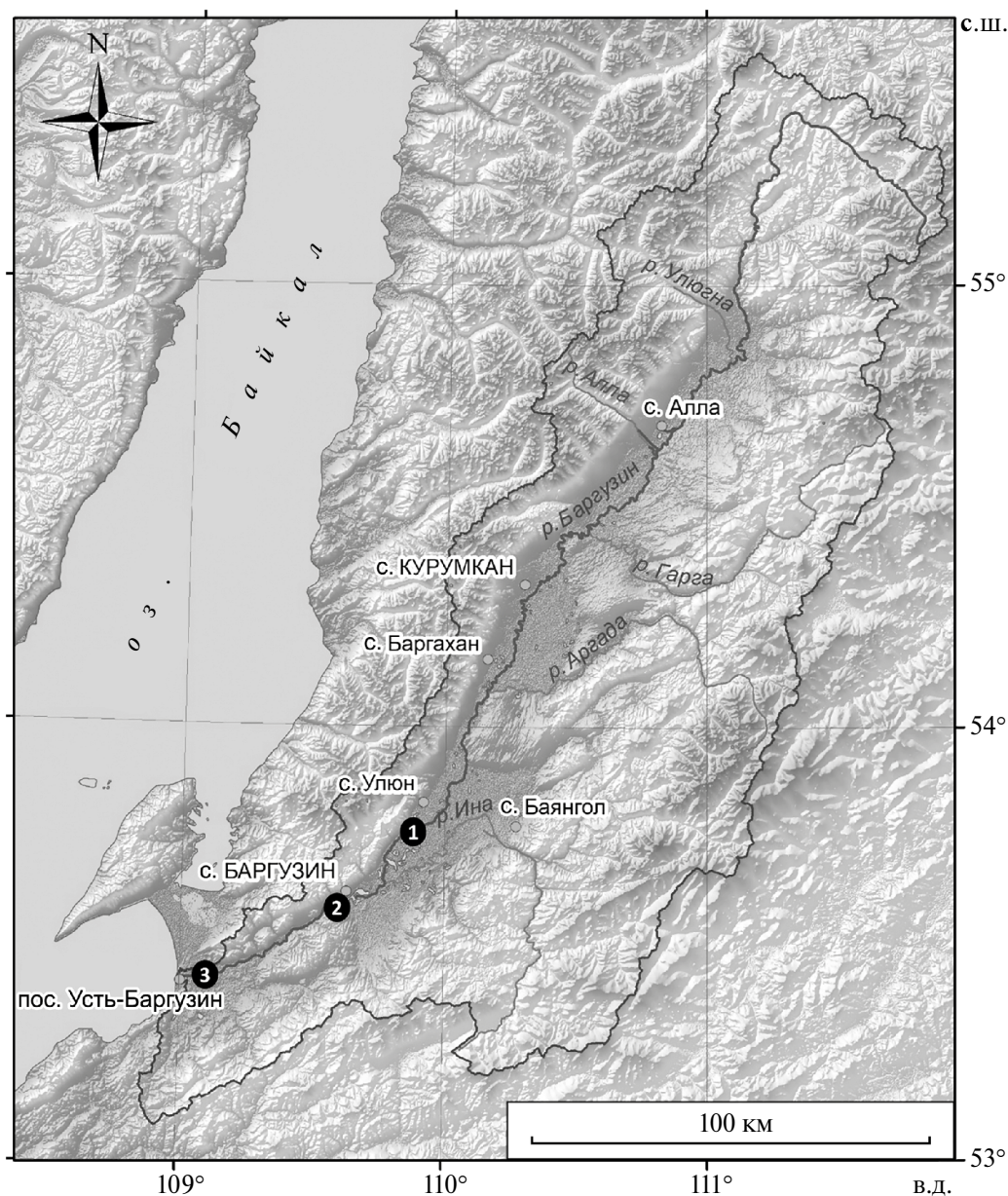


Рис. 1. Места отбора образцов рыб (• 1–3) в р. Баргузин (Восточное Прибайкалье).

Таблица 1. Биометрические данные рыб р. Баргузин

Вид	<i>n</i>	<i>m</i>	<i>TL</i>
Плотва	15	<u>26–97</u> 59	<u>12.0–19.5</u> 16.1
Лещ	6	<u>312–674.5</u> 550	<u>30.5–39.0</u> 36.4
Карась	12	<u>220–565.5</u> 337	<u>22.0–29.0</u> 24.5
Сазан	7	<u>548–2224</u> 1309	<u>31.0–56.0</u> 43.0
Окунь	5	<u>267–636</u> 372	<u>26.5–34.0</u> 29.3
Щука	6	<u>344–687</u> 548	<u>40.0–50.5</u> 46.1

Примечание. *n* – количество образцов; *m* – масса тела, г; *TL* – абсолютная длина тела, см; над чертой – min–max, под чертой – среднее значение.

Жирно-кислотный состав дорсальной мышечной ткани рыб анализировали методом прямого метанолиза (Meier et al., 2006; Parrish et al., 2015; Bazarsadueva et al., 2021b). К навеске мышечной ткани рыб (~1.0 г) добавляли 1 мл раствора 2М HCl в метиловом спирте. Получение метиловых эфиров жирных кислот проводили в толстостен-

ных пробирках с тефлоновыми крышками в течение 2 ч при температуре 90°C в муфельной печи. Полученный раствор упаривали током аргона до половины объема. К полученной смеси добавляли 0.5 мл дистиллированной воды и 1 мл гексана. Верхний слой гексана отделяли, и процедуру экстракции повторяли дважды. Метиловые эфиры ЖК анализировали на газовом хроматографе Agilent Packard HP 6890 с квадрупольным масс-спектрометром HP MSD 5973N в качестве детектора в режиме общего сканирования. Для хроматографирования метиловых эфиров ЖК использовали колонку HP-5MS с внутренним диаметром 0.25 мм. Процентный состав смеси вычисляли по площадям газохроматографических пиков. Качественный анализ основан на сравнении времен удерживания и полных масс-спектров библиотеки данных NIST14.L и стандартных смесей FAME (Fatty Acid Methyl Esters) и BAME (Bacterial Acid Methyl Esters) (CP Mix, Supelco, Bellefonte, PA, USA).

Показатели качества липидов мышечной ткани рыб рассчитывали согласно следующим уравнениям (Ulbricht, Southgate, 1991; Garaffo et al., 2011; Telahigue et al., 2013; Łuczyńska et al., 2023):

Индекс атерогенности (AI):

$$AI = \frac{C12:0 + 4 \times (C14:0 + C16:0)}{\sum(n-3)ПНЖК + \sum(n-6)ПНЖК + \sum МНЖК}$$

Индекс тромбогенности (ТИ):

$$TI = \frac{C14:0 + C16:0 + C18:0}{\left(\frac{1}{2} \times C18:1\right) + \left(\frac{1}{2} \times \sum(\text{других МНЖК})\right) + \left(\frac{1}{2} \times \sum(n-6)ПНЖК\right) + (3 \times \sum(n-3)ПНЖК) + (\sum(n-3)ПНЖК / \sum(n-6)ПНЖК)}$$

Соотношение гипохолестеринемических ЖК к гиперхолестеринемическим (НН), которое дает представление о влиянии ЖК на уровень холестерина в крови (Ahmad et al., 2019; Chen, Liu 2020; Zula et al., 2021):

$$НН = \frac{C18:1(n-9) + C18:2(n-6) + C20:4(n-6) + C18:3(n-6) + 20:5(n-3) + C22:5(n-3) + C22:6(n-3)}{C14:0 + C16:0}$$

Показатель качества липидов мышечной ткани (FLQ):

$$FLQ = 100 \times \frac{\text{ЭПК} + \text{ДГК}}{\% \text{ всех ЖК}},$$

где ЭПК – эйкозапентаеновая 20:5(n-3) кислота, ДГК – докозагексаеновая 22:6(n-3) кислота.

Индекс пищевой ценности (NVI) (Chen, Liu, 2020):

$$NVI = C18:0 + \frac{C18:1}{C16:0}$$

Индекс укрепления здоровья (HPI) (Chen, Liu, 2020):

$$HPI = \frac{\sum ННЖК}{C12:0 + 4 \times (C14:0 + C16:0)}$$

Статистическую обработку результатов исследования и построение диаграмм проводили с использованием программных пакетов STATISTICA v. 13 и Microsoft Excel. Содержание ЖК представлено как среднее арифметическое значение ± стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Получены данные по жирно-кислотному составу мышечной ткани рыб р. Баргузин (табл. 2), в зависимости от вида исследуемых рыб обнаружено от 17 до 29 жирных кислот.

В наибольшем количестве среди НЖК представлены пальмитиновая 16:0 и стеариновая 18:0 кислоты. НЖК с нечетным количеством атомов углерода (15:0, *iso*-15:0, *iso*-17:0, *aiso*-17:0, 17:0 и

Таблица 2. Жирно-кислотный состав и показатели качества липидов мышечной ткани рыб р. Баргузин

ЖК*	Содержание липидов в мышечной ткани рыб, отн. %					
	Сазан	Карась	Плотва	Лещ	Окунь	Щука
14:0	0.53 ± 0.05	0.33 ± 0.03	0.63 ± 0.05	0.36 ± 0.03	0.47 ± 0.04	0.35 ± 0.03
15–17 РЖК**	2.06 ± 0.17	1.50 ± 0.11	1.70 ± 0.15	0.98 ± 0.08	0.46 ± 0.05	1.00 ± 0.07
15:0	0.35 ± 0.04	0.39 ± 0.03	0.47 ± 0.04	—	—	—
16:0	17.51 ± 1.54	21.44 ± 2.08	20.76 ± 1.95	26.70 ± 2.74	29.16 ± 3.04	19.82 ± 2.07
17:0	0.52 ± 0.04	0.61 ± 0.05	0.56 ± 0.05	0.48 ± 0.04	0.32 ± 0.03	0.50 ± 0.05
18:0	4.99 ± 0.39	6.13 ± 0.55	6.37 ± 0.58	7.99 ± 0.74	5.33 ± 0.49	5.41 ± 0.48
19:0	0.14 ± 0.02	0.12 ± 0.01	—	—	—	—
20:0	0.13 ± 0.01	—	—	—	—	—
16:1 n-7	1.09 ± 0.09	0.45 ± 0.03	0.48 ± 0.04	3.91 ± 0.41	0.34 ± 0.03	0.24 ± 0.02
16:1 n-9	7.01 ± 0.51	3.83 ± 3.51	4.93 ± 0.39	0.45 ± 0.05	3.73 ± 0.34	0.33 ± 0.03
17:1 n-7	0.53 ± 0.04	0.41 ± 0.04	0.34 ± 0.03	—	0.18 ± 0.02	0.26 ± 0.02
18:1 n-7	4.07 ± 0.37	4.43 ± 0.40	4.47 ± 0.42	4.01 ± 0.37	3.04 ± 0.28	4.29 ± 0.36
18:1 n-9	18.04 ± 1.64	12.54 ± 1.19	15.04 ± 1.55	12.95 ± 1.21	9.69 ± 0.88	13.73 ± 1.40
20:1 n-9	1.36 ± 0.11	0.68 ± 0.05	0.66 ± 0.06	0.13 ± 0.01	—	0.54 ± 0.04
18:2(n-6)	7.35 ± 0.65	5.70 ± 0.56	6.16 ± 0.58	3.04 ± 0.25	1.90 ± 0.14	6.70 ± 0.66
18:3(n-3)	0.13 ± 0.01	0.22 ± 0.02	0.17 ± 0.01	—	—	—
20:2(n-6)	0.43 ± 0.03	0.19 ± 0.01	0.24 ± 0.01	—	—	0.38 ± 0.03
20:3(n-6)	1.00 ± 0.08	0.67 ± 0.05	0.35 ± 0.03	0.20 ± 0.02	—	0.48 ± 0.05
20:4(n-6)	8.41 ± 0.80	10.05 ± 0.87	10.08 ± 0.84	6.94 ± 0.67	8.06 ± 0.82	9.31 ± 1.09
20:4(n-3)	0.59 ± 0.05	0.62 ± 0.05	0.41 ± 0.03	0.31 ± 0.03	—	0.36 ± 0.04
20:5(n-3)	11.21 ± 1.08	14.75 ± 1.32	13.91 ± 1.24	19.09 ± 2.04	11.13 ± 1.20	9.23 ± 0.98
21:5(n-3)	1.28 ± 0.10	0.60 ± 0.05	0.22 ± 0.02	—	—	—
22:5(n-3)	0.80 ± 0.06	0.98 ± 0.07	0.76 ± 0.06	0.21 ± 0.02	0.77 ± 0.07	0.73 ± 0.07
22:5(n-6)	0.84 ± 0.06	0.62 ± 0.05	0.89 ± 0.09	0.17 ± 0.02	0.52 ± 0.05	1.49 ± 0.11
22:6(n-3)	9.65 ± 0.88	12.77 ± 1.35	10.41 ± 1.00	12.10 ± 1.16	24.91 ± 2.54	24.85 ± 2.55
ΣНЖК	26.2 ± 2.4	30.5 ± 2.8	30.5 ± 2.9	36.5 ± 3.5	35.7 ± 3.5	27.1 ± 2.6
ΣМНЖК	32.1 ± 2.8	22.3 ± 2.1	25.9 ± 2.4	21.4 ± 2.0	17.0 ± 1.5	19.4 ± 1.8
ΣПНЖК	41.7 ± 3.6	47.2 ± 4.4	43.6 ± 4.0	42.1 ± 4.2	47.3 ± 4.3	53.5 ± 5.5
Σ(n-3)ПНЖК	23.7 ± 2.3	29.9 ± 2.9	25.9 ± 2.4	31.7 ± 3.1	36.8 ± 3.6	35.2 ± 3.7
Σ(n-6)ПНЖК	10.7 ± 1.0	11.5 ± 1.1	11.6 ± 1.1	7.3 ± 0.7	8.6 ± 0.9	11.7 ± 1.3
Σ(n-3)ПНЖК	2.2 ± 0.2	2.6 ± 0.2	2.2 ± 0.2	4.3 ± 0.4	4.3 ± 0.4	3.1 ± 0.3
Σ(n-6)ПНЖК						
ΣПНЖК/ΣНЖК	1.6 ± 0.2	1.5 ± 0.2	1.4 ± 0.2	1.2 ± 0.2	1.3 ± 0.1	2.0 ± 0.2
Индексы качества липидов						
AI	0.30 ± 0.02	0.36 ± 0.03	0.37 ± 0.02	0.47 ± 0.04	0.50 ± 0.04	0.32 ± 0.03
TI	0.22 ± 0.02	0.24 ± 0.02	0.26 ± 0.02	0.29 ± 0.03	0.26 ± 0.03	0.19 ± 0.02
FLQ	20.86 ± 1.99	27.51 ± 2.55	24.33 ± 2.34	31.19 ± 3.05	36.04 ± 3.50	34.08 ± 3.39
NN	3.1 ± 0.3	2.6 ± 0.2	2.6 ± 0.2	2.0 ± 0.2	1.9 ± 0.2	3.2 ± 0.3
NVI	6.3 ± 0.5	6.9 ± 0.5	7.3 ± 0.7	8.6 ± 0.7	5.8 ± 0.4	6.3 ± 0.6
NPI	3.8 ± 0.3	3.1 ± 0.3	3.0 ± 0.2	2.3 ± 0.2	2.1 ± 0.2	3.4 ± 0.4

Примечание. “—” — ЖК не обнаружена или содержится в следовых количествах. Дано среднее значение ± стандартное отклонение. *—первая цифра указывает на число углеродных атомов, вторая — на количество ненасыщенных связей, третья — на первый углеродный атом при двойной связи от метильной группы; **—суммарное содержание разветвленных жирных кислот (РЖК) с 15 и 17 атомами углерода в цепи.

19:0) обнаружены в меньших количествах. Эйкозановая 20:0 кислота отмечена только в тканях сазана в количестве 0.13 отн. %. Для всех видов рыб доминирующей МНЖК была олеиновая 18:1n-9 кислота. Среди ПНЖК в наибольшем количестве представлены ДГК 22:6(n-3), ЭПК 20:5(n-3)

и АРК 20:4(n-6) кислоты. Жирнокислотные профили исследуемых видов рыб схожи с таковыми, полученными ранее для рыб водоемов Красноярского края (Gladyshev et al., 2017; Sushchik et al., 2017; Рудченко, 2018) и Республики Бурятия (Bazarsadueva et al., 2021a, 2021b).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что морские рыбы характеризуются повышенным содержанием ПНЖК по сравнению с пресноводными рыбами. Тем не менее, имеется достаточное количество работ, где показано, что для пресноводных рыб характерно сравнительно высокое содержание ПНЖК (Morris, 1984; Ju et al., 1997; Gladyshev et al., 2022). Показано, что конвертация пищевых С18 ПНЖК в ЭПК и ДГК гораздо эффективнее происходит в тканях пресноводных рыб, чем в морских (Taşbozan, Gökçe, 2017). Растительные и нехищные всеядные рыбы, по сравнению с хищными видами, способны более эффективно конвертировать пищевые линолевую и линоленовую кислоты в длинноцепочечные ПНЖК (Taşbozan, Gökçe, 2017). Для рыб (n-3)ПНЖК являются незаменимыми, и это установлено в результате многочисленных экспериментов, в том числе и на пресноводных видах (Watanabe, 1982). В рыбах р. Баргузин максимальные уровни (n-3)ПНЖК определены в мышечной ткани хищных рыб — в щуке (35.17%) и окуне (36.81%), минимальные — в сазане (23.66%) и плотве (25.89%). Содержание $\Sigma(n-6)$ ПНЖК достигало 10.67–11.67 отн.%, однако в тканях плотвы и щуки их содержание было меньше — 7.30 и 8.58 отн.% соответственно. Такие относительно высокие концентрации (n-3)(ПНЖК) и (n-6)ПНЖК в мышцах исследованных рыб предполагают их высокую питательную ценность.

Соотношение $\Sigma(n-3)$ ПНЖК/ $\Sigma(n-6)$ ПНЖК для пресноводных рыб находится в интервале от 0.5 до 3.8, для морских — 4.7–14.4 (Henderson, Tocher, 1987). Относительно низкая величина соотношения $\Sigma(n-3)$ ПНЖК/ $\Sigma(n-6)$ ПНЖК у пресноводных рыб физиологически оптимальна для человека, поэтому в настоящее время пресноводные рыбы считаются таким же ценным компонентом питания человека, как и морские (Steffens, 1997). В исследуемых нами видах рыб оно варьировало от 2.22 до 4.34 (табл. 2).

Среди ЖК физиологически ценными для рыб признаны длинноцепочечные ПНЖК: ЭПК и ДГК (семейства n-3) и АРК (семейства n-6) (Koven et al., 2003; Tocher, 2010). Следует отметить, что отсутствие АРК, ЭПК и ДГК в пище рыб в течение длительного времени приводит к появлению у них различных патологий: миокардита (воспаления сердечной мышцы), ожирения печени и кишечника, эрозии плавников, жаберного кровотечения, искривления позвоночника, снижения репродуктивного потенциала и прочих (Glencross, 2009; Sargent et al., 2002). Эти эссенциальные кислоты доминировали среди ПНЖК в исследованных нами видах рыб. Отмечено более высокое содержание АРК в тканях карася и

плотвы, ЭПК — в тканях леща, карася и плотвы, ДГК доминировала в хищных видах рыб (окуне и щуке). Как известно, большая часть ПНЖК в составе фосфолипидов используется для построения клеточных мембран, формируя основу липидного биослоя. ДГК является приоритетной кислотой, выполняющей строительную функцию во всех мембранах, особенно в мембранах нервных клеток (Weiser et al., 2016; Díaz et al., 2021). Из АРК и ЭПК путем ферментативного окисления производятся гормоноподобные биологически активные вещества — эйкозаноиды, которые необходимы для регуляции работы сердечно-сосудистой и репродуктивной систем, иммунного ответа, при воспалительных процессах, а также участвуют в метаморфозе рыб (Schmitz, Ecker, 2008).

Показано, что среди других ПНЖК мышечной ткани рыб содержание линолевой 18:2(n-6) кислоты относительно выше у сазана (7.35 отн.%), плотвы (6.16 отн.%) и карася (5.70 отн.%), в рационе питания которых значительную часть занимают водные растения. Известно, что линолевая кислота имеет преимущественно растительное происхождение (Malcicka et al., 2018). Относительно высокое содержание линолевой 18:2(n-6) кислоты отмечено и в щуке (6.70 отн.%), что, вероятно, тоже связано с питанием растительными гидробионтами. Похожие результаты были получены для рыб оз. Гусиное (Bazarsadueva et al., 2021b). Линоленовая 18:3(n-3) кислота была обнаружена в незначительных количествах только в тканях сазана (0.13 отн.%), карася (0.22 отн.%) и плотвы (0.17 отн.%).

На основании данных о жирно-кислотном составе рассчитаны индексы атерогенности (AI) и тромбогенности (TI), характеризующие качество липидов мышечной ткани рыб р. Баргузин. Индекс атерогенности указывает на соотношение между суммарной группой основных НЖК, которая считается проатерогенной (способствующей адгезии липидов к клеткам иммунной и кровеносной систем), и основной группой ННЖК, которые относятся к антиатерогенным (ингибирующим агрегацию сгустков и снижающим уровни этерифицированных ЖК, холестерина и фосфолипидов, предотвращая появление микро- и макрокоронарных заболеваний). Предполагается, что потребление рыб с более низким индексом атерогенности способствует снижению холестерина низкой плотности в плазме человека. Тромбогенный индекс показывает склонность к образованию тромбов в кровеносных сосудах: чем выше индекс, тем выше скорость тромбообразования. Он определяется как соотношение между протромбогенными (НЖК) и антитромбогенными жирными кислотами (МНЖК, (n-6)

ПНЖК и (n-3)ПНЖК) (Ulbricht, Southgate, 1991; Garaffo et al., 2011; Telahigue et al., 2013; Łuczyńska et al., 2023). Оценка индексов атерогенности (AI) и тромбогенности (TI) может дать информацию о влиянии отдельных ЖК на здоровье человека, в частности, на вероятность увеличения частоты развития атеросклероза, образования тромбов и атеромы. По данным (Ouraji с соавт., 2009; Stancheva et al., 2014), потребление продуктов со значениями AI >1.0 и TI >1.0 вредно для здоровья человека. В нашей работе значения этих индексов для исследуемых видов рыб р. Баргузин были <1 (рис. 2). Наименьшими индексами атерогенности и тромбогенности характеризуются мышечные ткани сазана (0.30 и 0.22 соответственно) и щуки (0.32 и 0.19), наибольшими — леща (0.47 и 0.29) и окуня (0.50 и 0.26). Ранее нами были рассчитаны индексы атерогенности и тромбогенности для мышечных тканей плотвы, окуня и щуки оз. Гусиное, их значения варьировали от 0.36 до 0.38 и от 0.18 до 0.21 соответственно (Bazarsadueva et al., 2021b). Для леща *Abramis brama* оз. Котокель индексы атерогенности и тромбогенности достигали 0.44 и 0.38 соответственно (Bazarsadueva et al., 2021a).

Одним из показателей диетической значимости липидов мышечной ткани рыб считается соотношение Σ ПНЖК/ Σ НЖК. Предполагается, что потребляемые ПНЖК могут снижать, а НЖК повышать уровень холестерина в крови. Поэтому, соотношение Σ ПНЖК/ Σ НЖК обычно используют для оценки влияния питания на здоровье

сердечно-сосудистой системы и чем выше это соотношение, тем более ценным считается продукт (Chen, Liu, 2020). Соотношение Σ ПНЖК/ Σ НЖК в мышечной ткани шести наиболее распространенных видов рыб, обитающих в Вислинском заливе (Польша), варьировало от 0.63 до 2.04 (Polak-Juszczak, Komar-Szymczak, 2009). Авторы отметили, что Министерство здравоохранения Великобритании рекомендует минимальное значение этого коэффициента 0.45. Соотношение ПНЖК к НЖК в исследуемых нами видах рыб варьировало от 1.3 до 2.0 (рис. 2). Наиболее ценным видом рыб р. Баргузин по соотношению ПНЖК к НЖК была щука.

В настоящее время признано, что НЖК и содержащие их животные жиры повышают уровень общего холестерина в крови и вызывают развитие атеросклероза. Индекс НН (соотношение гипохолестеринемических ЖК к гиперхолестеринемическим) дает представление о влиянии ЖК на уровень холестерина в крови (Ahmad et al., 2019; Chen&Liu 2020; Zula et al., 2021; Łuczyńska et al., 2023). Предложено (Ulbricht, Southgate, 1991) использовать соотношение между ПНЖК и НЖК как фактор, предсказывающий влияние рациона питания на уровень холестерина в плазме крови. Соотношение гипохолестеринемических ЖК к гиперхолестеринемическим в мышцах исследуемых рыб варьировало от 2.0 для леща до 3.2 для щуки. Низкие значения индексов атерогенности и тромбогенности, а также высокие значения гипохолестеринемических индексов исследуемых

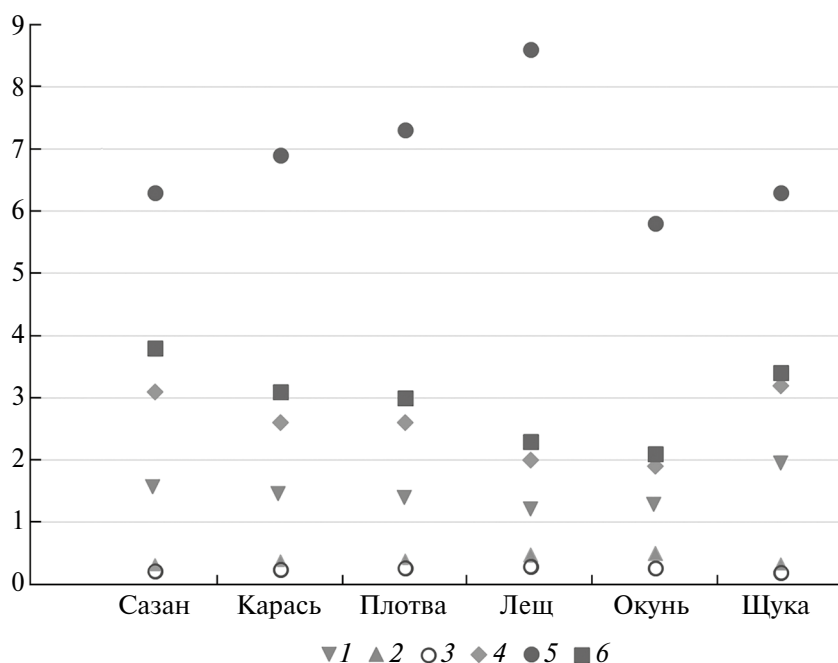


Рис. 2. Показатели качества липидов рыб р. Баргузин. 1 – Σ ПНЖК/ Σ НЖК, 2 – индекс AI, 3 – индекс TI, 4 – индекс НН, 5 – индекс NVI, 6 – индекс NPI.

рыб, в частности сазана и щуки, свидетельствуют о положительном влиянии их жирнокислотного состава на холестериновый обмен и скорость тромбообразования в кровеносных сосудах человека.

Для исследованных рыб были рассчитаны индексы питательной ценности NVI и укрепления здоровья HPI, их значения варьировали в пределах 5.8–8.6 и 2.1–3.8 соответственно. Самое высокое значение NVI получено для лещей, что связано с высокой долей стеариновой 18:0 кислоты. Максимальные величины индекса HPI, по которому определяют пищевую ценность жиров, выявлены в мышечной ткани сазана и щуки. По данным (Chen, Liu, 2020), продукты с высокими значениями HPI более полезны для здоровья человека.

Показатель качества липидов мышечной ткани FLQ представляет собой процентное соотношение ЭПК + ДГК к общим липидам. Высокие значения этого индекса указывают на качественность источника пищевых липидов (Senso et al., 2007; Łuczyńska et al., 2023). Значения FLQ в мышечной ткани увеличивались в ряду: сазан < плотва < карась < лещ < щука < окунь (табл. 2). Таким образом, по показателю FLQ наиболее богаты по сумме ЭПК + ДГК щука и окунь, что свидетельствует о высокой пользе включения этих рыб в рацион человека.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые изучены состав и содержание ЖК липидов шести промысловых видов рыб р. Баргузин. Выявленное соотношение $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК 2.8–4.6 характерно для пресноводных рыб, обитающих в так называемых “экологически благополучных” экосистемах. По показателям индикаторов качества питания человека на основе ЖК-состава получены достаточно высокие значения индексов HH, HPI и NVI, индексы AI и TI были <1, что указывает на высокую питательную ценность всех исследуемых рыб. К наиболее ценным пресноводным видам рыб по содержанию (n-3)ПНЖК и наиболее богатым в суммарном соотношении ЭПК + ДГК (индекс FLQ) можно отнести окуня и щуку. Полученные результаты свидетельствуют, что, учитывая сравнительно высокое содержание диетически ценных ПНЖК в мышечной ткани исследуемых видов рыб (окуня, щуки, сазана, карася, плотвы, леща) р. Баргузин, их можно рекомендовать населению к употреблению в пищу.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Байкальского института

природопользования СО РАН (AAAA-A21-121011890027-0) с использованием оборудования Центра коллективного пользования Биологического института природопользования СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н. и др. 2019. Содержание жирных кислот в кормовых объектах молоди лососевых рыб рек бассейна Онежского озера // Биология внутр. вод. № 1. С. 65. <https://doi.org/10.1134/S0320965219010157>
- Кренин Е.М. 1981. Липиды клеточных мембран: Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука.
- Рудченко А.Е. 2018. Роль трофических факторов в формировании жирнокислотного состава рыб, обитающих в водоемах Красноярского края. <https://elibr.sfu-kras.ru/handle/2311/146753>
- Сушич Н.Н. 2008. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах // Журн. общ. биол. Т. 69. № 4. С. 299.
- Ahmad N., Manzoor M.F., Shabbir U., Ahmed S. 2019. Health lipid indices and physicochemical properties of dual fortified yogurt with extruded flaxseed omega fatty acids and fibers for hypercholesterolemic subjects // Food Sci. Nutr. V. 8. P. 273.
- Algren G., Blomqvist P., Boberg M., Gustafsson I.B. 1994. Fatty acid content of the dorsal muscle – an indicator of fat quality in freshwater fish // J. Fish Biol. V. 45. P. 131.
- Bazarsadueva S.V., Radnaeva L.D., Nikitina E.P., Popov D.V. 2021a. The fatty acid composition and lipid quality indices of bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) of Lake Kotokel (Western Transbaikalia) // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. V. 885. P. 012062.
- Bazarsadueva S.V., Radnaeva L.D., Shiretorova V.G., Dylenova E.P. 2021b. The comparison of fatty acid composition and lipid quality indices of roach, perch, and pike of Lake Gusinoe (Western Transbaikalia) // Int. J. Environ. Res. Public Health. V. 18. P. 9032.
- Chen J., Liu H. 2020. Nutritional indices for assessing fatty acids: a mini-review // Int. J. Mol. Sci. V. 21. P. 5695.
- Díaz M., Mesa-Herrera F., Marín R. 2021. DHA and its elaborated modulation of antioxidant defenses of the brain: implications in aging and neurodegeneration. Antioxidants (Basel). 2021 Jun 3. V. 10(6). P. 907. <https://doi.org/10.3390/antiox10060907>.
- Garaffo M.A., Vassallo-Agius R., Nengas Y.E. et al. 2011. Fatty acids profile, atherogenic (IA) and thrombogenic (IT) health lipid indices, of raw roe of blue fin tuna (*Thunnus thunnus* L.) and their salted product “Bot-targa” // Food Nutr. Sci. V. 2. P. 736.
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Glushchenko L.A. et al. 2017. Fatty acid composition of fish species with different feeding habits from an Arctic Lake // Dokl. Bi-ochim. Biophys. V. 474(1). P. 220.

- Gladyshev M.I., Makhrov A.A., Baydarov I.V. et al. 2022. Fatty acid composition and contents of fish of genus *salvelinus* from natural ecosystems and aquaculture // *Biomolecules*. V. 12. P. 144.
<https://doi.org/10.3390/biom12010144>
- Glencross B.D. 2009. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species // *Reviews in Aquaculture*. V. 1. P. 71.
- Henderson R.J., Tocher D.R. 1987. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish // *Prog. Lipid Res.* V. 26. P. 281.
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Ju S.J., Kucklick J.R., Kozlova T., Harvey H.R. 1997. Lipid accumulation and fatty acid composition during maturation of three pelagic fish species in Lake Baikal // *J. Great Lakes Res.* V. 23(3). P. 241.
- Kozlova T.A., Khotimchenko S.V. 1993. Fatty acid composition of endemic Baikal fish and crustacea // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 105B. № 1. P. 97.
- Koven W.M., Van Anholt R.D., Lutzky S. et al. 2003. The effect of dietary arachidonic acid on growth, survival, and cortisol levels in different-age gilthead sea bream larvae (*Sparus aurata*) exposed to handling or daily salinity change // *Aquaculture*. V. 228. P. 307.
- Łuczyńska J., Nowosad J., Łuczyński M.J., Kucharczyk D. 2023. Evaluation of chemical elements, lipid profiles, nutritional indices and health risk assessment of european eel (*Anguilla anguilla* L.) // *Int. J. Environ. Res. Public Health*. V. 20. P. 2257.
<https://doi.org/10.3390/ijerph20032257>
- Malcicka M., Visser B., Ellers J. 2018. An evolutionary perspective on linoleic acid synthesis in animals // *Evol. Biol.* V. 45. P. 15.
<https://doi.org/10.1007/s11692-017-9436-5>
- Meier S., Mjos S.A., Joensen H., Grahl-Nielsen O. 2006. Validation of a one-step extraction/methylation method for determination of fatty acids and cholesterol in marine tissues // *J. Chromatogr. A*. V. 1104(1–2). P. 291.
- Morris R.J. 1984. The endemic faunae of Lake Baikal: their general biochemistry and detailed lipid composition // *Proc. R. Soc. Lond.* V. B222. P. 51.
- Naceur H.B., Romdhan M.S., Stappen G.V. 2020. Potential use of fatty acid profile for *Artemia* spp. Discrimination // *Inland Water Biol.* V. 13. P. 434.
<https://doi.org/10.1134/S199508292003013X>
- Ouraji H., Shabanpur B., Abediankenari A. et al. 2009. Total lipid, fatty acid composition and lipid oxidation of Indian white shrimp (*Fenneropenaeus indicus*) fed diets containing different lipid sources // *J. Sci. Food Agric.* V. 89. P. 993.
- Parrish C.C., Nichols P.D., Pethybridge H., Young J.W. 2015. Direct determination of fatty acids in fish tissues: quantifying top predator trophic connections // *Oecologia*. V. 177(1). P. 85.
- Polak-Juszczak L., Komar-Szymczak K. 2009. Fatty acid profiles and fat contents of commercially important fish from Vistula Lagoon // *Pol. J. Food Nutr. Sci.* V. 59. P. 225.
- Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. 2002. The lipids // *Fish Nutrition*. San Diego: Acad. Press. P. 181.
- Schmitz G., Ecker J. 2008. The opposing effects of n-3 and n-6 fatty acids // *Prog. Lipid Res.* V. 47. P. 147.
- Senso L., Suárez M.D., Ruiz-Cara T., Garcia-Gallego M. 2007. On the possible effects of harvesting season and chilled storage on the fatty acid profile of the fillet of farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // *Food Chem.* V. 101. P. 298.
- Stancheva M., Merdzhanova A., Dobрева D.A., Makedonski L. 2014. Common carp (*Cyprinus carpio*) and European catfish (*Silurus glanis*) from Danube River as sources of fat-soluble vitamins and fatty acids // *Czech J. Food Sci.* V. 32. P. 16.
- Steffens W. 1997. Effects of variation in essential fatty acids in fish feeds on nutritive value of freshwater fish for humans // *Aquaculture*. V. 151. P. 97.
- Sushchik N.N., Rudchenko A.E., Gladyshev M.I. 2017. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) // *Fish Res.* V. 187. P. 178.
- Taşbozan O., Gökçe M.A. 2017. Fatty Acids in Fish [Internet]. *Fatty Acids*. <https://dx.doi.org/10.5772/68048>
- Telahigue K., Hajji T., Rabeh I., El Cafi M. 2013. The changes of fatty acid composition in sun dried, oven dried and frozen hake (*Merluccius merluccius*) and sardinella (*Sardinella aurita*) // *Afr. J. Biochem. Res.* V. 7. P. 158.
- Tocher D.R. 2010. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish // *Aquat. Res.* V. 41. P. 717.
- Ulbricht T., Southgate D. 1991. Coronary heart disease: Seven dietary factors // *Lancet*. V. 338. P. 985.
- Watanabe T. 1982. Lipid nutrition in fish // *Comp. Physiol. and Biochem.* V. 94B. P. 367.
- Weiser M.J., Butt C.M., Mohajeri M.H. 2016. Docosahexaenoic acid and cognition throughout the lifespan // *Nutrients*. V. 8(2). P. 99.
<https://doi.org/10.3390/nu8020099>
- Zula A.T., Desta D.T., Apetrei C. 2021. Fatty acid-related health lipid index of raw and fried Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) Fish Muscle // *J. Food Qual.* e6676528.

Assessment of Lipid Quality Indices of Fish from the Barguzin River (Eastern Cisbaikalia)

S. V. Bazarsadueva^{1,*}, E. P. Nikitina¹, E. Ts. Pintaeva¹, V. V. Taraskin¹,
S. V. Zhigzhitzhapova¹, L. D. Radnaeva¹

¹Baikal Institute of Nature Management of Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia

*e-mail: bselmeg@gmail.com

The importance of fish as a component of healthy nutrition and as a high-quality source of nutrients in the human diet has increased in recent years. To assess the nutritional value of the six main commercial fish species (common roach *Rutilus rutilus*, common bream *Abramis brama*, crucian carp *Carassius carassius*, common carp *Cyprinus carpio*, European perch *Perca fluviatilis*, and northern pike *Esox lucius*) from the Barguzin River (Eastern Cisbaikalia), the FA composition and lipid quality indices of the muscle tissues have been determined. The FA composition of the dorsal muscle tissue of fish has been analyzed by direct methanolysis. The total content of SFAs ranges from 26 rel. % in carp to 37 rel. % in bream, MUFAs from 17 rel. % in perch to 32 rel. % in carp, and PUFAs from 42 rel. % in bream and carp to 54 rel. % in pike. The dominant FAs are palmitic 16:0 (17.5–29.2 rel. %), oleic 18:1(n-9) (17.5–29.2 rel. %), and stearic 18:0 (5.0–8.0 rel. %) acids, as well as PUFAs, including essential docosahexaenoic 22:6(n-3) (9.7–24.9 rel. %), eicosapentaenoic 20:5(n-3) (9.2–19.1 rel. %), and arachidonic 20:4(n-6) (6.9–10.1 rel. %) acids. The $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ratio of PUFAs is 2.8–4.6, which is typical for freshwater fish. Relatively high nutritive value index (NVI), values of the health-promoting index (HPI), and ratio of hypercholesterolemic to hypocholesterolemic FAs (HH), the as well as the atherogenicity and thrombogenicity indices (<1), indicate the high nutritional value of the muscle tissue of the studied fish species. According to the content of (n-3) PUFAs and high total ratio of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids, the most valuable species are European perch and northern pike.

Keywords: freshwater fish, Barguzin River, lipid quality indices, fatty acids

УДК 594:1(28)+504.05

ВЛИЯНИЕ МИКРОПЛАСТИКА НА ПРЕСНОВОДНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ (ОБЗОР)

© 2024 г. Г. М. Чуйко^{a,*}, Н. В. Холмогорова^{b,c}, Г. П. Жариков^d

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

^bУдмуртский государственный университет, Ижевск, Удмуртская Республика, Россия

^cНациональный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

^dЯрославский государственный медицинский университет, Ярославль, Россия

*e-mail: gchuiko@ibiw.ru

Поступила в редакцию 17.08.2023 г.

После доработки 12.09.2023 г.

Принята к публикации 23.10.2023 г.

Антропогенное загрязнение окружающей водной среды микропластиком является одной из наиболее актуальных, но наименее изученных проблем современной экотоксикологии. В обзоре на основе последних литературных данных проанализированы исследования в области поглощения, биоаккумуляции и биологических эффектов воздействия микропластика у пресноводных двустворчатых моллюсков (Bivalvia). К настоящему времени проведено 22 исследования на представителях трех семейств: Cyrenidae (45), Unionidae (25) и Dreissenidae (30%). Эти исследования представлены полевыми наблюдениями (43.5), натурными (8.7) и лабораторными (47.8%) экспериментами. Показано, что пресноводные двустворчатые моллюски как активные фильтраторы способны поглощать из воды и донных отложений и аккумулировать в мягких тканях (жабрах, гепатопанкреасе) частицы микропластика, воспринимая их в качестве пищевых объектов. Биоаккумуляция микропластика в моллюсках приводит к функциональным и структурным нарушениям в организме. Совместное действие микропластика и других загрязняющих веществ (кадмия, полихлорированных бифенилов, фармакологических препаратов) может вызывать как синергические, так и антагонистические эффекты в биологических ответах моллюсков. Исходя из проведенных исследований, предлагается использовать двустворчатых моллюсков в качестве биоиндикаторов загрязнения пресных вод микропластиком.

Ключевые слова: микропластик, поверхностные пресные воды, двустворчатые моллюски, поглощение, биоаккумуляция, биологические эффекты

DOI: 10.31857/S0320965224050151, **EDN:** XQEZIH

ПРОБЛЕМА ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПЛАСТИКОМ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ

Накопление пластикового мусора в окружающей среде — одна из наиболее актуальных, но наименее изученных проблем антропогенного влияния на окружающую среду и биоту. Посто-

янно возрастающее производство и применение во всех сферах человеческой деятельности разнообразных видов пластиков, а также недостаточно эффективная утилизация их отходов привели к интенсивному поступлению пластикового мусора в окружающую среду. В результате данный тип антропогенного загрязнения приобретает все более масштабный и глобальный характер (Brahney et al., 2020; Plastics Europe, 2021). Как и для других загрязняющих веществ, конечным накопителем пластика являются континентальные воды и Мировой океан (Masura et al., 2015; Petersen, Hubbart, 2020; Chen et al., 2022).

Проблему загрязнения окружающей водной среды пластиком впервые обозначили в начале 70-х годов XX столетия. Было показано, что в западной части Саргассова моря в поверхностном слое воды широко распространены пластиковые

Сокращения: АХЭ — ацетилхолинэстераза, ГП — глутатионпероксидаза, ГЛТ_v и ГЛТ_o — глутатион восстановленный и окисленный, ГСТ — глутатион-S-трансфераза, ДО — донные отложения, МДА — малоновый диальдегид; МКП — микропластик, МТТ — металлотионеины (Zn-МТТ — Zn-содержащие МТТ), НАД⁺ — никотинамидадениндинуклеотид окисленный, НАДН — никотинамидадениндинуклеотид восстановленный, НП — нанопластик, ПВХ — поливинилхлорид, ППП — полипропилен, ПСТ — полистирол, ПХБ — полихлорированные бифенилы, ПЭТ — полиэтилен, ПЭТФ — полиэтилентерефталат, СОД — супероксиддисмутаза, ФФ — флорфеникол, ЦФА — ципрофлоксацин, ЭРОД — этоксирезорфуниноксидэтилаза.

частицы, в большинстве имеющие форму гранул диаметром 0.25–0.5 см, их концентрация в среднем составляла 3500 шт./км² и 290 г/км². Протяженность выявленного пятна загрязнения с севера на юг достигала ~1300 км (Carpenter, Smith, 1972). Одновременно было обнаружено пластиковое загрязнение в прибрежных водах южной части Новой Англии (Carpenter et al., 1972).

Дальнейшие исследования показали, что загрязнение пластиком имеет много аспектов, связанных с влиянием на окружающую среду (Cole et al., 2011). Следует отметить, что некоторые из них могут демонстрировать даже положительные эффекты. Например, скопления крупного пластика формируют новые искусственные биотопы, которые активно заселяют разнообразные виды водных организмов, образуя специфические биоценозы. Однако наиболее очевидно негативное воздействие, которое крупный пластиковый мусор, известный как “макропластик”, может оказать на водную среду и биоту. Так, его присутствие в водной среде представляет эстетическую проблему с экономическими последствиями для индустрии туризма и опасность для многих отраслей, связанных с водной средой (например, судоходство, рыболовство, производство энергии, аквакультура), поскольку пластик может привести к повреждению оборудования и значительным экологическим проблемам (Derraik, 2002). Воздействие макропластика на окружающую среду включает: травмы и гибель морских птиц, млекопитающих, рыб и рептилий в результате запутывания и проглатывания пластика (Derraik, 2002; Gregory, 2009); инвазивный перенос аборигенных видов в новую среду обитания на плавающих пластиковых обломках (Derraik, 2002); ухудшение кислородного режима из-за препятствия нормальному газообмену за счет образования искусственных твердых грунтов в результате опускания пластикового мусора на дно (Moore, 2008; Gregory, 2009).

Однако наибольшую опасность для водной биоты представляет не столько крупный пластик, сколько образующиеся при его механической деструкции под действием природно-климатических факторов (физических, химических, биологических) микропластики (МКП) и последующие химические продукты их разложения (Cole et al., 2011; Bergmann et al., 2015; Cai et al., 2022).

В настоящее время к МКП большинство исследователей относят пластиковые частицы <5000 мкм, частицы <1 мкм часто выделяют в отдельную группу — НП. Обе группы пластика подразделяют на первичный (получаемый специально на производстве) и вторичный (образующийся в результате деградации и фрагментации крупного пластика и первичного МКП). Из-за большого разнообразия источников поступления

в окружающую среду загрязнение МКП состоит из гетерогенной смеси синтетических полимеров различных форм, размеров и цветов. Наиболее часто встречаются сферические микропластики и волокна (Ding et al., 2022).

За последние годы появилось большое количество публикаций, рассматривающих различные экологические аспекты присутствия МКП в водной среде, включая обзорные статьи. Однако большинство этих работ проведено на морских экосистемах (Cole et al., 2011; Wright et al., 2013; Bergmann et al., 2015; Зобков, Есюкова, 2018; Guzzetti et al., 2018; Petersen, Hubbart, 2020; Чубаренко и др., 2021; Du et al., 2021 и др.). Исследований МКП во внутренних водах значительно меньше (Wagner et al., 2014; Li et al., 2018; Bellasi et al., 2020; Castro-Castellon et al., 2022). Основная часть таких работ касается классификации МКП, методов отбора и определения содержания, качественного состава и аккумуляции МКП в абиотических компонентах, их миграции, судьбе и др. (Frank et al., 2022). Все еще мало исследований влияния МКП на пресноводных гидробионтов. По данным обзорной работы (Bellasi et al., 2020), соотношение исследований загрязнения разных компонентов морских и пресноводных экосистем следующее: в воде — 75 : 25, в ДО — 80 : 20, в биоте — 87 : 13%. При этом, в публикациях по влиянию МКП на пресноводных гидробионтов преобладают три таксона животных: ракообразные (31), рыбы (18) и моллюски (10%), остальные группы организмов изучены в значительно меньшей степени (Castro-Castellon et al., 2022).

Показано, что МКП распределяется по всем компонентам пресноводных экосистем. Миграция МКП во внутренних водных объектах представляет собой очень сложный процесс (горизонтальный перенос, всплытие, взвешивание в водной толще, седиментацию и захоронение), на который влияют разнообразные абиотические (физические, гидрологические, климатические и др.) факторы (Cai et al., 2022). Конечным абиотическим звеном первичного накопления для большинства типов МКП считают ДО (Van Cauwenbergh et al., 2013, 2015).

В реках ведущую роль в пространственном распределении МКП играют гидрологические условия, включая скорость течения, глубину, характер донных грунтов и другие. Низкие скорости течения и большая глубина способствуют отложению МКП на дне. И наоборот, высокие скорости течения и малая глубина вызывают перемещение осажденного МКП (Walling, 2009). Исследования, проведенные на озерах и водохранилищах Китая (Zhang et al., 2015; Di, Wang, 2018; Xiong, 2018; Zhang et al., 2018), показали накопление МКП в ДО в местах замедления или отсутствия течения. Обилие МКП в ДО увеличивалось по мере при-

ближения к плотине водохранилища (верхний бьеф). В дальнейшем из ДО МКП переносится по трофическим сетям на высшие уровни (Bour et al., 2018; Egbeocha et al., 2018).

Кроме абиотических факторов, существенное влияние на миграцию МКП в водных объектах оказывают живые организмы. Так, организмы-фильтраторы (планктонные ракообразные, двусторчатые моллюски и другие) поглощают МКП из воды (Cole et al., 2011; 2013; Egbeocha et al., 2018), роющие организмы и грунтоеды (олигохеты, личинки хирономид, роющие личинки поленок, двусторчатые моллюски, некоторые ракообразные) — из ДО, аккумулируя его в организме и тем самым вовлекая в пищевую сеть. Последующее движение МКП по пищевым сетям может приводить к его повторному попаданию в водную среду (пеллеты, фекалии). Деятельность роющих бентосных организмов также может вызывать ремобилизацию МКП из ДО и вторичное загрязнение водной толщи. Кроме того, частицы МКП представляют собой удобный субстрат для микроорганизмов и организмов-обрастателей (Thiel, Gutow, 2005), что повышает их пищевую привлекательность для организмов более высоких трофических уровней. Не менее важную роль в распределении частиц МКП по акватории играют заросли водных растений, которые способствуют их локальному концентрированию в прибрежных зонах (Казимирук, 2022).

На всех этапах миграции в водных объектах частицы МКП способны оказывать неблагоприятное воздействие на гидробионтов. Одна из наиболее распространенных групп гидробионтов, находящихся на начальных трофических уровнях и активно поглощающих МКП из воды и ДО, — двусторчатые моллюски (*Bivalvia*) (Su et al., 2018).

В пресноводных экосистемах двусторчатые моллюски играют важную роль в процессах самоочищения, будучи эффективными фильтраторами и биоаккумуляторами загрязняющих веществ (Sheehan, Power, 1999). Накапливая загрязняющие вещества и служа объектами питания для других животных, включая бентосоядных рыб, моллюски представляют собой важное звено в их передаче по трофическим сетям (Farrell, Nelson, 2013). Поэтому они вызывают особый интерес при мониторинге МКП в окружающей водной среде (Li et al., 2015; Sussarellu et al., 2016).

Поглощение частиц МКП продемонстрировано в лабораторных условиях для многих видов морских организмов, в том числе и двусторчатых моллюсков. Так, наличие МКП выявлено в мягких тканях двух видов двусторчатых моллюсков — *Mytilus edulis* L., 1758 и *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), выращенных в условиях аквакультуры в природной среде и достигших товарного размера (Van Cauwenbergh, Janssen, 2014). Содержание в

них МКП было в среднем 0.36 ± 0.07 и 0.47 ± 0.16 частиц на 1 г сырой массы соответственно.

Благодаря малоподвижному или прикрепленному образу жизни и типу питания, двусторчатые моллюски широко используют в экотоксикологическом биомониторинге состояния водной среды (Klimova et al., 2020). Это позволяет проводить долгосрочные наблюдения за загрязнением водных объектов.

Отмечено (Lusher et al., 2017), что до 2017 г. из 120 рассмотренных исследований МКП в окружающей водной среде только в 22 изучали пресноводные экосистемы. Более того, из общего числа рассмотренных исследований МКП лишь в 27 рассматривали моллюсков и только одно касалось пресноводных видов.

Все вышеизложенное и определило тему настоящей работы, цель которой — восполнить существующий пробел и проанализировать имеющуюся информацию о поглощении, биоаккумуляции и биологических эффектах МКП у пресноводных двусторчатых моллюсков (*Bivalvia*).

ЗАГРЯЗНЕНИЕ МИКРОПЛАСТИКОМ ПРЕСНОВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ

Известно, что значительная часть пластикового мусора, встречающегося в Мировом океане, образуется на суше и попадает в него за счет переноса континентальными водами (Masura et al., 2015; Petersen, Hubbart, 2020; Chen et al., 2022). Вследствие этого, важный аспект проблемы загрязнения МКП — исследование уровней его содержания в пресных водах и в организмах пресноводных гидробионтов.

Так, исследование пространственного распределения МКП в поверхностных водах водохранилища Три ущелья на среднем участке р. Янцзы (КНР) показало, что содержание частиц МКП достигало от 3407.7×10^3 до 13617.5×10^3 шт./км² на русле р. Янцзы и от 192.5×10^3 до $11\,889.7 \times 10^3$ шт./км² на устьевых участках четырех притоков (Zhang et al., 2015). В целом на устьевых участках притоков содержание МКП было заметно меньше, чем на русле. Обилие МКП на русле реки увеличивалось по мере приближения к плотине и наибольших значений достигало в ее верхнем бьефе. В качественном отношении МКП состоял из смеси частиц ПЭТ, ППП и ПСТ. По сравнению с ранее опубликованными данными ((Eriksen et al., 2013; Free et al., 2014), количество МКП в данном водохранилище было примерно на один–три порядка больше. Это позволяет предположить, что водохранилища, и особенно их приплотинные части, служат местом концентрирования загрязнения МКП.

В настоящее время имеются работы, в которых наряду с исследованием МКП в пресноводных

моллюсках определяли его концентрации в воде и ДО. Так, на разных участках оз. Тайху (КНР) концентрация частиц МКП в воде варьировала в пределах $3.4\text{--}25.8$ шт./л или $1 \times 10^4\text{--}6.8 \times 10^6$ шт./км², в ДО — $11.0\text{--}234.6$ шт./кг сухой массы (Su et al., 2016). Самое высокое среднее содержание МКП зафиксировано в пробах воды из юго-восточной части озера и в ДО из северо-западной. Северо-западная часть озера была в целом наиболее загрязнена, на что указывают высокие концентрации хлорофилла *a* и общего фосфора. Среди МКП преобладали волокна размером $100\text{--}1000$ мкм, по химическому составу — целлофан. Исходя из проведенного авторами анализа имеющейся литературы, уровни МКП в образцах воды оз. Тайху, были самыми высокими из всех обследованных на тот момент пресных озер мира.

Полевые наблюдения в бассейне среднего и нижнего течения р. Янцзы (КНР), показали, что на 21 станции содержание МКП варьировало в пределах $0.5\text{--}3.1$ шт./л в воде и $15\text{--}160$ шт./кг сухой массы в ДО (Su et al., 2018). Доминирующим полимером был ПЭТФ, за ним следовали ППП и ПЭТ в соотношении 33, 19 и 9% общего содержания соответственно. Волокна доминировали среди всех типов МКП, частицы размером $250\text{--}1000$ мкм преобладали в большинстве проб, чаще всего встречались прозрачные и голубые частицы МКП.

Исследование, проведенное на озерах Мид и Мохаве (США), выявило достаточно низкую загрязненность МКП поверхностного слоя воды, но высокую в слое ДО до 33 см: $0.44\text{--}9.7$ шт./м³ и $87.5\text{--}1010$ шт./кг сухой массы соответственно (Baldwin et al., 2020). Волокна были наиболее распространенным типом частиц, их обнаружили во всех образцах. Хотя количество образцов было невелико, повышенные концентрации МКП отмечены в районах, подвергающихся наибольшей антропогенной нагрузке.

В устье р. Милуоки и некоторых ее притоках, а также в прибрежной зоне оз. Мичиган в районе впадения реки содержание МКП в поверхностной воде в зависимости от места отбора проб менялось в среднем в пределах $0\text{--}3$ (Hoellein et al., 2021) и $6\text{--}30$ шт./л (McNeish, 2018). По химическому составу МКП был представлен искусственным шелком, целлюлозой и ПЭТФ, по форме и цвету МКП данные отсутствуют. В пяти равнинных озерах Дании среднее содержание МКП в ДО достигало 28 ± 17 шт./кг сухой массы (Kallenbach et al., 2022), концентрацию в воде не определяли.

Таким образом, приведенные данные показывают, что содержание МКП в воде и ДО пресных водных объектов, где моллюски способны поглощать его, варьирует в пределах $0.1\text{--}25.8$ шт./л и $11.0\text{--}1010$ шт./кг сухой массы соответственно. В расчете на площадь акватории содержание МКП

в поверхностном слое воды может меняться в пределах $1 \times 10^4\text{--}6.8 \times 10^6$ шт./км².

ПОГЛОЩЕНИЕ, БИОАККУМУЛЯЦИЯ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ МИКРОПЛАСТИКА У ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Анализ литературы по изучению влияния МКП на пресноводных двустворчатых моллюсков показывает, что к настоящему времени все исследования проведены на представителях трех семейств: Cyrenidae (45), Unionidae (25) и Dreissenidae (30%) (табл. 1). Одним из самых распространенных гидробионтов в реках и эстуарных экосистемах мира считается азиатский моллюск *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774). Этот моллюск, способный адаптироваться к изменениям окружающей среды, входит в число инвазивных видов в ряде регионов и принят в качестве модели для испытаний на токсичность (Parga et al., 2021).

Обобщая сведения о работах разных аспектов поглощения, биоаккумуляции и биологических эффектов МКП у пресноводных двустворчатых моллюсков, можно констатировать, что проведенные к настоящему времени 22 исследования представлены полевыми наблюдениями (43.5), натурными (8.7) и лабораторными (47.8%) экспериментами. В этих работах участвовали представители 16 стран. Большая часть работ выполнена учеными из США и Канады (рис. 1), чуть меньше — из КНР и Германии. Остальные страны представлены единичными исследователями. В России аналогичных исследований до сих пор не проводили.

Полевые наблюдения

Большая часть всех полевых наблюдений влияния МКП на моллюсков и его биоаккумуляции выполнена на представителях семейств Cyrenidae и Dreissenidae, для сем. Unionidae такие исследования единичны. В подавляющем большинстве работ использован моллюск *Corbicula fluminea* (сем. Cyrenidae) (табл. 1).

На оз. Тайху (КНР) проведены исследования содержания МКП в мягких тканях моллюска *C. fluminea*, обитающего на 13 станциях, две из которых находились на ферме по выращиванию моллюсков (Su et al., 2016). Частицы МКП обнаружены во всех исследованных моллюсках. Минимальные и максимальные уровни МКП в моллюсках на трех участках (северо-западном, центральном, юго-восточном) были $0.2\text{--}12.5$ шт./г влажной массы. Выращенные на ферме и дикие моллюски на одном и том же участке озера не различались по содержанию МКП. Наибольшее количество МКП в моллюсках зафиксировано в северо-западной части озера.

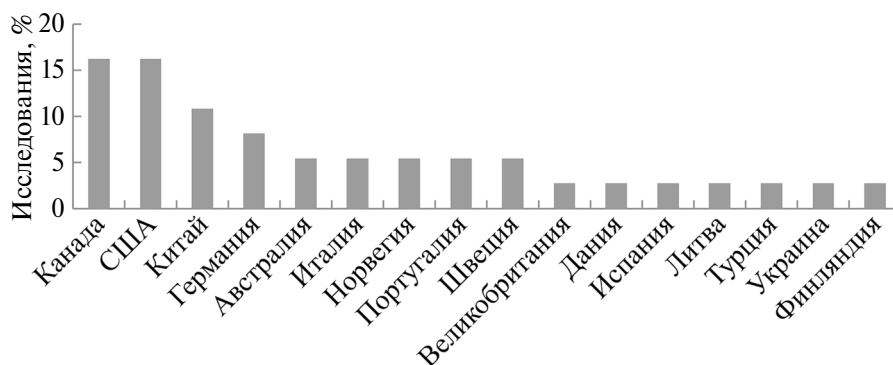


Рис. 1. Распределение по странам числа исследователей, участвующих в работах по влиянию МКП на пресноводных двустворчатых моллюсков.

По химическому составу пластика идентифицированные частицы МКП располагались в ряду: ПЭТФ > терефталевая кислота (ТФК) > ППП. По форме преобладали волокна, достигая 48–84% всего обнаруженного МКП. Чаще других встречались прозрачные и синие частицы (58–70%) размером 100–1000 мкм (~60–65%). Коэффициент биоаккумуляции (соотношение содержания МКП в моллюсках и воде или ДО) колебался от 38 до 3810 и отрицательно коррелировал с содержанием МКП в ДО. Более высокие значения коэффициента биоаккумуляции обнаружены на станциях, где содержание МКП в ДО было ниже. Авторы предполагают, что это явление могло быть одной из причин отсутствия существенных различий по содержанию МКП у моллюсков из разных районов оз. Тайху.

Другое масштабное исследование загрязнения МКП воды, ДО и моллюсков *C. fluminea* проведено на 21 участке в четырех озерах, реках и эстуарии, расположенных в бассейне среднего и нижнего течений р. Янцзы (КНР) (Su et al., 2018). Наличие МКП обнаружено в воде, ДО (табл. 1) и моллюсках, у которых его содержание менялось в пределах 0.3–4.9 шт./г (или 0.4–5.0 шт./особь). Наиболее часто встречались волокна, на их долю приходилось 60–100% всего МКП. Синих и прозрачных частиц было >30% МКП – значительно больше, чем частиц других цветов. Размеры обнаруженных частиц МКП находились в пределах 21–4830 мкм, преобладали частицы в диапазоне 250–1000 мкм. Содержание, распределение по размерам и цвету МКП в моллюсках больше соответствовало этим показателям в ДО, чем в воде. Учитывая способность моллюсков к биоаккумуляции МКП и высокое соответствие качественных и количественных параметров МКП в моллюсках и водной среде, авторы предлагают использовать моллюсков *C. fluminea* в качестве вида-биоиндикатора загрязнения МКП пресноводных систем, особенно ДО.

Исследовано содержание МКП в мягких тканях у двух видов двустворчатых моллюсков

Corbicula fluminea и *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897 из оз. Мид, расположенного в бассейне р. Колорадо (США) (Baldwin et al., 2020). Одна станция отлова у этих видов была общая, три других располагались в разных частях озера. Показано, что концентрации МКП у *Corbicula fluminea* менялись в зависимости от места отлова в пределах 18–105 (в среднем 51.7) шт./особь, у *Dreissena bugensis* – 2.7–13.0 (в среднем 8.1) шт./особь, на общей станции содержание МКП у этих видов моллюсков было близким (соответственно 18 и 13 шт./особь).

У всех моллюсков по форме преобладали волокна (80.9), затем следовали пленки (11.4), далее неравномерные фрагменты (6.3) и замыкали ряд вспененные частицы (1.4%). По цветовой гамме распределение было следующим: прозрачные частицы (42.5), синие (23.1), черные (17.8) и красные (4.9%). По форме и цвету МКП в моллюсках больше соответствовал МКП в ДО, чем в воде, по содержанию в теле моллюсков больше коррелировал с таковым в ДО. Биоаккумуляция МКП в моллюсках была выше в районах, подвергающихся большей антропогенной нагрузке.

Изучено содержание МКП в беззубке *Anodonta anatina* (L., 1758), обитающей в р. Хейе (Швеция) (Berglund et al., 2019). Моллюсков отлавливали на двух участках реки. Один (в верховьях, ст. 1) расположен в сельской местности выше населенных пунктов по течению, другой (в низовьях, ст. 2) – ниже по течению от крупного муниципального округа, имеющего городские водоочистные сооружения со сбросом сточных вод в реку. Обнаруженный в моллюсках МКП представляли волокна и сферические гладкие частицы. Размер МКП не указан. Подавляющая часть МКП, выявленная в этом исследовании, приходилась на вторичный пластик. По соотношению различных цветов обнаруженный в беззубке МКП располагался в следующем ряду: черный (29.3% общей доли МКП), прозрачный (24.8), красный (14.3), зеленый (12.9), серый (9.6), синий и фиолетовый (по 4.6%). На обеих станциях цветовой спектр и

Таблица 1. Суммарные данные по исследованию содержания МКП и оценка его влияния на различные параметры биологического состояния пресноводных двусторчатых моллюсков

Вид моллюска	Характеристика МКП			МКП, экотоксикант. Концентрация в воде; содержание в ДО (сухая масса)	Наблюдаемые показатели	Условия и место исследования	Литературный источник
	химический состав	размер, мкм	форма				
<i>Corbicula fluminea</i>	ПЭТ, ЦЛФ	5–5000	ВЛК преобладали (48–84%), СФР	Сем. Syrenidae 3.4–25.8 шт./л; 11.0–234.6 шт./кг, 1×10^4 – 6.8×10^6 шт./км ² ; МКП 2.8–4.2 мг/л; ПХБ 30 нг/г 0.5–3.1 шт./л; 15–160 шт./кг МКП 0.2 и 0.7 мг/л; ФФ 1.8 и 7.1 мг/л 100 и 1000 шт./л 0.44–9.7 шт./м ³ ; 87.5–1010 шт./кг МКП 10 мкг/г, ЦФА 0.5, 5 и 50 мкг/г	Поглощение, биоаккумуляция	Полевые наблюдения, оз. Тайху (КНР)	Su et al., 2016
	ПЭТФ, ПСТ, ПЭТ, ПВХ	12–704	ФРГ, механически измельченные		Поглощение, биоаккумуляция (3 сут), биохимия, гистология гепатопанкреаса, пищевое поведение, смертность Биоаккумуляция	Лабораторный эксперимент, 3 и 28 сут	Rochman et al., 2017
	–	21–4830	ВЛК преобладали (60–100%)		Биоаккумуляция, пищевое поведение, гистология гепатопанкреаса и жабр, биохимия	Полевые наблюдения, р. Янцзы (КНР); 5 озер, эстуарная зона Лабораторный эксперимент, 96 ч	Su et al., 2018 Guilhermino et al., 2018
	ПЭТФ; ПЭТА; АКР; ПАМ; ВСК; ПВС	1–5	СФР		Поглощение, биоаккумуляция	Лабораторный эксперимент, 48 ч	Li et al., 2019
	–	5–5000	ВЛК преобладали (81%)		Поглощение, биоаккумуляция	Полевые наблюдения, оз. Мид, Мохаве (США)	Baldwin et al., 2020
<i>C. javanicus</i>	ПСТ	125–5600	ВЛК преобладали (81%)	Сем. Unionidae МКП 10 мкг/г, ЦФА 0.5, 5 и 50 мкг/г	Поглощение, раздельное и совместное действие ЦФА и ПСТ в ДО на гистоморфometriю и гистопатологию гепатопанкреаса и жабр, филытрационная активность, биохимия	Лабораторный эксперимент, 10 сут	Guo et al., 2021
	ПЭТФ, ПЭТВП	0.08, 6	ФРГ		Совместное действие МКП и Cd на активность СОД, ГСТ, АХЭ, ПОЛ Биохимия	Лабораторный эксперимент, 7 сут Лабораторный эксперимент, 24 ч	Raга et al., 2021 Esterhuizen et al., 2022
<i>Anodonta anatina</i> <i>Lasmigona costata</i>	НЛН, ПСТ	–	ВЛК, СФР	Сем. Unionidae –	Биоаккумуляция	Полевые наблюдения, р. Хейе (Швеция)	Berglund et al., 2019
	ПВП, ПАК ПДМО, ПЭИ, НЛН 6/6, ПЭТ, ППП, ПСТ; ППП-ПЭТ	50–5000	ФРГ		Биоаккумуляция	Полевые наблюдения, бассейн р. Гранд, провинция Южное Онтаро (Канада)	Wardlaw, Prosser, 2020
<i>Unio pictorum</i>	ПВХ, ППП, ПЭТФ	1–5000	ВЛК, ФРГ	–	Биоаккумуляция	Садковое содержание <i>in situ</i> в малой реке Северной Баварии, 28 сут и 6 мес	Domogalla-Urbansky et al., 2019

Окончание таблицы 1.

Вид моллюска	Характеристика МКП			МКП, экотоксикант. Концентрация в воде; содержание в ДО (сухая масса)	Наблюдаемые показатели	Условия и место исследования	Литературный источник
	химический состав	размер, мкм	форма				
<i>U. tumidus</i>	ПЭТФ	100–500	ФРГ	МКП 1 мг/л (15–20 шт./л); Ибупрофен 0.8 мкг/л	Биохимия	Лабораторный эксперимент, 14 сут	Martyniuk et al., 2022
<i>U. stevenianus</i>	–	5–5000	ВЛК, ФРГ, ВСП, СФР	–	Биоаккумуляция	Полевые наблюдения на р. Карасу в бассейне оз. Ван (Турция)	Atici, 2022
Сем. Dreissenidae							
<i>Dreissena polymorpha</i>	ПСТ	1–10	СФР	$116 \times 10^6 - 23 \times 10^9$ шт./л	Поглощение, биоаккумуляция	Лабораторный эксперимент, 6 сут	Magni et al., 2018
<i>D. bugensis</i>	ПСТ	0.2, 1; 2	СФР	1×10^{-12} М; 0.01×10^{-12} М	Поглощение, распределение, выведение, очищение	Лабораторный эксперимент, 24 ч, 21–42 сут	Merzel et al., 2019
<i>D. polymorpha</i>	ПЭТВП	10–45	Порошок	0–0.8 г/л	Поглощение, биоаккумуляция, смертность, скорость фильтрации, размножение, потребление O_2	Лабораторный эксперимент, 24 ч	Pedersen et al., 2020
	ПСТ	≤63	ФРГ, механически измельченные	6.4–100 000 шт./л	Поглощение, биоаккумуляция, смертность, скорость выведения, биохимия, иммунное состояние	Лабораторный эксперимент, 14 сут	Weber et al., 2020
	–	125–5600	ВЛК преобладали (81%)	$0.44 - 9.7$ шт./м ² ; $87.5 - 1010$ шт./кг	Биоаккумуляция	Полевые наблюдения, оз. Мид (США)	Baldwin et al., 2020
<i>D. sp.</i>	ПЭТФ, НЛН, ППП, ПАС, ПВХ	149.61–1807.75	ВЛК, ФРГ	–	Биоаккумуляция	Полевые наблюдения, оз. Изео (Италия)	Pastorino et al., 2020
<i>D. polymorpha</i>	ППП, НЛН, АНТ, ПЭСТ	10–> 25	–	0–3 шт./л	Биоаккумуляция	Натурный эксперимент, 30 и 60 сут, оз. Мичиган, р. Милуоки (США)	Hoellein et al., 2021
	ППП, ПСТ, АЛКД	50–5000	ВЛК, ФРГ	28 ± 17 шт./кг	Биоаккумуляция	Полевые наблюдения, пять равнинных озер (Дания)	Kallenbach et al., 2022
	ППП, ПХП, СПЭА	50–5000	ВЛК, ФРГ	–	Биоаккумуляция	Полевые наблюдения приплотинное оз. Бейхан Дам (Турция)	Atamanalp et al., 2023

Примечание. АКР – акрил, АЛКД – алкидный лак, АХЭ – ацетилхолинэстераза, ВЛК – волокна, ВСК – вискоза, ВСП – вспененные частицы; ГСТ – глутатион-S-трансфераза, ДО – донные отложения, МКП – микропластик, НЛН – нейлон, НЛН 6/6 – поли(гексаметиленадипамид) нейлон 6/6, НП – нанопластик, ПАК – поли(акриловая кислота), ПАМ – полиамид, ПАС – полиамидная смола, ПВП – поли(4-винилпиридин), ПВС – поливиниловый спирт ПВХ – поливинилхлорид, ПДМО – поли(диметилсилоксан), ППП – полипропилен, ПЭИ – полиэфиримид Utem 1000 (технический термопласт), ППП–ПЭТ – сополимер ППП и ПЭТ, ПСТ – полистирол, ПХБ – полихлорированные бифенилы, ПХП – полихлоропрен, ПЭГ – полиэтилен, ПЭТА – полиэтилен амид, ПЭТВП – полиэтилен высокой плотности, ПЭТФ – полиэтилентерефталат, СОД – супероксиддисмутаза, СПЭА – сополимер этилакрилат, СФР – микрофиллеры, ФРГ – неравномерные фрагменты, ФФ – фторфеникол, ЦЛФ – целлофан, ЦФА – цианофлюксацин.

соотношение цветов были почти идентичным. Пластиковые волокна обнаружены у всех 32 отловленных моллюсков общим числом 1620 шт. Из них 37.5% волокон содержалось в моллюсках, отловленных в верховьях реки (ст. 1), остальные 62.5% — в низовьях (ст. 2). Наибольшее количество волокон, обнаруженных в одном моллюске, достигало 142 шт./особь, наименьшее — 4 шт./особь. Среднее количество волокон в одном моллюске ($x \pm SD$) было 38.0 ± 34.2 и 63.3 ± 29.6 шт./особь на ст. 1 и 2 соответственно. Сферические частицы общим числом 247 шт. обнаружены в 24 из 32 моллюсков. В моллюсках на ст. 1 выявлена только 51 частица, на ст. 2 — 196 частиц. Среднее количество сферических частиц на одного моллюска ($x \pm SD$) достигало 3.2 ± 3.5 и 12.2 ± 9.1 шт./особь на ст. 1 и 2 соответственно. Представленные данные свидетельствуют о связи содержания МКП в моллюсках с общей антропогенной нагрузкой на разные участки реки. По мнению авторов (Berglund et al., 2019), наличие в моллюсках и волокон, и сферических частиц указывает на возможность различного происхождения источников поступления МКП. Меньшее содержание в моллюсках сферических частиц, чем волокон, может быть связано с более низкой их концентрацией в окружающей среде или со слишком малыми для систем фильтрации моллюсков размерами. Выявлена положительная корреляция между размером моллюсков и количеством обнаруженных волокон. Авторы (Berglund et al., 2019) объясняют это тем, что более крупные особи фильтруют большее количество воды и тем самым накапливают больше волокон. Однако связь аккумуляции сферических частиц с размерами моллюсков менее очевидна.

Еще одно исследование посвящено изучению содержания МКП у моллюска *Lasmigona costata* (Rafinesque, 1820) на семи станциях, расположенных в бассейне р. Гранд в провинции Южное Онтарิโอ (Канада) (Wardlaw, Prosser, 2020). Установлено, что в целом содержание МКП было низким. Его частицы обнаружены у 71% обследованных моллюсков, но на каждой станции МКП присутствовал хотя бы у одного моллюска. Наибольшее количество частиц было 7 шт./особь. Станции не отличались по количеству частиц МКП на одного моллюска. Получена значительная положительная связь количества частиц МКП на одного моллюска с размером водосбора выше по течению, но связь с процентом использования городских земель не обнаружена. Размер обнаруженного в моллюсках МКП менялся от 21 до 298 мкм при среднем размере частиц 114 ± 63 мкм ($x \pm SD$). Идентифицированы следующие по химическому составу типы полимеров: поли(4-винилпиридин), поли(диметилсилоксан), поли(акриловая кислота), поли(гексаметиленадипамид) нейлон 6/6, полиэфиримид Ultem 1000 (технический термо-

пласт), ПЭТ, ППП, ПСТ, сополимер ППП и ПЭТ (ППП–ПЭТ). По составу преобладали частицы ППП–ПЭТ, по форме — неравномерные фрагменты. В воде и ДО МКП не исследовали, однако его количество в моллюсках увеличивалось от верхнего течения реки к нижнему. При этом, в местах ниже по течению от городских поселений моллюски содержали наибольшее количество МКП. Данное исследование стало первым, в котором представлены доказательства о способности пресноводного моллюска *L. costata* поглощать различные типы МКП в естественных условиях.

Исследована возможность использования дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771) в качестве потенциального биоиндикатора МКП в пресноводных озерах (Pastorino et al., 2021). Образцы отбирали в трех местах, расположенных на северной оконечности оз. Изео (одного из крупных субальпийских озер на севере Италии) на разном удалении от места стоков, поступающих в эту часть озера с водоочистных сооружений на берегу впадающей в озеро р. Оглио. Одна станция располагалась в устье реки в непосредственной близости к стокам (ст. 1), две другие — у противоположного берега озера напротив устья на расстоянии 2 (ст. 2) и 2.5 км (ст. 3) от спуска сточных вод. Собрано 180 особей моллюсков (по 60 шт. с каждой станцией), в которых обнаружено 20 частиц МКП. По химическому составу частицы МКП располагались в следующем ряду: ПЭТФ — 45, нейлон — 20, ППП — 20, полиамидная смола — 10 и ПВХ — 5%. По форме встречались волокна (60) и неравномерные фрагменты (40%). По размеру частицы МКП варьировали в диапазоне 149.61–1807.75 мкм; по цвету распределялись следующим образом: синие — 60, красные — 25, белые — 10, зеленые — 5%. Различий в физико-химических параметрах воды и биометрических характеристиках моллюсков из этих трех мест не выявлено, однако по физико-химическим характеристикам аккумулярованного МКП моллюски заметно различались. Общее количество частиц (N , шт.) и среднее содержание МКП (шт./особь) убывало по мере удаления от места стоков с очистных сооружений от ст. 1 к ст. 3 в следующем порядке (N ; $x \pm SD$): ст. 1 (14 ; 0.23 ± 0.43) > ст. 2 (4 ; 0.07 ± 0.25) > ст. 3 (2 ; 0.03 ± 0.18). Химический состав МКП также различался между участками. Так, ПЭТФ присутствовал на всех трех станциях: ст. 1 — 43, ст. 2 — 50, ст. 3 — 50%, другие соединения (нейлон, полиамидная смола, ППП, ПВХ) встречались только на определенных участках. На ст. 1 обнаружены в равных пропорциях ППП и нейлон (28.5), на ст. 2 — полиамидная смола (50), на ст. 3 — ПВХ (50%). По мнению авторов, химический состав МКП в моллюсках соответствует данным, полученным ранее другими исследователями (Sighicelli et al., 2018) для проб воды из трех основных итальянских субальпийских озер (Маджоре,

Изео и Гарда). Выявлены различия между станциями и по размеру частиц МКП в моллюсках. По среднему, минимальному и максимальному размеру ($\bar{x} \pm SD$, min–max) станции располагались в следующем порядке: ст. 1 – 867 ± 1231.6 , 149.1 – 2289.2 мкм; ст. 2 – 182.4 ± 46.4 , 149.6 – 215.3 мкм; ст. 3 – 1735.7 ± 101.9 , 1163.7 – 1807.2 мкм.

Изучено загрязнение МКП (50–5000 мкм) ДО и *D. polymorpha* в пяти равнинных пресноводных озерах Дании, различающихся по площади поверхности (0.38 – 39.84 км²), водосборной территории (49.9 – 1074.5 км²), объему воды (1.23×10^8 – 5.63×10^6 м³) и периоду полного водообмена (0.05 – 3.1 /год) (Kallenbach et al., 2022). На водосборной площади озер земли сельхозназначения занимают 45.3 – 83.8% . Рассчитаны концентрации МКП в ДО и дрейссене, которые были сопоставлены с характеристиками водосбора и параметрами окружающей среды. Всего в ДО пяти озер обнаружена 31 частица МКП, в моллюсках – одна частица, поэтому средние концентрации МКП в ДО и моллюсках были очень низкие: 28 ± 17 шт./кг сырой массы и 0.067 ± 0.249 шт./10 особей соответственно. Вследствие этого, авторам не удалось выявить связь между количеством наблюдаемого МКП в ДО и моллюсках, а также связь между концентрацией МКП в ДО и параметрами окружающей среды. Поскольку все изученные озера получали воду из водосборных бассейнов, подвергшихся умеренному или сильному антропогенному воздействию, ожидалось, что моллюски будут поглощать и накапливать МКП. Однако результаты этого исследования показали, что *D. polymorpha* не загрязнена МКП. Таким образом, по мнению авторов, моллюски не поглощают МКП при низких концентрациях. Сделано предположение, что данные по содержанию МКП в ДО и моллюсках можно объяснить несколькими факторами, связанными с региональными различиями в использовании пластика, характеристиками видов, размером выборки, а также с тем фактом, что в литературе не всегда сообщают об отсутствии МКП. Проведенное исследование дает представление о динамике загрязнения между водосбором, озером и биотой в системах с низкой концентрацией МКП.

Изучено присутствие МКП в мягких тканях *D. polymorpha* на четырех разных станциях в водохранилище Бейхан Дам, образованном на р. Мурат путем строительства дамбы гидроэлектростанции (ГЭС) в Турции (Atamanalp et al., 2023). Первые две станции (ст. 1 и ст. 2) располагались на правом и левом берегу приплотинного участка водоема в 1 км от дамбы ГЭС, ст. 3 и ст. 4 – в 8,3 км и 22 км выше по течению от первых двух соответственно. Отобрано 40 особей моллюсков (по 10 шт. на каждой станции), в которых обнаружено 52 частицы МКП. Общее количество (N , шт.) и среднее содержание ($\bar{x} \pm SD$ шт./особь или шт./г)

МКП в моллюсках постепенно снижалось в следующем ряду: ст. 1 (18 ; 1.80 ± 0.92 или 3.47 ± 2.62) > ст. 2 (16 ; 1.6 ± 1.07 или 2.80 ± 2.17) > ст. 3 (11 ; 1.10 ± 0.74 или 2.41 ± 2.31) > ст. 4 (7 ; 0.70 ± 0.82 или 1.06 ± 0.97). Статистически значимые различия наблюдали только между крайними ст. 1 и ст. 4. Установлена статистически значимая высокая положительная корреляция между содержанием МКП (шт./особь и шт./г) и размерами моллюсков. Поскольку степень урбанизации на водосборе исследованного водоема невысокая и представлена в основном относительно равномерно расположенными вдоль озера небольшими поселениями, повышение содержания МКП в моллюсках по мере продвижения вниз по течению свидетельствовало о его концентрировании в приплотинном участке водоема. На всех станциях преобладал черный цвет МКП (50–86), за ним следовал синий (15–36), затем серо-белый (10–20), замыкал ряд красно-розовый (5–7%). Цветовое разнообразие МКП в моллюсках возрастало вниз по течению. Размерный состав МКП менялся в широких пределах – 50–5000 мкм. Наиболее распространенными и присутствующими на всех станциях были частицы размерных диапазонов 501–1000 (10–32%) и 1001–2000 мкм (18–50%). Частицы остальных размеров присутствовали не на всех станциях и в небольшом количестве (<13%). Следует отметить, что частицы крупных размеров (диапазона 2001–3000 и 3001–5000 мкм) присутствовали в моллюсках только в верховьях водоема (ст. 3, ст. 4), в то время как более мелкие частицы обнаружены лишь в моллюсках из приплотинного участка (ст. 1). Эта станция отличалась наивысшим разнообразием частиц МКП и относительно равномерным их распределением по диапазонам. Авторы не объясняют этот феномен. Но, на наш взгляд, он может быть связан с более быстрым оседанием крупных частиц МКП вблизи от мест их локального поступления и концентрированием в придонном слое воды, где они становятся более биодоступными для моллюсков. Более мелкие частицы переносятся течением на большие расстояния и концентрируются в придонном слое вблизи плотины, где течение воды замедляется. Преобладающей формой МКП были волокна (78–100), остальное – неравномерные фрагменты (0–22%). По химическому составу МКП доминировал ППП (53.3), на втором месте был сополимер этилакрилата (33.3), далее – полихлоропрен (13.3%). В целом авторы связывают наличие МКП в моллюсках с антропогенной нагрузкой на водный объект и рекомендуют использовать *D. polymorpha* в качестве индикаторного вида для обнаружения и биомониторинга загрязнения водной среды МКП.

Исследовано содержание МКП в мягких тканях моллюсков *Unio stevenianus* Krynicki, 1837, обитающих на трех станциях в низовье р. Кара-

су на разном расстоянии от ее впадения в оз. Ван (Турция) (Atici, 2022): ст. 1 располагалась в 9 км выше по течению от устья, ст. 2 — примерно в 5 км ниже по течению, ст. 3 — в устье реки. Обследовано 32 особи (ст. 1 — 8 шт., ст. 2 — 10, ст. 3 — 14). У всех моллюсков обнаружен МКП. Всего в мягких тканях найдено 1253 частицы МКП, их количество менялось от 0.81 до 6.69 шт./г (в среднем 2.85 ± 1.27 шт./г) или от 13.00 до 84.73 шт./особь (в среднем 39.15 ± 16.95 шт./особь). Соответствующие значения на ст. 1, 2 и 3 были 269 (22%), 381 (30) и 603 (48) шт., 2.74 ± 1.86 , 2.79 ± 0.79 и 2.96 ± 1.24 шт./г или 33.63 ± 20.41 , 38.08 ± 10.62 и 43.08 ± 18.62 шт./особь. Статистически значимых различий между участками отбора проб не выявлено, хотя тенденция к увеличению всех показателей содержания МКП вниз по течению прослеживалась достаточно четко. В наибольшей степени моллюски поглощали частицы МКП размерных рядов <100, 100–300 и 1000–5000 мкм, их содержание в моллюсках равнялось 1.34 ± 0.34 , 0.51 ± 0.18 и 0.40 ± 0.28 шт./г соответственно. Выявленные различия были статистически значимы ($p \leq 0.05$).

Степень загрязнения моллюсков МКП авторы рассчитывали по индексу MPI (Patterson et al., 2019):

$$MPI = MPSB \times (TW/SW),$$

где MPSB — содержание МКП в мягких тканях (шт./г), TW — сырая масса мягких тканей (г), SW — масса раковины (г).

Значения индекса MPI у моллюсков на исследованных станциях были следующие: ст. 1 — 1.56, ст. 2 — 1.48, ст. 3 — 1.55. Какой-либо корреляции индекса MPI с местоположением станции не выявлено. Химический состав МКП не определяли. В целом во всех моллюсках преобладали частицы МКП размером <100 мкм (44.8%), в наименьшем количестве были выявлены частицы размером 300–500 мкм (7.7%). Частицы остальных размеров 100–300, 500–1000 и 1000–5000 мкм присутствовали примерно в равных долях (17.7, 13.3 и 16.6% соответственно). Доли частиц разных размеров несколько варьировали от станции к станции, но общая тенденция сохранялась. Выявлено увеличение количества большемерных частиц вниз по течению реки. По форме МКП доминировали волокна (47.5) и неравномерные фрагменты (48.8), затем следовали гранулы (3.2), преимущественно сферические, и вспененные частицы (0.5%). Пленки не обнаружены. По цвету частицы МКП распределялись следующим образом: черные — 48.8%, синие — 37, прозрачные — 10.8, красные — 1.6, белые — 0.8, желтые и серые — по 0.3, зеленые и коричневые — по 0.2. Представленные данные показали, что в экосистеме р. Карасу присутствует МКП и моллюски *U. stevenianus* могут поглощать его из окружающей среды и служить биоиндикаторами пластикового загрязнения.

Экспериментальные исследования в полевых условиях *in situ*

Исследовали поглощение частиц МКП (<5 мм) пресноводными двусторчатыми моллюсками *Unio pictorum* (L., 1758) (сем. Unionidae) в условиях природного эксперимента *in situ* (Domogalla-Urbansky et al., 2019). Моллюсков приобретали на ферме, специализирующейся по их разведению (Германия). Далее рассаживали по две особи в специальные садки и помещали либо непосредственно в стоки на станции очистки сточных вод (группа 1), либо в реку в 245 м вверх по течению (группа 2) и 1100 м вниз по течению от места сброса сточных вод (группа 3). Контрольную группу моллюсков (группа 4) содержали в садках в пруду. Пробы моллюсков для анализа отбирали через 28 сут и 6 мес.

За период исследования всего было обнаружено 454 частицы размером >50 мкм и 2597 частиц <50 мкм. Из них 5 частиц идентифицировано как пигменты, 11 частиц — как МКП. В группе 1 после 28 сут экспозиции обнаружена 1 частица ППП >50 мкм, 1 волокно ПЭТФ и 2 частицы пигмента, через 6 мес — 1 частица ППП >50 мкм, 7 частиц ПВХ <50 мкм, частицы пигмента отсутствовали. В группах 2–4, размещенных в реке и пруду, за весь период эксперимента частиц МКП не обнаружено, только пигменты. По мнению авторов, полученные результаты свидетельствует о достаточно низком уровне загрязнения МКП сточных вод и реки вблизи их выпуска, на что указывает отсутствие или низкое содержание МКП в моллюсках. Также делается заключение, что моллюски могут использоваться как природные биологические тест-организмы для мониторинга загрязнения МКП сточных и речных вод.

Изучали содержание частиц МКП (<5 мм) и трех классов загрязнителей (алкилфенолов, полициклических ароматических углеводородов и нефтяных маркеров) в организме моллюсков *Dreissena spp.* (*D. polymorpha* и *D. bugensis*; до вида не идентифицированы) в литоральной зоне на озере Мичиган (США) в районе Милуокской гавани (Hoellein et al., 2021). Моллюсков размером от 5 до >25 мм отлавливали в четырех условно чистых местах с минимальным антропогенным загрязнением (УЧ), сажали в садки, разделяя на 5 размерных групп с шагом 5 мм, и размещали их на участках, подверженных воздействию сточных вод с очистных сооружений (ст. 1) и городских неорганизованных стоков (ст. 2). В начале эксперимента содержание МКП в моллюсках на УЧ местах было в среднем <1 шт./особь и сходным у разных размерных групп. Через 30 сут экспонирования обнаружено, что содержание МКП возросло по сравнению с началом эксперимента в среднем в 2.5. раза и было выше у более крупных моллюсков на ст. 1, чем на ст. 2. Однако через 60 сут содер-

жение МКП в моллюсках снизилось до исходных уровней, и различия между ст. 1 и 2 уже не выявлялись. Содержание МКП и концентрации химических загрязняющих веществ в моллюсках не коррелировали между собой. Обнаруженная динамика содержания МКП в моллюсках, экспонированных в сточных водах, видимо, указывает на то, что моллюски не только могут поглощать, но и выводить МКП из организма. Это, по мнению авторов, ограничивает возможность использования двустворчатых моллюсков для долгосрочного мониторинга МКП в сточных водах. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Экспериментальные исследования в лабораторных условиях *in vivo*

Действие МКП на моллюсков. Изучены особенности поглощения азиатским моллюском *Corbicula fluminea* (сем. Cyrenidae) волокон МКП с различными физико-химическими свойствами в концентрациях 100 и 1000 шт./л (Li et al., 2019). Моллюсков для эксперимента отлавливали в оз. Дианшэн (КНР). Для получения МКП использовали шесть различных полимеров: черный полиэфирамид, красный ПЭТФ, черный акрил, синий полиамид, красный искусственный шелк (вискоза) и белый поливиниловый спирт. Сырье измельчали ножницами на кусочки как можно меньшего размера. Для экспериментов полученный МКП разделяли на пять классов в зависимости от длины их волокон: I – 5–100 мкм, II – 101–250 мкм, III – 251–500 мкм, IV – 501–1000 мкм и V – 1001–5000 мкм. Во всех экспериментах применяли две концентрации МКП: 100 и 1000 шт./л. Показано, что из шести различных типов МКП моллюски поглощают ПЭТФ (4.1 шт./г сырой массы) в большей степени, чем другие полимеры. При экспонировании моллюсков с ПЭТФ разных размерных классов выявлено, что максимальное поглощение волокон (1.7 шт./г) было в диапазоне 100–250 мкм. Эти результаты свидетельствуют, что физико-химические свойства (химический состав полимера и его размер) играют важную роль в поглощении МКП моллюсками. Авторы рекомендуют учитывать свойства МКП, используемого в лабораторных экспериментах с моллюсками, с целью сделать его воздействие “экологически значимым”, то есть похожим на встречающееся в природе.

В лабораторных экспериментах изучено влияние МКП на пресноводных моллюсков *C. javanicus* (Mousson, 1849) (Esterhuizen et al., 2022). Моллюсков, выращенных в аквакультуре на о. Ява (Индонезия) и экспортированных в Германию, приобретали в магазине аквариумистики. Исследовали действие волокон МКП в концентрациях 8.1×10^{-4} шт./л и неравномерных фрагментов в концентрациях 0.01, 0.1 и 1 мг/л. Волокна получали в результате ручной стирки в водопроводной

воде изделий одежды из ПЭТФ (коммерческое название полиэстер) и последующего их концентрирования при пропускании воды через фильтр с диаметром пор 0.45 мкм. Источником неравномерных фрагментов служили крышки из полиэтилена высокой плотности красного, синего и желтого цветов, механически размельченные и просеянные через сита для получения фракции размером 1–5000 мкм. Варианты эксперимента с неравномерными фрагментами включали частицы каждого цвета отдельно в трех концентрациях. После 24 ч экспозиции моллюсков с МКП в их мягких тканях регистрировали биомаркеры состояния окислительного стресса – активность ГСТ и каталазы.

Результаты показали, что экспонирование моллюсков к волокнам привело через 24 ч к повышению относительно контроля активности каталазы и ГСТ на 75.8 и 39.4% соответственно. При воздействии на моллюсков неравномерных фрагментов ПЭТ высокой плотности красного и синего цветов характер изменений активности ферментов различался, но не зависел от цвета частиц. Так, активность каталазы демонстрировала тенденцию к снижению во всех исследованных концентрациях, но статистически значимые изменения зарегистрированы только при концентрации 0.1 мг/л: на 56.3 и 58.8% соответственно. Активность ГСТ незначительно варьировала около контрольного уровня независимо от концентрации МКП. При действии неравномерных фрагментов ПЭТ высокой плотности желтого цвета активность снижалась во всех вариантах опыта, но статистически значимое снижение каталазы на 45 и 49% было при концентрациях 0.01 и 1 мг/л соответственно, а ГСТ – на 57–68% при всех концентрациях. Зависимость “концентрация–эффект” не зарегистрирована ни в одном случае. По мнению авторов (Esterhuizen et al., 2022), более выраженное изменение в активности обоих ферментов при действии на моллюсков желтого МКП связано с большей токсичностью входящего в его состав желтого красителя. Все варианты воздействия МКП на моллюсков выявили неблагоприятные эффекты у биомаркеров состояния окислительного стресса, что указывает на негативные экотоксикологические последствия загрязнения пресных вод МКП.

Проведено лабораторное исследование влияния двух смесей (МИКС) первичных ПСТ микросфер у *Dreissena polymorpha* (сем. Dreissenidae) из оз. Ловере (Северная Италия) в течение 6 сут экспозиции (Magni et al., 2018). Первая смесь (МИКС 1) содержала микросферы МКП 1 и 10 мкм в концентрации 5×10^5 шт./л каждого размера, вторая (МИКС 2) – 2×10^6 шт./л. Регистрировали поглощение МКП и изменения значений ряда показателей: у биомаркеров состояния окислительного стресса – активность ферментов СОД,

каталаза, ГП, ГСТ, содержание карбонильных групп, продуктов перекисного окисления липидов; биомаркеров нейротоксичности — содержание нейротрансмиттера дофамина, серотонина и глутамата, активность АХЭ и моноаминоксидазы; биомаркеров генотоксичности — частота встречаемости микроядер в клетках.

Исследование показало, что при поглощении МКП концентрируется в просвете кишечника экспонированных моллюсков, абсорбируется и переносится сначала в ткани, а затем в гемолимфу. Установлено, что МКП не вызывает изменений значений биомаркеров состояния окислительного стресса и генетического повреждения, за исключением значительной модуляции активности каталазы и ГП у моллюсков, подвергшихся воздействию МИКС 1. Что касается нейротоксичности, зарегистрировано только значительное увеличение концентрации дофамина у моллюсков, подвергшихся воздействию обоими видами смесей. Это предполагает возможное участие данного нейротрансмиттера в процессе элиминации накопленных частиц МКП. Проведенное исследование — первое изучение токсических эффектов первичного МКП у *D. polymorpha*. Необходимы дополнительные исследования, касающиеся долгосрочных неврологических эффектов первичного МКП.

Исследованы особенности поглощения, биоаккумуляции и выведения микросфер НП и МКП из флуоресцентного карбоксилированного вспененного ПСТ размером 200, 1000 и 2000 нм дрейссеной *D. rostriformis bugensis* Andrusov, 1897, отловленной в озерах Мичиган и Гурон (США) (Merzel et al., 2020). Данный пластик выбран авторами из-за его высокой встречаемости в природных водах. В эксперименте использовали размерный диапазон СФР, лежащий на границе МКП (> 1000 нм) и НП (<1000 нм). Исследовали следующие концентрации СФР: 1×10^{-12} М (6×10^{10} шт./100 мл) для 200 и 1000 нм (НП) и 0.01×10^{-12} М (6×10^8 шт./100 мл) для 2000 нм (МКП). Хотя это выше, чем содержание НП и МКП в природных пресных поверхностных водах, но близко к тому, что может встречаться в сточных водах очистных сооружений. Время экспозиции в МКП/НП было 24–72 ч. Показано, что дрейссена активно поглощает гранулы НП/МКП размерного диапазона 200–2000 нм и перемещает их через пищеварительный тракт, не отличая от пищевых частиц. Микросферы НП/МКП обнаружены на гистологических препаратах флюоресцентным методом в реснитчатых бороздках жабр, в просвете кишечника и в выводном сифоне. Интенсивность поглощения НП/МКП была прямо пропорциональна времени экспозиции к нему и обратно — размеру частиц. В наибольшем количестве моллюски поглощали частицы размером 200 нм, содержание частиц 2000 нм было минималь-

ным, но они образовывали крупные агрегаты. В среднем за 24 ч и 72 ч моллюски поглощали и накапливали частицы НП/МКП в 10–100 раз меньше их содержания в культуральной воде: 5×10^9 , 6×10^8 и 1×10^7 шт./особь соответственно для частиц 200, 1000 и 2000 нм. В процессе поглощения наиболее интенсивно частицы размером 1000 нм накапливались во всех трех органах, 2000 нм — в кишечнике и сифоне, 200 нм — только в кишечнике. Выведение из пищеварительного тракта с фекалиями и псевдофекалиями частиц НП/МКП размером 200 и 1000 нм после прекращения контакта моллюсков с ними происходило в течение 21 сут и 44 сут соответственно, частиц МКП 2000 нм, концентрация которых в воде была в 100 раз меньше, чем частиц двух других размеров, — в течение 20 сут. По истечении этого времени в фекалиях и псевдофекалиях моллюсков частиц НП/МКП не обнаруживали. Хотя на 90% частицы НП/МКП выводились из моллюсков, оставшая часть оставалась в органах, что свидетельствует о пролонгировании частиц в ткань и о возможности их долгосрочной биоаккумуляции и передачи далее по трофическим сетям. Особенно ярко это выражено для частиц размером 1000 нм, несколько меньше — размером 2000 нм и в наименьшей степени — 200 нм. Наиболее интенсивно гранулы НП/МКП всех размеров аккумулировались в тканях выводного сифона. Авторы заключают, что использование таких организмов-фильтраторов как двусторчатые моллюски — наиболее многообещающий и перспективный метод для оценки уровней загрязнения НП/МКП водных объектов, включая пресные. Существующие в настоящее время физические методы оценки с использованием планктонных тралов имеют множество ограничений и могут вносить большую погрешность в конечный результат.

Комбинированное действие МКП и экотоксикантов

Уязвимость двусторчатых моллюсков к загрязнителям обычно оценивают при их раздельном воздействии в лабораторных экспериментах. Однако в природе хронический стресс в условиях повышенной антропогенной нагрузки и воздействие комплекса загрязняющих веществ могут существенно изменить реакцию моллюсков. Для оценки таких воздействий проводят сложные лабораторные эксперименты с несколькими загрязнителями.

Сем. Cyrenidae. Экспериментально изучено влияние на двусторчатого моллюска *Corbicula fluminea* экологически значимых концентраций различных типов МКП отдельно и при сорбировании на них полихлорированных бифенилов (МКП + ПХБ), а также возможность передачи накопленных в моллюсках ассоциированных с МКП загрязняющих веществ по трофической

цепи — белому осетру *Acipenser transmontanus* Richardson, 1836 (Rochman et al., 2017). Моллюсков для эксперимента отлавливали в р. Пута-Крик в г. Дэвис, осетр получен с рыбоводческой фермы (Калифорния, США). По химическому составу исследованы следующие полимеры: ПЭТФ, ПЭТ, ПВХ и ПСТ с ПХБ (вместе и отдельно). Продолжительность экспозиции для биоаккумуляции в моллюсках МКП была 3 сут, биологических эффектов — 28 сут. Цвет полимеров не указан. Частицы МКП получали путем механического размельчения соответствующих по химическому составу полимеров. Форма частиц не дана, но исходя из способа их получения, это были преимущественно неравномерные фрагменты и гранулы. Распределение размеров и среднее значение для каждого типа МКП были близкими, но не идеально однородными из-за различий в физических свойствах и способах размельчения полимеров. Размеры ПЭТФ достигали 12–704 мкм (в среднем 198 мкм), ПЭТ — 14–704 мкм (209), ПВХ — 80–704 мкм (169), ПСТ — 68–704 мкм (179). Эти диапазоны размеров МКП были схожи с таковыми в природных водных объектах. Часть полученного МКП была насыщена смесью конгенов копланарных ПХБ (меченные по ^{13}C ПХБ № 77, 81, 126 и 169) для достижения конечной концентрации 30 нг/г. По сообщению авторов, такие концентрации ПХБ обнаруживают в МКП после 1 года их пребывания в водах залива Сан-Диего (Калифорния, США). Концентрации частиц в эксперименте для ПЭТФ, ПЭТ, ПВХ и ПСТ достигали 4.1, 2.8, 4.2 и 3.2 мг/л соответственно. По мнению авторов, это соответствовало максимальному содержанию МКП в окружающей водной среде в расчете на количество частиц — ~100 шт./л. После 3 сут экспозиции каждый из исследуемых четырех видов МКП был обнаружен во всех экспериментальных моллюсках (по 5 экз. на каждый вид МКП), в контрольной группе пластик отсутствовал. В среднем в каждом моллюске присутствовало 5 ± 6 ($x \pm SD$) частиц ПЭТФ, 8 ± 6 частиц ПЭТ, 3 ± 3 частицы ПВХ и 4 ± 3 частицы ПСТ. Различные типы МКП адсорбировали на себе разное количество исследованных конгенов ПХБ: ПЭТ — 18–21 нг/г, ПСТ — 13–16 нг/г, ПЭТФ и ПВХ — 7–8 нг/г. К сожалению, в конце эксперимента (28 сут) авторы не определяли содержание МКП в тканях моллюсков, а только анализировали концентрацию ПХБ и биологические эффекты на разных уровнях: иммуногистохимическом, гистологическом, поведенческом, функциональном и целого организма (смертность).

После 28 сут экспозиции ПХБ не обнаружены в тканях ни моллюсков, ни осетров. Данный факт, по мнению авторов, теоретически может быть объяснен тремя возможными причинами: 1) накопленные дозы ПХБ были ниже предела обнаружения газохроматографическим методом; 2) за

период экспозиции произошла метаболическая трансформация и выведение ПХБ из организма; 3) адсорбированные на МКП ПХБ биологически не были доступны для поглощения моллюсками. При этом, биомаркер воздействия на организм диоксинподобных ПХБ — индукция ферментов биотрансформации ксенобиотиков, относящихся к группе СYP450, не была зафиксирована у моллюсков ни в варианте опыта только с МКП, ни в варианте МКП + ПХБ. Это подтверждает результаты, указывающие на отсутствие действующих доз ПХБ в тканях моллюсков.

Еще один биомаркер — содержание вителлогенина, указывающий на степень подготовленности организма моллюсков к нересту, также не продемонстрировал никаких изменений в результате воздействия как МКП, так и МКП + ПХБ. На гистологическом уровне выявлено присутствие частиц МКП в желудке всех моллюсков в обоих вариантах эксперимента, что предполагает, по мнению авторов, задержку частиц МКП в желудочно-кишечном тракте моллюсков ≥ 48 ч после их поглощения. Из 90 исследованных моллюсков выявлено легкое расширение канальцев в пищеварительной железе у 23 экз., умеренное — у 12 и сильное — у 2. Обнаружена тенденция увеличения числа гистологических аномалий в обоих вариантах опыта по сравнению с контролем. У контрольных моллюсков наблюдали только легкие аномалии, у экспонированных к МКП — легкие и умеренные, при действии МКП + ПХБ — все варианты эффектов. Наиболее сильные аномалии отмечены у моллюсков, на которых воздействовали комбинацией ПХБ + ПВХ или ПХБ + ПСТ. У одного моллюска, экспонированного к ПВХ + ПХБ, развилась трубчатая дегенерация. В целом выявленные гистологические аномалии, по мнению авторов, были вызваны не только действием ПХБ. В среднем у моллюсков, подвергшихся воздействию МКП, было зарегистрировано в 3 раза больше аномалий, чем у других. Пищевое поведение моллюсков, оцениваемое по потреблению ими одноклеточной водоросли *Pavlova* sp., не выявило статистически значимых различий между вариантами опыта. Смертность моллюсков и в контроле, и в опыте не различалась (3–10%).

Исследовано поглощение и действие используемого в аквакультуре противомикробного ФФ, МКП и их смесей (ФФ + МКП) на моллюска *C. fluminea* (Guilhermino et al., 2018). Источником МКП служили красные флуоресцентные микросферы диаметром 1–5 мкм (коммерческий продукт), химический состав которых авторы не указывают, но, исходя из коммерческого описания продукта производителем, это — аминоформальдегидный полимер. Моллюсков для экспериментов собирали в р. Миньо на северо-западе Пиренейского п-ова (Португалия). В лабораторных условиях их подвергали воздействию ФФ (1.8

и 7.1 мг/л), МКП (0.2 и 0.7 мг/л) или смеси этих двух веществ (МКП + ФФ) в таких же концентрациях в течение 96 ч.

Для оценки биологических эффектов использовали следующие показатели: изменение пищевого поведения по интенсивности поглощения смеси микроводорослей (*Chlorella vulgaris* Beijerinck 1890) и *Chlamydomonas reinhardtii* (Р.А. Dang., 1888), гистопатологические нарушения в пищеварительной системе и жабрах, активность ферментов холинэстераз и уровень перекисного окисления липидов в мышце-замыкателе; содержание МДА и активность ферментов изоцитратдегидрогеназы и октопиндегидрогеназы в ноге, содержание МДА и активность ферментов ГСТ, глутатионредуктазы, ГП и каталазы в жабрах и гепатопанкреасе.

Через 96 ч у всех моллюсков, подвергшихся антимикробной обработке, в организме обнаруживали ФФ ($\sim 2 \pm 1$ мкг/г). Частицы МКП найдены в кишечнике, просвете пищеварительной железы, соединительной ткани, гемолимфатических синусах и слизи на внешней поверхности жабр животных. Количественной оценки содержания МКП в тканях моллюсков авторы не дают. Препарат ФФ вызывал значительное ингибирование активности холинэстеразы ($\sim 32\%$). У животных, подвергшихся воздействию МКП в концентрации 0.2 мг/л, наблюдали ингибирование активности холинэстеразы (31%), хотя другие значимые изменения отсутствовали. При концентрации 0.7 мг/л смеси ФФ + МКП отмечено угнетение питания (57–83%), значительное ингибирование холинэстеразы (44–57%) и активности изоцитратдегидрогеназы, повышение активности антиоксидантных ферментов (ГСТ, ГР, ГП, каталазы) и уровня продукта перекисного окисления липидов МДА. Гистологические нарушения отсутствовали во всех вариантах эксперимента. Результаты показали, что *C. fluminea* способна поглощать ФФ и МКП из воды и может накапливать или, по крайней мере, сохранять их в организме в течение ≥ 96 ч. Оба компонента по отдельности оказывают негативное влияние на *C. fluminea*, а смесь ФФ + МКП обладает синергическим эффектом. Риск негативного воздействия на *C. fluminea* и других двусторчатых моллюсков, а также питающихся ими хищников и человека возрастает в водных объектах, загрязненных ФФ и МКП.

Экспериментально исследовано комбинированное действие на двусторчатого моллюска *C. fluminea* МКП/НП и антибиотика ЦФА, ассоциированных с ДО при экспозиции 10 сут (Guo et al., 2021). Моллюсков для эксперимента отлавливали в р. Мо Ян (провинция Гуандун, Китай). Источником МКП/НП служили коммерческие продукты флуоресцентного ПСТ: микросферы диаметром 80 нм (НП) и 6 мкм (МКП). Цвет

микросфер не указан. Для экспонирования моллюсков к препаратам использовали искусственный грунт, насыщенный МКП/НП (10 мкг/г), ЦФА (0.5, 5 и 50 мкг/г) или их смесью МКП/НП + ЦФА (10 + 0.5, 10 + 5 и 10 + 50 мкг/г) и приготовленный в соответствии с рекомендациями Организации экономического сотрудничества и развития (ОЕСД, 2004). У моллюсков регистрировали следующие показатели: гистоморфометрические и гистопатологические изменения в гепатопанкреасе и жабрах, фильтрационная активность, биохимические биомаркеры в гепатопанкреасе (параметры состояния окислительного стресса: содержание продукта перекисного окисления липидов МДА, ГЛТ_в, активность антиоксидантных ферментов СОД, каталазы, ГП, глутатионредуктазы, ГСТ), показатель нейротоксичности – активность фермента АХЭ).

К концу экспозиции частицы МКП/НП обнаруживали внутри гепатопанкреаса и жабр. Количественную оценку их содержания не проводили, но гистологические препараты указывали на активное поглощение МКП/НП моллюсками. Элементы окислительного повреждения и нейротоксичности отмечены у моллюсков при разных вариантах воздействия МКП/НП и ЦФА. Так, при действии только НП активность ГП повышалась, СОД и глутатионредуктазы снижались, значения остальных биомаркеров не отличались от контрольных. Действие только МКП проявлялось несколько по-другому: активность каталазы и ГСТ повышалась, а ГП снижалась. Значения остальных биомаркеров не изменялись. Действие ЦФА было более выраженным, чем отдельно у МКП/НП при всех концентрациях. При наименьшей концентрации (0.5 мг/л) активность каталазы и глутатионредуктазы снижалась, СОД, ГП, ГСТ и содержание ГЛТ_в повышались, активность АХЭ и уровень МДА оставались неизменными. Увеличение концентрации ЦФА (5, 50 мг/л) приводило к усилению его влияния на исследуемые биомаркеры. Совместное действие ЦФА и МКП/НП вызывало еще больший негативный эффект. Прежде всего, заметно возрастала нейротоксичность, также усиливалось окислительное повреждение гепатопанкреаса.

Гистоморфологические изменения в гепатопанкреасе продемонстрировали наиболее выраженную негативную реакцию организма моллюсков на действие всех исследованных препаратов на клеточном уровне. При отдельном действии ЦФА в зависимости от концентрации к концу эксперимента наблюдали заметную вакуолизацию или растворение эпидермиса наряду с увеличением или расширением просвета пищеварительного канала и уменьшением толщины его эпителия. Степень выявленных нарушений носила дозозависимый характер. При отдельном экспонировании моллюсков с НП отмечали

небольшие нерегулярные и расширенные просветы, при экспонировании с МКП в некоторых пищеварительных каналах происходила вакуолизация.

При комбинированном действии ЦФА и МКП/НП в пищеварительных клетках регистрировали более тяжелые патологические изменения, чем при отдельном их воздействии. Существенную дегенерацию пищеварительных каналов наблюдали у моллюсков уже при экспонировании к НП + 0.5 мкг/г ЦФА. В то же время, в варианте МКП + 0.5 мкг/г ЦФА отмечены лишь незначительные изменения, большинство клеток сохраняли нормальное состояние и только несколько клеток были деформированы, что сопровождалось небольшой гемолитической инфильтрацией соединительной ткани. При экспонировании моллюсков в более высоких концентрациях смеси препаратов почти все клетки имели сильные повреждения, проявлялись гиперплазия, гипертрофия и некроз каналов гепатопанкреаса, гемолитическая инфильтрация соединительной ткани. В целом степень повреждения клеток гепатопанкреаса при экспонировании моллюсков к НП + ЦФА во всех вариантах концентраций была более сильной, чем к МКП + ЦФА.

Из-за своих функций пищеварения и детоксикации гепатопанкреас уязвим для прямого повреждения после воздействия различных загрязняющих веществ. Поскольку гистопатологические нарушения появляются в результате глубоких изменений на физиологическом и биохимическом уровнях (Zhang et al., 2020), авторы связывают выраженные гистоморфологические изменения в гепатопанкреасе моллюсков с выведенными и хорошо согласующимися с ними изменениями в биомаркерах состояния окислительного стресса. По их мнению, при действии МКП/НП и ЦФА, особенно в комбинированном варианте, способность системы антиоксидантной защиты гепатопанкреаса моллюсков нейтрализовать образование активных форм кислорода была ниже интенсивности их образования. Результатом этого стало значительное окислительное повреждение клеток, выразившееся впоследствии в серьезных гистопатологических изменениях в тканях гепатопанкреаса.

Скорость фильтрации *C. fluminea* была значительно снижена в зависимости от концентрации при всех вариантах эксперимента, что может быть связано с ингибированием активности АХЭ. Наблюдали взаимодействия между ЦФА и МКП/НП. Присутствие МКП снижало токсичность ЦФА в ткани, но усугубляло ингибирование скорости фильтрации *C. fluminea* в комбинации с НП. Кроме того, токсичность ЦФА для *C. fluminea* снизилась, поскольку концентрация свободного растворенного ЦФА уменьшилась в присутствии

МКП/НП). В целом данное исследование свидетельствует о значительной роли двустворчатых моллюсков при оценке экологического риска присутствия МКП/НП в водной среде и указывает на потенциальные проблемы безопасности пищевых продуктов, вызванные комбинированным загрязнением окружающей среды пластиком и такими фармакологическими препаратами, как антибиотики.

В работе (Parra et al., 2021) экспериментально оценено влияние кадмия (Cd; 0.01 мг/л), МКП (2 мг/л) и их смеси (Cd + МКП; 0.01+2 мг/л) на *C. fluminea* при экспозиции 7 сут. Моллюсков для эксперимента отлавливали в р. Туа на речном пляже у г. Мирадесес в северо-западной части Пиренейского п-ова (Португалия). Частицы МКП получали путем механического измельчения ПСТ и отбора фрагментов размером ≤ 200 мкм за счет просеивания через соответствующее сито. Такой размер частиц, по мнению авторов, отражает размер пищевых частиц, используемых моллюсками в естественной среде. Источник ПСТ для получения частиц не указан. Содержание активных форм кислорода, показатели состояния окислительного стресса (активность СОД, каталазы, ГСТ, содержание ГЛТ (ГЛТ_в + ГЛТ_о) и индекс окислительного стресса, равный соотношению ГЛТ_в/ГЛТ_о), продуктов перекисного окисления липидов, преимущественно МДА), изменения активности ферментов лактатдегидрогеназы и АХЭ, связанных соответственно с энергетическим обменом и нейротоксичностью, определялись в жабрах, гепатопанкреасе и гонадах. По окончании эксперимента оценивали концентрацию Cd в воде и в мягких тканях моллюсков. Содержание МКП в воде и тканях не анализировали.

Результаты показали, что Cd, МКП и их смеси влияют на энергетический обмен, оказывают нейротоксическое действие и вызывают окислительный стресс во всех исследованных органах моллюсков. Наиболее однозначные изменения наблюдали в активности лактатдегидрогеназы и АХЭ. Так, активность лактатдегидрогеназы заметно снижалась во всех вариантах опыта. Наиболее выраженное и почти одинаковое снижение отмечено при действии Cd и МКП. В случае действия их смеси активность фермента повышалась в жабрах и гепатопанкреасе или оставалась на низком уровне в гонадах, но при этом не достигала контрольных значений. То есть, в первых двух органах происходило антагонистическое взаимодействие Cd и МКП, проявляющееся в некотором ослаблении биологического эффекта. Реакция АХЭ на действие Cd и его смеси с МКП была одинаковой и выражалась в подавлении ее активности приблизительно наполовину, в то время как действие МКП вызвало обратный эффект — повышение активности фермента на 31–58% (жабры, гепатопанкреас), или она оставалась на

контрольном уровне (гонады). Это также указывает на антагонистическое взаимодействие между двумя факторами в отношении АХЭ.

У биомаркеров состояния окислительного стресса наиболее выраженные изменения во всех органах наблюдали при действии Cd отдельно и смеси Cd + МКП, наименее выраженные — при действии МКП. Изменения в разных органах для некоторых биомаркеров носили разнонаправленный характер. В наибольшей степени реагировала на все варианты воздействия СОД, активность которой снижалась во всех вариантах эксперимента и во всех органах. Содержание активных форм кислорода повышалось в жабрах и пищеварительной железе при действии Cd и Cd + МКП, а при действии только МКП — не отличалось от контроля, и во всех случаях снижалось в гонадах. Активность каталазы повышалась относительно контроля в гепатопанкреасе при всех воздействиях, в жабрах — при действии только МКП и смеси Cd + МКП, в гонадах — только смеси Cd + МКП, но снижалась под влиянием МКП. В жабрах и гонадах при действии одного Cd она оставалась неизменной. Активность ГСТ повышалась, а индекс оксидативного стресса снижался во всех органах при действии Cd и Cd + МКП. При действии только МКП значения ГСТ во всех органах и индекса оксидативного стресса в гонадах не менялись, в жабрах и гепатопанкреасе индекс оксидативного стресса повышался.

По результатам исследования авторы предлагают выбрать в качестве биомаркеров загрязнения окружающей среды для Cd ферменты СОД, ГСТ, АХЭ и МДА, для МКП — повышение значений индекса оксидативного стресса и активности АХЭ. Совместное воздействие Cd и МКП вызывало синергетический эффект в жабрах и гонадах, тогда как в гепатопанкреасе регистрировали реакцию антагонизма. Результаты дают новые идеи для раскрытия биологического воздействия тяжелых металлов, МКП и их смесей на *C. fluminea*. Кроме того, авторы продемонстрировали, что этот моллюск может быть хорошим биоиндикатором загрязнения пресноводной среды МКП.

Сем. Unionidae. Проведены лабораторные эксперименты по изучению отдельного и комплексного влияния МКП и фармакологического препарата ибупрофена на моллюсков *Unio tumidus* Philipson, 1788 из двух популяций. Одна популяция обитала в относительно чистых условиях (“Ч”), другая — при повышенном уровне загрязнения (“З”) (Martyniuk et al., 2022). Популяция “Ч” находилась в верхнем течении р. Случь (бассейн р. Припять), протекающей по сельской местности, популяция “З” — в среднем течении р. Ничлава (бассейн р. Днестр), протекающей по высоко урбанизированной местности (Украина).

Для экспериментов использовали частицы МКП ПЭТФ размером 100–500 мкм в концентрации 1 мг/л, аптечный ибупрофен в концентрации 0.8 мкг/л или их смесь (МКП + ибупрофен) в этих же концентрациях при экспозиции 14 сут. Частицы МКП получали за счет механического измельчения пластиковых бутылок и последующего их просеивания через сита с соответствующим диаметром пор. В качестве биомаркеров для оценки состояния моллюсков использовали показатели, которые измеряли в пищеварительной железе: содержание НАДН и НАД⁺, общее содержание МТТ и Zn-МТТ, параметры состояния окислительного стресса (общая антиоксидантная способность, содержание ГЛТ_в, ГЛТ_о и редокс-индекс как их соотношение), активность ферментов апоптоза каспазы-3 и катепсина D, ферментов биотрансформации ксенобиотиков ЭРОД и ГСТ, общей метаболической активности цитратсинтазы.

Контрольные группы моллюсков из двух популяций без дополнительного воздействия показали значительные различия. У моллюсков из популяции “З” по сравнению с таковыми из популяции “Ч” выявлены более низкие уровни содержания НАДН и НАД⁺ и их соотношения, общей антиоксидантной способности, МТТ, активности ЭРОД, ГСТ, внелизосомального катепсина D и цитратсинтазы, но более высокие уровни содержания ГЛТ_в, ГЛТ_о, Zn-МТТ, активности каспазы-3 и общего катепсина D. Вместе с тем, значения редокс-индекса и содержания Zn у них были сходными. По мнению авторов, эти данные показывают, что моллюски из популяции “З” находятся в состоянии хронического стресса.

При разных вариантах воздействия моллюски из разных популяций по комплексу биомаркеров имели существенные различия, хотя по некоторым из них реакция была сходной. При отдельном воздействии МКП в обеих популяциях отмечено отсутствие реакции по сравнению с контрольными значениями по уровню общей антиоксидантной способности, содержанию Zn-МТТ, активности каспазы-3, ГСТ и цитратсинтазы. По другим показателям реакция была сходной: снижение содержания НАД⁺, повышение НАДН и, как результат, снижение их соотношения НАД⁺/НАДН, повышение активности общего и внелизосомального катепсина D. По остальным показателям реакция между популяциями различалась. У популяций “З” и “Ч” соответственно: содержание ГЛТ_в не изменялось и повышалось; ГЛТ_о — повышалось и не изменялось; редокс-индекс оставался неизменным и повышался, хотя и имел тенденцию к снижению; содержание МТТ возрастало и снижалось; содержание Zn возрастало и не изменялось; активность ЭРОД снижалась и не изменялась.

Воздействие ибупрофена отдельно показало у моллюсков из обеих популяций отсутствие реакции относительно контроля для общей антиоксидантной способности и редокс-индекса, содержания ГЛТ_в и Zn-МТТ. Реакция других показателей была сходная: снижение общей активности МТТ и повышение внелизосомального катепсина. По остальным показателям реакция между популяциями различалась. У популяций “З” и “Ч” соответственно снижалось и не изменялось содержание НАД⁺ и соотношение НАД⁺/НАДН; повышалось и не изменялось содержание НАДН и ГЛТ_о, активность общего катепсина D, ГСТ и цитратсинтазы, не изменялось и возрастало содержание Zn; не изменялась и снижалась активность ЭРОД и каспазы-3.

При совместном действии МКП и ибупрофена для обеих популяций отмечено отсутствие реакции по сравнению с контролем для НАДН и редокс-индекса. Сходные ответы выявлены по следующим биомаркерам: снижение — НАД⁺, НАД⁺/НАДН и МТТ, повышение цитратсинтазы. По другим показателям реакция между популяциями различалась. У популяций “З” и “Ч” соответственно: повышались и не изменялись значения общей антиоксидантной способности, Zn и общего катепсина D; не изменялась и снижалась активность каспазы-3, ЭРОД, ГСТ; снижался и повышался ГЛТ_в, не изменялись и повышались внелизосомальный катепсин D, ГЛТ_о и Zn-МТТ.

Полученные результаты позволили авторам заключить, что ответ моллюсков *U. tumidus* из двух популяций на раздельное воздействие ибупрофен и МКП больше зависит от уровня общей антропогенной нагрузки, при которой до этого находилась популяция, чем от специфики действия каждого вещества. В обеих популяциях моллюсков комбинированное воздействие МКП и ибупрофена усиливало реакцию биомаркеров по сравнению с их раздельным действием. Длительное нахождение популяции моллюсков в условиях повышенной антропогенной нагрузки увеличивает их устойчивость к последующему воздействию в лабораторных условиях других загрязнителей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ текущей литературы показал, что на настоящий момент проведено 22 исследования на пресноводных двустворчатых моллюсках трех семейств: Cyrenidae (45), Unionidae (25) и Dreissenidae (30%). Исследования представлены полевыми наблюдениями (43.5), полевыми (8.7) и лабораторными (47.8%) экспериментами. В этих работах участвовали ученые 16 стран, большая часть которых была из США и Канады (по 16%), несколько меньше — из КНР (10.8) и Германии (8.1). Осталь-

ные страны представлены единичными исследователями.

Проведенные исследования показали присутствие в заметных количествах МКП в пресноводных объектах, где обитают двустворчатые моллюски. Содержание МКП и в воде, и в ДО может меняться в широких пределах — 0.1–25.8 шт./л и 11.0–1010 шт./кг сухой массы соответственно. В расчете на площадь акватории вариабельность содержания МКП в поверхностном слое воды может достигать $(1 \times 10^4) - (6.8 \times 10^6 \text{ шт./км}^2)$. По форме МКП наиболее часто встречаются волокна и неравномерные фрагменты, по химическому составу — полиэстер и полиэтилен, по цвету — прозрачный, синий и черный пластик.

Пресноводные двустворчатые моллюски как активные фильтраторы способны поглощать и аккумулялировать частицы МКП, которые, по-видимому, воспринимаются ими как пищевые объекты. В природных условиях в моллюсках присутствуют частицы МКП любого химического состава, формы, размера и цвета, но чаще прозрачные и синие волокна или неравномерные фрагменты полиэстера размером ~1000 мкм. Частицы МКП локализуются в жабрах, кишке, гепатопанкреасе, выпускном сифоне и непосредственно в тканях. Последнее более характерно для частиц <2 мкм.

В лабораторных условиях эксперименты проводили в основном со сферическими частицами МКП в размерном диапазоне 5–5000 мкм. Если у моллюсков был выбор, они предпочитали для поглощения МКП в виде волокон, по химическому составу — полиэстер, размерному ряду — 100–250 мкм. Среди ответных биологических показателей на действие МКП наиболее часто анализировали биомаркеры: состояния окислительного стресса: активность ферментов СОД, каталазы, ГП, ГСТ, ГР, содержание карбонильных групп, глутатиона (восстановленного и окисленного), продуктов перекисного окисления липидов (МДА). В некоторых исследованиях регистрировали биомаркеры нейротоксичности: содержание дофамина, серотонина и глутамата, а также активность ферментов АХЭ и моноаминоксидазы. Используются биомаркеры энергетического обмена: активность ферментов изоцитратдегидрогеназы, октопиндегидрогеназы, лактатдегидрогеназы; содержание НАДН и НАД⁺, общее содержание МТТ и Zn-содержащих МТТ, активность ферментов каспазы-3 и катепсина D, ферментов биотрансформации ксенобиотиков ЭРОД и ГСТ, общей метаболической активности цитратсинтазы; биомаркеры генотоксичности — частота встречаемости микроядер в клетках. И еще один биомаркер — содержание вителлогенина, указывающий на степень подготовленности организма моллюсков к размножению. Дополнительно

исследовали изменение пищевого поведения по интенсивности поглощения смеси микроводорослей, скорость фильтрации, гистопатологические нарушения в пищеварительной системе и жабрах. Частицы МКП обнаруживали в кишечнике, просвете гепатопанкреаса, соединительной ткани, гемолимфатических синусах и слизи на внешней поверхности жабр животных. Зависимость “концентрация—эффект” не выявлена ни в одном случае.

В ряде работ изучено совместное действие МКП и химических загрязняющих веществ: фармакологические препараты (флорфеникол, ципрофлоксацин, ибупрофен; полихлорированные бифенилы, кадмий). В некоторых случаях смеси флорфеникола с МКП вызывали более сильные эффекты, чем каждый из них. Установлено, что ПХБ, хотя и адсорбировались на МКП, но их накопление в организме моллюсков не выявлено, что может быть связано с биоаккумуляцией ПХБ в моллюсках за небольшой период экспозиции в концентрациях ниже предела обнаружения или с их бионедоступностью при сорбции на МКП. Показано, что моллюски способны накапливать лекарственный препарат, флорфеникол, МКП и их смесь, что вызывает изменения в организме животных. Использование смеси усиливает биологические эффекты, зарегистрированные при их раздельном воздействии. Усиление биологических эффектов отмечено и при совместном действии на моллюсков антибиотика ципрофлоксацина и МКП. В некоторых случаях, например, смеси Cd и МКП, для ряда биологических ответов показано антагонистическое взаимодействие, проявляющееся в ослаблении биологического эффекта. Обнаружено, что популяции моллюсков из разных по степени антропогенной нагрузки участков водного объекта по ряду биомаркеров могут по-разному реагировать на действие МКП, фармакологического препарата ибупрофена и их смеси. Интенсивность биологического ответа моллюсков в большей степени зависит от уровня общей антропогенной нагрузки, при которой до этого находилась популяция, чем от специфики действия каждого вещества. Длительное нахождение популяции моллюсков в условиях повышенной антропогенной нагрузки увеличивает их устойчивость к последующему воздействию других загрязнителей в лабораторных условиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках плановой бюджетной темы № г/р 121050500046-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зобков М.Б., Есюкова Е.Е. 2018. Микропластик в морской среде: обзор методов отбора, подготовки и

анализа проб воды, донных отложений и береговых наносов // Океанология. Т. 58. № 1. С. 149.
<https://doi.org/10.7868/S0030157418010148>

Казмирук В.Д. 2022. Почему в зарослях макрофитов много микропластика: действующие механизмы // Матер. I Всерос. конф. с междунар. участием “MicroPlasticsEnvironment — 2022” (МРЕ-2022), 02–06 августа 2022 г., п. Шира, Хакасия. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. С. 43.

Чубаренко И.П., Есюкова Е.Е., Хатмуллина Л.И. и др. 2021. Микропластик в морской среде. М.: Науч. мир.

Atamanalp M., Kokturk M., Gündüz F. et al. 2023. The Use of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) as a sentinel species for the microplastic pollution of freshwater: the case of Beyhan Dam Lake, Turkey. Sustainability 15, 1422.
<https://doi.org/10.3390/su15021422>

Atici A.A. 2022. The first evidence of microplastic uptake in natural freshwater mussel, *Unio stevenianus* from Karasu River, Turkey // Biomarkers. V. 27. Issue 2. P. 118.
<https://doi.org/10.1080/1354750X.2021.2020335>

Baldwin A.K., Spanjer A.R., Rosen M.R. et al. 2020. Microplastics in Lake Mead National Recreation Area, USA: Occurrence and biological uptake // PLoS ONE. V. 15(5). e0228896.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228896>

Bellasi A., Binda G., Pozzi A. et al. 2020. Microplastic contamination in freshwater environments: A review, focusing on interactions with sediments and benthic organisms // Environments. V. 7. № 4.
<https://doi.org/10.3390/environments7040030>

Berglund E., Fogelberg V., Nilsson P.A. et al. 2019. Microplastics in a freshwater mussel (*Anodonta anatina*) in Northern Europe // Sci. Total Environ. V. 697. 134192.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134192>

Bergmann M., Gutow L., Klages M. 2015. Marine Anthropogenic Litter. Cham: Springer.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-16510-3>

Bour A., Avio C.C., Gorbi S. et al. 2018. Influence of habitat, feeding mode and trophic level // Environ. Pollut. V. 243. P. 1217.

<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.09.115>

Brahney J., Hallerud M., Heim E. et al. 2020. Plastic rain in protected areas of the United States // Science. V. 368(80). P. 1257.

<https://doi.org/10.1126/science.aaz5819>

Cai Y., Li C., Zhao Y. 2022. A Review of the migration and transformation of microplastics in Inland Water Systems // Int. J. Environ. Res. Public Health. V. 19(1). P. 148.
<https://doi.org/10.3390/ijerph19010148>

Carpenter E.J., Anderson S.J., Harvey G.R. et al. 1972. Polystyrene spherules in coastal waters // Science. V. 178(4062). P. 749.
<https://doi.org/10.1126/science.178.4062.749>

Carpenter E.J., Smith K.L. 1972. Plastics on the Sargasso Sea surface // Science. V. 175. P. 1240.
<https://doi.org/10.1126/science.175.4027.1240>

- Castro-Castellon A.T., Horton A.A., Hughes J.M.R. et al. 2022. Ecotoxicity of microplastics to freshwater biota: Considering exposure and hazard across trophic levels // *Sci. Total Environ.* V. 816. P. 151.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151638>
- Chen M., Yue Y., Bao X. et al. 2022. Microplastics as contaminants in water bodies and their threat to the aquatic animals: a mini-review // *Animals*. V. 12. P. 2864.
<https://doi.org/10.3390/ani12202864>
- Cole M., Lindeque P. 2013. Microplastic ingestion by zooplankton // *Environ. Sci. Technol.* V. 47. № 12. P. 6646.
<https://doi.org/10.1021/es400663f>
- Cole M., Lindeque P., Halsband C. et al. 2011. Microplastics as contaminants in the marine environment: A review // *Mar. Pollut. Bull.* V. 62. Issue 12. P. 2588.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.09.025>
- Derraik J.G.B. 2002. The pollution of the marine environment by plastic debris: a review // *Mar. Pollut. Bull.* V. 44(9). P. 842.
[https://doi.org/10.1016/s0025-326x\(02\)00220-5](https://doi.org/10.1016/s0025-326x(02)00220-5)
- Di M., Wang J. 2018. Microplastics in surface waters and sediments of the Three Gorges Reservoir, China // *Sci. Total Environ.* V. 616–617. P. 1620.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.150>
- Ding J., Sun C., Li J. et al. 2022. Microplastics in global bivalve mollusks: A call for protocol standardization // *J. Hazardous Materials*. V. 438. P. 129490.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.129490>
- Domogalla-Urbansky J., Anger P.M., Ferling H. et al. 2019. Raman microspectroscopic identification of microplastic particles in freshwater bivalves (*Unio pictorum*) exposed to sewage treatment plant effluents under different exposure scenarios // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 26. P. 2007.
<https://doi.org/10.1007/s11356-018-3609-3>
- Du S., Zhu R., Cai Y. et al. 2021. Environmental fate and impacts of microplastics in aquatic ecosystems: A review // *RSC Adv.* V. 11. P. 15 762.
<https://doi.org/10.1039/d1ra00880c>
- Egbeocha C.O., Malek S., Emenike C.U. et al. 2018. Feasting on microplastics ingestion by and effects on marine organisms // *Aquat. Biol.* V. 27. P. 93.
<https://doi.org/10.3354/ab00701>
- Eriksen M., Mason S., Wilson S., et al. 2013. Microplastic pollution in the surface waters of the Laurentian Great Lakes // *Mar. Pollut. Bull.* V. 77. P. 177e182.
<https://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.10.007>
- Esterhuizen M., Buchenhorst L., Kim Y.J. et al. 2022. In vivo oxidative stress responses of the freshwater basket clam *Corbicula javanicus* to microplastic fibres and particles // *Chemosphere*. V. 296. P. 134 037.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.134037>
- Farrell P., Nelson K. 2013. Trophic level transfer of microplastic: *Mytilus edulis* (L.) to *Carcinus maenas* (L.) // *Environ. Pollut.* V. 177. P. 1.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2013.01.046>
- Frank Y., Ershova A., Batasheva S. et al. 2022. Microplastics in freshwater: a focus on the Russian inland waters // *Water*. V. 14. P. 3909.
<https://doi.org/10.3390/w14233909>
- Free C.M., Jensen O.P., Mason S.A. et al. 2014. High-levels of microplastic pollution in a large, remote, Mountain Lake // *Mar. Pollut. Bull.* V. 85. P. 156.
<https://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.06.001>
- Gregory M.R. 2009. Environmental implications of plastic debris in marine settings: entanglement, ingestion, smothering, hangers-on, hitch-hiking and alien invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B* // *Biol. Sci.* V. 364. P. 2013.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0265>
- Guilhermino L., Vieira L.R., Ribeiro D. et al. 2018. Uptake and effects of the antimicrobial florfenicol, microplastics and their mixtures on freshwater exotic invasive bivalve *Corbicula fluminea* // *Sci. Total Environ.* V. 622–623. P. 1131.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.020>
- Guo X., Cai Y., Ma C. et al. 2021. Combined toxicity of micro/nano scale polystyrene plastics and ciprofloxacin to *Corbicula fluminea* in freshwater sediments // *Sci. Total Environ.* V. 789.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147887>
- Guzzetti E., Sureda A., Tejada S. et al. 2018. Microplastic in marine organism: environmental and toxicological effects // *Environ. Toxicol. and Pharmacol.* V. 64. P. 164.
<https://doi.org/10.1016/j.etap.2018.10.009>
- Hoellein T., Rovegno C., Uhrin A.V. et al. 2021. Microplastics in invasive freshwater mussels (*dreissena* sp.): spatiotemporal variation and occurrence with chemical contaminants // *Frontiers in Mar. Sci.* V. 8. P. 690.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.690401>
- Kallenbach E.M.F., Friberg N., Lusher A. et al. 2022. Anthropogenically impacted lake catchments in Denmark reveal low microplastic pollution // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 29. P. 47726.
<https://doi.org/10.1007/s11356-022-19001-8>
- Klimova Y.S., Chuiko G.M., Pesnya D.S. et al. 2020. Biomarkers of oxidative stress in freshwater bivalve mollusks (review) // *Inland Water Biol.* V. 13. № 4. P. 681.
<https://doi.org/10.1134/S1995082920060073>
- Li J., Liu H., Chen J.P. 2018. Microplastics in freshwater systems: A review on occurrence, environmental effects, and methods for microplastics detection // *Water Res.* V. 137. P. 362.
<https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.12.056>
- Li L., Su L., Cai H. et al. 2019. The uptake of microfibers by freshwater Asian clams (*Corbicula fluminea*) varies based upon physicochemical properties // *Chemosphere*. V. 221. P. 107.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.01.024>
- Li J., Yang D., Li L. et al. 2015. Microplastics in commercial bivalves from China // *Environ. Pollut.* V. 207. P. 190.
<https://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2015.09.018>
- Lusher A.L., Welden N.A., Sobral P. et al. 2017. Sampling, isolating and identifying microplastics ingested by fish and invertebrates // *Anal. Methods*. V. 9. P. 1346.
<https://doi.org/10.1039/c6ay02415g>
- Magni S., Gagné F., André C. et al. 2018. Evaluation of uptake and chronic toxicity of virgin polystyrene microbeads in freshwater zebra mussel *Dreissena pol-*

- ymorpha* (Mollusca: Bivalvia) // Sci. Total Environ. V. 631–632. P. 778.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.075>
- Martyniuk V., Khoma V., Matskiv T. et al. 2022. Indication of the impact of environmental stress on the responses of the bivalve mollusk *Unio tumidus* to ibuprofen and microplastics based on biomarkers of reductive stress and apoptosis // Comp. Biochem. and Physiol. Part C. V. 261. P. 109.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2022.109425>
- Masura J., Baker J., Foster G. et al. 2015. Laboratory methods for the analysis of microplastics in the marine environment: recommendations for quantifying synthetic particles in waters and sediments // NOAA Technical Memorandum NOS-OR&R-48.
- McNeish R.E., Kim L.H., Barrett H.A. et al. 2018. Microplastic in riverine fish is linked to species traits // Sci. Rep. V. 8. P. 11639.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-29980-9>
- Merzel R.L., Purser L., Soucy T.L. et al. 2020. Uptake and retention of nanoplastics in quagga mussels // Global Challenges. V. 4. P. 1800104.
<https://doi.org/10.1002/gch2.201800104>
- Moore C.J. 2008. Synthetic polymers in the marine environment: a rapidly increasing, long-term threat // Environ. Res. V. 108(2). P. 131.
<https://doi.org/10.1016/j.envres.2008.07.025>
- OECD Guidelines for the Testing of Chemicals – 218: Sediment–water Chironomid Toxicity Test Using Spiked Sediment. Organisation for Economic Cooperation and Development. 2004. France. Paris. P. 218.
- Parra S., Varandas S., Santos D. et al. 2021. Multi-biomarker responses of Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia, Corbiculidae) to cadmium and microplastics pollutants // Water. V. 13. P. 394.
<https://doi.org/10.3390/w13040394>
- Pastorino P., Prearo M., Anselmi S. et al. 2021. Use of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Mollusca, Bivalvia) as a bioindicator of microplastics pollution in freshwater ecosystems: a case study from Lake Iseo (North Italy) // Water. V. 13. P. 434.
<https://doi.org/10.3390/w13040434>
- Patterson J., Jeyasanta K.I., Sathish N. et al. 2019. Profiling microplastics in the Indian edible oyster, *Magallana bilineata* collected from the Tuticorin coast, Gulf of Mannar, Southeastern India // Sci. Total Environ. V. 691. P. 727.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.063>
- Pedersen A.F., Gopalakrishnan K., Boegehold A.G. et al. 2020. Microplastic ingestion by quagga mussels, *Dreissena bugensis*, and its effects on physiological processes // Environ. Pollut. V. 260. P. 113964.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.113964>
- Petersen F., Hubbart J.A. 2020. The occurrence and transport of microplastics: the state of the science // Sci. Total Environ. V. 758. P. 143936.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143936>
- Plastics Europe. Plastics – The Facts 2021. Available online: <https://plasticseurope.org/knowledge-hub/plastics-the-facts-2021> (accessed on 10 February 2023).
- Rochman C.M., Parnis J.M., Browne M.A. et al. 2017. Direct and indirect effects of different types of microplastics on freshwater prey (*Corbicula fluminea*) and their predator (*Acipenser transmontanus*) // PLoS ONE. V. 12(11). e0187664.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187664>
- Sheehan D., Power A. 1999. Effects of seasonality on xenobiotic and antioxidant defence mechanism of bivalve molluscs // Comp. Biochem. and Physiol. V. 123. № 3. P. 193.
- Sighicelli M., Pietrelli L., Lecce F. et al. 2018. Microplastic pollution in the surface waters of Italian Subalpine Lakes // Environ. Pollut. V. 236. P. 645.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.02.008>
- Su L., Cai H., Kolandhasamy P. et al. 2018. Using the Asian clam as an indicator of microplastic pollution in freshwater ecosystems // Environ. Pollut. V. 234. P. 347.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.11.075>
- Su L., Xue Y., Li L. et al. 2016. Microplastics in Taihu Lake, China // Environ. Pollut. V. 216. September Pages 711–719.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.06.036>
- Sussarellu R., Suquet M., Thomas Y. et al. 2016. Oyster reproduction is affected by exposure to polystyrene microplastics // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 113. P. 2430.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1519019113>
- Thiel M., Gutow L. 2005. The ecology of rafting in the marine environment. I. The floating substrata, Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. V. 42. P. 181. <https://doi.org/10.1201/9780203507810.ch6>
- Van Cauwenberghe L., Devriese L., Galgani F. et al. 2015. Microplastics in sediments: a review of techniques, occurrence and effects. Particles in the Oceans: Implication for a safe marine environment // Mar. Environ. Res. V. 111. P. 5.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.06.007>
- Van Cauwenberghe L., Janssen C.R. 2014. Microplastics in bivalves cultured for human consumption // Environ. Pollut. V. 193. P. 65.
<https://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2014.06.010>
- Van Cauwenberghe L., Vanreusel A., Mees J. et al. 2013. Microplastic pollution in deep-sea sediments // Environ. Pollut. V. 182. P. 495.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.08.013>
- Wagner M., Scherer C., Alvarez-Muñoz D. et al. 2014. Microplastics in freshwater ecosystems: what we know and what we need to know // Environ. Sci. Europe. V. 26(1). <https://doi.org/10.1186/s12302-014-0012-7>
- Walling D.E. 2009. The Impact of global change on erosion and sediment transport by rivers: current progress and future challenges. The United Nations World Water Development. Report 3. Water in a Changing World, International Sediment Initiative of UNESCO-IHP; UNESCO: Paris, France.
- Wardlaw C., Prosser R.S. 2020. Investigation of microplastics in freshwater mussels (*lasnigona costata*) from the Grand River Watershed in Ontario, Canada // Water, Air and Soil Pollut. V. 231. P. 405.
<https://doi.org/10.1007/s11270-020-04741-5>

- Weber A., Jeckel N., Wagner M. 2020. Combined effects of polystyrene microplastics and thermal stress on the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* // Sci. Total Environ. V. 718. P. 137253.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137253
- Wright S.L., Thompson R.C., Galloway T.S. 2013. The physical impacts of microplastics on marine organisms: A review // Environ. Pollut. V. 178. P. 48392.
https://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2013.02.031
- Xiong X., Zhang K., Chen X. et al. 2018. Sources and distribution of microplastics in China's largest inland lake-Qinghai Lake // Environ. Pollut. V. 235. P. 899906.
https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.12.081
- Zhang K., Gong W., Lv J. et al. 2015. Accumulation of floating microplastics behind the Three Gorges Dam // Environ. Pollut. V. 204. P. 117.
https://doi.org/10.1016/j.envpol.2015.04.023
- Zhang K., Shi H., Peng J. et al. 2018. Microplastic pollution in China's inland water systems: a review of findings, methods, characteristics, effects, and management // Sci. Total. Environ. V. 630. P. 1641.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.300
- Zhang H., Hong X., Yan S. et al. 2020. Environmentally relevant concentrations of bifenthrin induce changes in behaviour, biomarkers, histological characteristics, and the transcriptome in *Corbicula fluminea* // Sci. Total Environ. V. 728. P. 138821.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138821

Influence of Microplastics on Freshwater Bivalves (Review)

G. M. Chuiko^{1,*}, N. V. Kholmogorova^{2,3}, G. P. Zharikov⁴

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

²Udmurt State University, Udmurt Republic, Izhevsk, Russia

³National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

⁴Yaroslavl State Medical University, Yaroslavl, Russia

*e-mail: gchuiko@ibiw.ru

Anthropogenic pollution of the aquatic environment with microplastics is one of the most urgent but least studied problems of modern ecotoxicology. The review, based on recent literature data, provides an analysis of studies in the field of absorption, bioaccumulation, and biological effects of microplastic exposure in freshwater bivalve molluscs (Bivalvia). A total of 22 studies have been conducted so far, which were performed on representatives of three families: Cyrenidae (45), Unionidae (25) and Dreissenidae (30%). The conducted studies are represented by field observations (43.5), field (8.7) and laboratory (47.8%) experiments. It has been shown that freshwater bivalves, as active filters, are able to absorb and accumulate in soft tissues (gills, hepatopancreas) microplastic particles from both water and bottom sediments, perceiving them as food objects. Bioaccumulation of microplastics in molluscs leads to functional and structural disorders in the body. The joint action of microplastics and other pollutants (cadmium, polychlorinated biphenyls, pharmacological drugs) can cause both synergistic and antagonistic effects in the biological responses of molluscs. Based on the conducted studies, it is suggested to use bivalve molluscs as organisms-bioindicators of freshwater pollution with microplastics.

Keywords: microplastics, surface fresh waters, bivalves, uptake, bioaccumulation, biological effects

УДК 574.5+(581.19: 547.9+543.42)

ЭКОСИСТЕМНОЕ И ИНДИКАТОРНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В СОСТАВЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНОГО МЕТАБОЛОМА ВОДНЫХ МАКРОФИТОВ

© 2024 г. Е. А. Курашов^{a, b, *}, Ю. В. Крылова^{a, b}, А. М. Чернова^a,
В. В. Ходонович^{b, c}, Е. Я. Явид^b

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

^bИнститут озероведения Российской академии наук, Санкт-Петербургский
Федеральный исследовательский центр РАН, Санкт-Петербург, Россия

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

*e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2023 г.

После доработки 07.09.2023 г.

Принята к публикации 15.09.2023 г.

Впервые проведена проверка гипотезы, что при антропогенном воздействии (эвтрофирование и загрязнение) водные макрофиты синтезируют и включают в состав своего низкомолекулярного метаболома меньше жирных кислот (по составу и содержанию), чем в чистых, ненарушенных или малонарушенных водных местообитаниях (олиготрофные и мезотрофные условия). Имеющиеся данные свидетельствуют о снижении удельного продуцирования насыщенных и ненасыщенных жирных кислот макрофитами на единицу их биомассы с усилением процессов эвтрофирования и загрязнения в водных экосистемах. Данный факт имеет важное практическое значение, а именно, использование этой закономерности для индикаторной оценки антропогенного воздействия на водные экосистемы.

Ключевые слова: низкомолекулярный метаболом, жирные кислоты, водные макрофиты, антропогенное воздействие, эвтрофирование, цианобактерии, индикация экологического состояния

DOI: 10.31857/S0320965224050168, **EDN:** XQCWEJ

Известно, что жирные кислоты как активные аллелохимики очень важны для предотвращения опасных цианобактериальных “цветений” водных экосистем в процессе аллелопатического воздействия со стороны водных макрофитов (Nakai et al., 2005; Wang et al., 2014; Nezbyrsky et al., 2022). Также особенно ненасыщенные жирные кислоты имеют огромное значение для здоровья человека, для обитателей водных и наземных экосистем, что определяет крайнюю важность проведения исследований в этой области для понимания закономерностей синтеза этих соединений и их перераспределения в водных и наземных экосистемах (Сушик, 2008; Gladyshev et al., 2009; Twining et al., 2015; Li et al., 2020).

При изучении распределения ненасыщенных жирных кислот в различных сообществах гидробионтов (за исключением макрофитов) М.И. Гладышев с соавт. (Gladyshev et al., 2009) обоснованно

постулировали, что антропогенно-индуцированные процессы, такие, как эвтрофирование и глобальное изменение климата могут качественно или количественно (или и то, и другое) приводить к снижению продуцирования и накопления ненасыщенных жирных кислот в водных экосистемах. Эти исследователи связали данное явление с тем, что, во-первых, эвтрофирование водных экосистем благоприятствует развитию цианобактерий, которые часто содержат очень мало (если вообще содержат) ненасыщенных жирных кислот, во-вторых, следствие повышения температуры в водных экосистемах — общий эффект снижения концентрации длинноцепочечных ПНЖК в липидах широкого круга водных организмов (Schlechtriem et al., 2006; Gladyshev et al., 2009).

Показано, что различные условия в водной экосистеме, например, обеспеченность биогенами или разные типы литоральных биотопов, влияют на вынос жирных кислот в наземные экосистемы, а также на эффективность их переноса

Сокращения: НМ — низкомолекулярный метаболом; ПНЖК — полиненасыщенные жирные кислоты.

от фитопланктона к планктонным ракообразным (Scharnweber et al., 2020; Бусева и др., 2021). При этом, можно ожидать, что стресс-факторы окружающей среды (включая антропогенные) совместно с изменением климата могут изменять сообщества водорослей и снижать поступление ПНЖК в водные пищевые сети (Bandara et al., 2023).

Птерозэвтрофирование от колоний птиц также может приводить к снижению содержания жирных кислот (в том числе ПНЖК) в сестоне и зоопланктоне (Крылов и др., 2011). В большом числе исследований, включая приведенные выше, обсуждается влияние антропогенно-индуцированных воздействий и климатических изменений на характер синтеза и перераспределения жирных кислот в водных экосистемах и выноса их в наземные экосистемы в связи с изменениями, в основном, в водорослевых сообществах и сестоне. При этом, водные макрофиты как активные продуценты жирных кислот остаются за пределами этого обсуждения.

Учитывая приведенные факты об изменении синтеза и накопления жирных кислот в сестоне, фито- и зоопланктоне при эвтрофировании и используя имеющиеся данные по составу НМ различных макрофитов, нами проверена гипотеза, что при антропогенном воздействии (эвтрофировании и загрязнении), водные макрофиты (не исследованные в этом отношении ранее) синтезируют и включают в состав своего НМ меньше жирных кислот (по составу и содержанию), чем в чистых, ненарушенных или малонарушенных водных местообитаниях (олиготрофные и мезотрофные условия). Соответственно, при антропогенных воздействиях или других процессах, приводящих к увеличению уровня трофии можно ожидать, что в водной экосистеме будет создаваться дефицит жирных кислот, продуцируемых макрофитами, и уменьшаться их перенос по цепям питания от живых и отмерших макрофитов, в том числе и в наземные экосистемы. Например, лягушки-чесночницы (можно предположить, что и все лягушки) содержат большое количество жирных кислот (Bashinskiy et al., 2023). Головастики в водоемах в значительной степени потребляют растительный материал, который может состоять из свежих и опавших, разлагающихся листьев макрофитов, а также растительного детрита (Alford, 1999; Altig et al., 2007; Iwai, Kagaya, 2007). Если в макрофитах будет уменьшаться содержание жирных кислот, то это нарушит и уменьшит их поток, в частности, в наземные экосистемы через амфибий, а также предположительно и через других водных и околоводных организмов.

В табл. 1 представлены данные по числу и содержанию насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в составе НМ семи видов исследованных

нами макрофитов при различных условиях: в малонарушенных (олиго-мезотрофных) литоральных местообитаниях и нарушенных антропогенным воздействием (эвтрофных/загрязняемых). В качестве эвтрофных/загрязняемых биотопов/водоемов рассматривали различные литоральные биотопы: в Ладожском озере; озеро с изменяющимся трофическим состоянием (мезотрофное/эвтрофное) в Волго-Ахтубинской пойме; участок оз. Кузнечное на Карельском перешейке с повышенным антропогенным воздействием в зоне добычи гранита (Kurashov et al., 2018; Крылова и др., 2023).

Показано, что в антропогенно нарушенных биотопах/водоемах происходит снижение числа и содержания в НМ макрофитов насыщенных и ненасыщенных жирных кислот. Важны данные, полученные по *Lobelia dortmanna*, виду, который не произрастает в водоемах, подверженных антропогенному загрязнению. В условиях олиготрофного озера *Lobelia dortmanna* продемонстрировала высокое содержание жирных кислот в составе своего НМ по числу и их концентрации в единице биомассы (табл. 1).

Наиболее показательны данные по *Potamogeton perfoliatus* и *Ceratophyllum demersum*, полученные из одного и того же водоема, но при разном уровне трофности (табл. 1). В первом случае наблюдали пространственные различия биотопов с разным уровнем эвтрофирования и загрязнения (Крылова и др., 2023), во втором был один и тот же водоем, но с разным трофическим состоянием в разные годы (Kurashov et al., 2018). Данные по горцу земноводному *Persicaria amphibia*, полученные из Ладожского озера, оказались не столь показательны, поскольку различия между исследованными биотопами по антропогенному воздействию были не столь значительны (Крылова и др., 2020). В наиболее нарушенном биотопе абсолютное содержание всех жирных кислот в составе НМ *P. amphibia* было почти в 3 раза ниже, чем в менее нарушенных биотопах. Также значительные различия наблюдали в содержании и насыщенных, и ненасыщенных жирных кислот.

Можно предположить, что сокращение синтеза жирных кислот водными макрофитами при антропогенно-индуцированных стрессах и повышении трофии водных местообитаний означает ослабление сопротивляемости водной экосистемы к экспансии цианобактерий и развитию опасных "цветений", поскольку многие жирные кислоты являются активными аллелохемиками — подавляют и ограничивают развитие фитопланктона, включая цианобактерий (Li et al., 2020; Kurashov et al., 2021; Zhu et al., 2021).

Важность жирных кислот, синтезируемых макрофитами, которые поступают в пищевые сети водоема, а затем способны перераспределяться

Таблица 1. Число и содержание жирных кислот в НМ водных растений при различных уровнях антропогенного воздействия.

Вид макрофитов	Местообитание	I			II		
		N	C1	C2	n	C1	C2
<i>Lobelia dortmanna</i> L.	Олиготрофное озеро в Вологодской обл., РФ	11 (8; 3)	49.59 (40.06; 9.53)	98.57 (79.63; 18.94)	В эвтрофных условиях и при загрязнении не встречается		
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	Литоральные местообитания в Ладожском озере	4–9 (4–7; 0–2)	20.8–30.7 (12.0–22.5; 0–18.7)	19.44–55.79 (14.2–47.0; 0–22.07)	2–3 (1–3; 0–1)	1.3–5.9 (1.0–5.9; 0–0.3)	0.41–2.22 (0.32–2.22; 0–0.1)
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbre	Литоральные местообитания в Ладожском озере	8 (5; 3)	50.1–60.6 (35.4–48.9; 11.7–14.7)	73.7–77.6 (52.2–62.6; 15.0–21.5)	7 (4; 3)	51.3 (34.6; 16.7)	21.26 (14.35; 9.91)
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Озеро с изменяющимся трофическим состоянием (мезотрофное/эвтрофное) в Волго-Ахтубинской пойме	4 (2; 2)	14.6 (8.5; 6.1)	8.6 (5.02; 3.58)	2 (1; 1)	0.27 (0.22; 0.05)	0.09 (0.07; 0.02)
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	Олиготрофное оз. Узкое (Карельский перешеек); загрязнявшийся Щучий залив Ладожского озера)	15–18 (8–10; 7–8)	49.5–52.9 (16.6–20.5; 29.0–36.3)	142.0–320.4 (58.8–100.3; 83.2–220.1)	9 (4; 5)	26.18 (15.4; 10.78)	50.2 (29.5; 20.7)
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	Пойменные озера заповедной зоны Волго-Ахтубинской поймы; загрязняемая Волховская губа Ладожского озера	3–5 (2–4; 1)	29.27–39.91 (26.76–38.47; 1.44–2.51)	46.41–59.47 (33.77–54.37; 5.1–12.64)	2 (2; 0)	9.86 (9.86; 0)	8.66 (8.66; 0)
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm	Северная часть оз. Кузнечного; оз. Кузнечное в зоне добычи гранита	8 (5; 3)	83.59 (39.42; 44.17)	338.91 (159.39; 179.52)	9 (3; 6)	69.4 (44.56; 24.84)	160.83 (103.25; 57.58)

Примечание. *n* – число жирных кислот, в скобках – число насыщенных; число ненасыщенных. C1 – процентное содержание от суммы всех низкомолекулярных органических соединений НМ (дано суммарное содержание, в скобках – насыщенных; ненасыщенных. I – малонарушенные (олиго-мезотрофные) литоральные местообитания; II – нарушенные антропогенным воздействием (эвтрофные/загрязняемые).

и в наземные экосистемы определяется также фактом, что эти жирные кислоты могут служить прекурсорами для внутреннего биосинтеза физиологически важных соединений. Например, синтезируемая водными макрофитами в значительном количестве α-линоленовая кислота является пищевым предшественником для синтеза докозагексаеновой кислоты (n-3 длинноцепочечная ПНЖК) (Twining et al., 2021). Экосистемная интенсивность данного процесса также может уменьшиться в результате эвтрофирования/загрязнения водоемов.

Показано, что если оценивать общий количественный выход ПНЖК из пелагических экосистем, то их максимальный выход ($г \times км^{-2} \times год^{-1}$), связанный с уловами рыб, приходится на мезотрофные, а не олиготрофные или эвтрофные водные экосистемы (Gladyshev, 2018; Gladyshev, Sushchik, 2019). Кроме того, было отмечено, что за счет высокого развития других групп водорослей в холодное время года, помимо цианобактерий, которые развиваются в основном летом, в экоси-

стемах мезотрофного типа может не происходить снижения продукции ПНЖК на единицу площади или объема водной экосистемы в единицу времени, а уменьшается относительное содержание ПНЖК на единицу сестонового органического углерода или биомассы рыб (Gladyshev, Sushchik, 2019). Возможно, подобная ситуация будет справедлива и в отношении продуцирования жирных кислот макрофитами. Однако доказательство этого положения требует специальных исследований по оценке ресурсов различных макрофитов в водоемах различного трофического типа и, соответственно, продуцирования ими ресурсов жирных кислот в различных водных экосистемах, что является важной задачей для будущих исследований. В настоящее время можно лишь определенно говорить о снижении удельного продуцирования жирных кислот макрофитами на единицу их биомассы с усилением процессов эвтрофирования и загрязнения в водных экосистемах. Данное положение имеет важное практическое применение – использование этой закономерности для индика-

торной оценки антропогенного воздействия на водные экосистемы.

Поскольку конкретный состав НМ водных макрофитов зависит от его реакции на биотические и абиотические факторы водной среды, включая антропогенный (Kurashov et al., 2014), то выявленные особенности изменения жирнокислотного состава НМ, по крайней мере, тех видов макрофитов, которые представлены в табл. 1, открывают возможность использовать их в качестве интегрального индикатора антропогенного воздействия на водные экосистемы и ухудшения их экологического состояния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, уменьшение числа и абсолютного содержания насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в НМ макрофитов какого-либо водоема в ходе мониторинговых исследований может свидетельствовать, что данная водная экосистема подвергается увеличивающемуся антропогенному прессу (эвтрофированию или загрязнению). Возможно, выявленная закономерность будет характерна не для всех видов водных макрофитов в силу особенностей их индивидуальных биологических и экологических свойств, в частности, устойчивости к стрессовым факторам (в том числе антропогенным). Это определяет необходимость более широких исследований состава НМ водных макрофитов с расширением списка изучаемых видов в различных экологических условиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 22-24-00658, <https://rscf.ru/project/22-24-00658>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бусева Ж.Ф., Гладышев М.И., Сущик Н.Н. и др. 2021. Эффективность переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к планктонным ракообразным мезотрофномоз. Обстерно (Беларусь) // Биология внутр. вод. № 4. С. 367. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030037>
- Крылов А.В., Гладышев М.И., Косолапов Д.Б. и др. 2011. Влияние колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) на планктон малого озера и содержание в нем незаменимых полиненасыщенных жирных кислот // Сиб. экол. журн. Т. 18. № 1. С. 59.
- Крылова Ю.В., Курашов Е.А., Русанов А.Г. 2020. Сравнительный анализ компонентного состава низкомолекулярного метаболома горца земноводного (*Persicaria amphibia* (L.) Delarbre) из разнотипных местообитаний в Ладожском озере // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 95. <https://doi.org/10.17076/lim1141>
- Крылова Ю.В., Курашов Е.А., Протопопова Е.В. и др. 2024. Состав низкомолекулярного метаболома *Potamogeton perfoliatus* L. как индикатор трансформации экологического состояния литоральной зоны // Биология внутр. вод. № 4 С. (С. 355.).
- Сущик Н.Н. 2008. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журн. общ. биол. Т. 69. № 4. С. 299.
- Alford R.A. 1999. Ecology: resource use, competition, and predation // Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Altig R., Whiles M.R., Taylor C.L. 2007. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats // Freshwater Biol. V. 52. P. 386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.016>
- Bandara T., Brugel S., Andersson A. et al. 2023. Retention of essential fatty acids in fish differs by species, habitat use and nutritional quality of prey // Ecol. Evol. V. 13. № 6. e10158. <https://doi.org/10.1002/ece3.10158>
- Bashinskiy I.W., Dgebuadze Yu.Yu., Sushchik N.N. et al. 2023. Spadefoot Pelobates vespertinus (Amphibia, Pelobatidae) as a transmitter of fatty acids from water to land in a forest-steppe floodplain // Sci. Tot. Environ. V. 877. P. 162819. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162819>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N. 2019. Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: assumptions and challenges // Biomolecules. V. 9. № 9. P. 485. <https://doi.org/10.3390/biom9090485>
- Gladyshev M.I., Arts M.T., Sushchik N.N. 2009. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA+DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // Lipids in Aquat. Ecosyst. P. 179. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_8
- Gladyshev M.I. 2018. Quality and quantity of biological production in water bodies with different concentration of phosphorus: case study of eurasian perch // Dokl. Biochem. and Biophys. V. 478. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1134/s1607672918010015>
- Iwai N., Kagaya T. 2007. Positive indirect effect of tadpoles on a detritivore through nutrient regeneration // Oecologia. V. 152. P. 685. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0682-6>
- Kurashov E., Krylova J., Protopopova E. 2021. The Use of allelochemicals of aquatic macrophytes to suppress the development of cyanobacterial "blooms" // Plankton Communities. London: IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.95609>
- Kurashov E.A., Krylova J.V., Mitrukova G.G. et al. 2014. Low-molecular-weight metabolites of aquatic macrophytes growing on the territory of Russia and their role in hydroecosystems // Contemp. Probl. Ecol. V. 7. № 4. P. 433. <https://doi.org/10.1134/S1995425514040064>
- Kurashov E.A., Mitrukova G.G., Krylova J.V. 2018. Inter-annual variability of low-molecular metabolite composition in *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllace-

- ae) from a Floodplain lake with a changeable trophic status // *Contemp. Probl. Ecol.* V. 11. № 2. P. 179. <https://doi.org/10.1134/S1995425518020063>
- Li B., Yin Y., Kang L. et al. 2020. A review: Application of allelochemicals in water ecological restoration – algal inhibition // *Chemosphere.* P. 128869. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128869>
- Nakai S., Yamada S., Hosomi M. 2005. Anti–cyanobacterial fatty acids released from *Myriophyllum spicatum* // *Hydrobiologia.* V. 543. P. 71–78. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-6822-7>
- Nezbrytska I., Usenko O., Konovets I. et al. 2022. Potential use of aquatic vascular plants to control cyanobacterial blooms: a review // *Water.* V. 14. № 11. P. 1727. <https://doi.org/10.3390/w14111727>
- Scharnweber K., Chaguaceda F., Dalman E. et al. 2020. The emergence of fatty acids – aquatic insects as vectors along a productivity gradient // *Freshwater Biol.* V. 65. P. 565. <https://doi.org/10.1111/fwb.13454>
- Schlechtriem C., Arts M.T., Zellmer I.D. 2006. Effect of temperature on the fatty acid composition and temporal trajectories of fatty acids in fasting *Daphnia pulex* (Crustacea, Cladocera) // *Lipids.* V. 41. № 4. P. 397. <https://doi.org/10.1007/s11745-006-5111-9>
- Twining C.W., Brenna J.T., Hairston N.G. et al. 2015. Highly unsaturated fatty acids in nature: what we know and what we need to learn // *Oikos.* V. 125. № 6. P. 749. <https://doi.org/10.1111/oik.02910>
- Twining C.W., Parmar T.P., Mathieu-Resuge M. et al. 2021. Use of fatty acids from aquatic prey varies with foraging strategy // *Frontiers in Ecol. and Evol.* <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.735350>
- Zhu X., Dao G., Tao Y. et al. 2021. A review on control of harmful algal blooms by plant-derived allelochemicals // *J. Hazardous Mat.* V. 401. P. 123403. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123403>
- Wang H.Q., Zhu H.J., Zhang L.Y. et al. 2014. Identification of antialgal compounds from the aquatic plant *Elodea nuttallii* // *Allelopathy J.* V. 34. P. 207.

On the Ecosystem and Indicator Significance of Fatty Acids in the Composition of the Low-Molecular Metabolom of Water Macrophytes

E. A. Kurashov^{1,2,*}, J. V. Krylova^{1,2}, A. M. Chernova¹, V. V. Khodonovich^{2,3}, E. Ya. Yavid²

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

²*Institute of Lake Science of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

³*St. Petersburg Branch of the Federal State Budget Scientific Institution “Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography” named after L.S. Berg, St. Petersburg, Russia*

*e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

The hypothesis that aquatic macrophytes produce and include in their low molecular weight metabolome fewer fatty acids (in composition and content) under anthropogenic impact (eutrophication and pollution) than in clean, undisturbed, or slightly disturbed aquatic habitats (oligotrophic and mesotrophic conditions) was tested for the first time. The available data really give grounds to definitely speak about a decrease in the specific production of saturated and unsaturated fatty acids by macrophytes per unit of their biomass with an increase in the processes of eutrophication and pollution in aquatic ecosystems. The use of this pattern for the indicator assessment of anthropogenic influence on aquatic ecosystems is a significant practical application of this regularity.

Keywords: low molecular weight metabolome, fatty acids, aquatic macrophytes, anthropogenic impact, eutrophication, cyanobacteria, indication of the ecological state

Свидетельство о регистрации средства массовой информации
№ 013359 от 22 февраля 1995 г., выдано Комитетом Российской Федерации по печати

Дата выхода в свет	г.	Формат 60 × 88 ¹ / ₈ .	Усл. печ. л.	Уч.-изд. л.
Тираж	экз.	Зак.	Цена свободная	

Учредители: Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по контракту № 4У-ЕП-037-24 ФГБУ «Издательство «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1
Отпечатано в ФГБУ «Издательство «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1

Журналы РАН, выходящие в свет на русском языке

Автоматика и телемеханика	Лёд и Снег
Агрохимия	Лесоведение
Азия и Африка сегодня	Литология и полезные ископаемые
Акустический журнал	Мембраны и мембранные технологии
Астрономический вестник. Исследования Солнечной системы	Металлы
Астрономический журнал	Микология и фитопатология
Биологические мембраны	Микробиология
Биология внутренних вод	Микроэлектроника
Биология моря	Молекулярная биология
Биоорганическая химия	Нейрохимия
Биофизика	Неорганические материалы
Биохимия	Нефтехимия
Ботанический журнал	Новая и новейшая история
Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук	Общественные науки и современность
Вестник древней истории	Общество и экономика
Вестник Российской академии наук	Океанология
Вестник российской сельскохозяйственной науки	Онтогенез
Водные ресурсы	Палеонтологический журнал
Вопросы истории естествознания и техники	Паразитология
Вопросы ихтиологии	Петрология
Вопросы языкознания	Письма в Астрономический журнал
Вулканология и сейсмология	Письма в Журнал экспериментальной и теоретической физики
Высокомолекулярные соединения. Серия А	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования
Высокомолекулярные соединения. Серия Б	Почвоведение
Высокомолекулярные соединения. Серия С	Приборы и техника эксперимента
Генетика	Прикладная биохимия и микробиология
Геология рудных месторождений	Прикладная математика и механика
Геомагнетизм и аэрономия	Проблемы Дальнего Востока
Геоморфология и палеогеография	Проблемы машиностроения и надежности машин
Геотектоника	Проблемы передачи информации
Геохимия	Программирование
Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология	Психологический журнал
Государство и право	Радиационная биология. Радиоэкология
Дефектоскопия	Радиотехника и электроника
Дифференциальные уравнения	Радиохимия
Доклады Российской академии наук. Математика, информатика, процессы управления	Расплавы
Доклады Российской академии наук. Науки о жизни	Растительные ресурсы
Доклады Российской академии наук. Науки о Земле	Российская археология
Доклады Российской академии наук. Физика, технические науки	Российская история
Доклады Российской академии наук. Химия, науки о материалах	Российская сельскохозяйственная наука
Журнал аналитической химии	Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова
Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова	Русская литература
Журнал вычислительной математики и математической физики	Русская речь
Журнал неорганической химии	Сенсорные системы
Журнал общей биологии	Славяноведение
Журнал общей химии	Современная Европа
Журнал органической химии	Социологические исследования
Журнал прикладной химии	Стратиграфия. Геологическая корреляция
Журнал физической химии	США & Канада: экономика, политика, культура
Журнал эволюционной биохимии и физиологии	Теоретические основы химической технологии
Журнал экспериментальной и теоретической физики	Теплофизика высоких температур
Записки Российского минералогического общества	Успехи современной биологии
Зоологический журнал	Успехи физиологических наук
Известия Российской академии наук. Механика жидкости и газа	Физика Земли
Известия Российской академии наук. Механика твердого тела	Физика и химия стекла
Известия Российской академии наук. Серия биологическая	Физика металлов и металловедение
Известия Российской академии наук. Серия географическая	Физика плазмы
Известия Российской академии наук. Серия литературы и языка	Физикохимия поверхности и защита материалов
Известия Российской академии наук. Серия физическая	Физиология растений
Известия Российской академии наук. Теория и системы управления	Физиология человека
Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана	Химическая физика
Известия Российской академии наук. Энергетика	Химия высоких энергий
Известия Русского географического общества	Химия твердого топлива
Исследование Земли из космоса	Цитология
Кинетика и катализ	Человек
Коллоидный журнал	Экология
Координационная химия	Экономика и математические методы
Космические исследования	Электрохимия
Кристаллография	Энтомологическое обозрение
Латинская Америка	Этнографическое обозрение
	Ядерная физика