ISSN 0320-9652

Номер 1

Январь - Февраль
2023

ЖУРНАЛ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

www.sciencejournals.ru

300 лет
Российская Академия Наук

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2023

Водная флора и фауна

Разнообразие съедобных водных насекомых, обитающих на рисовых полях в Центральном Таиланде

Витвизитпонг Маничан, Таенг Он Промми 3

Новые указания *Sphaerius acaroides* (Coleoptera, Sphaeriusidae) из России расширяют известное распространение подотряда Myxophaga до Сибири

А. А. Прокин, М. А. Сальницкая, А. С. Сажнев, В. А. Столбов, С. Д. Шейкин 4

Неметрический многомерный масштабный анализ состава трихоптерофауны двух охраняемых территорий (Республика Мордовия, Россия)

Н. В. Борисова, А. Б. Ручин, А. А. Хапугин, Г. Б. Семишин 5

Водная микробиология

Распределение, размерно-морфологическая структура и продукция гетеротрофного бактериопланктона Горьковского водохранилища

Е. В. Кузнецова, Д. Б. Косолапов, И. С. Микрякова, Н. Г. Косолапова, Т. С. Масленникова, М. Ю. Скопина 7

Водная микология

Микобиота отмерших фрагментов тростника, погруженных в воду, (Ярославская обл., Россия)

Л. В. Воронин, Н. И. Копытина 20

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Особенности метаболизма планктона: результаты автоматизированных измерений на Можайском водохранилище

А. В. Гончаров, В. В. Пуклаков, М. Г. Гречушникова, Н. М. Юмина 28

Состав и структура альгоценозов бентали крупной эвтрофированной реки (на примере р. Ока, Россия). Сообщение 2. Показатели обилия и видовое разнообразие сообществ

Т. Хедаириа, А. Г. Охапкин, В. Н. Якимов 35

Проблемы и перспективы использования цианобактерий (обзор)

Ю. М. Поляк, В. И. Сухаревич 44

Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона Нижней Волги

Н. М. Минеева, С. А. Поддубный, И. Э. Степанова, А. И. Цветков 53

Инвазия чужеродного вида *Bonnemaisonia hamifera* Hariot в прибрежные фитоценозы у южного берега Крыма (Черное море, Россия)

С. Е. Садогурский, Т. В. Белич, С. А. Садогурская 65

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Видовой состав и распределение свободноживущих нематод (Nematoda) в районе метанового сипа Посольская Банка оз. Байкал
Т. В. Наумова, В. Г. Гагарин, Д. Ю. Щербаков, Т. Я. Ситникова 72

Ихтиология

Пространственно-возрастные изменения в питании леща *Abramis brama* в среднем и нижнем течении р. Северная Двина
А. П. Новоселов, В. А. Лукина, Н. Ю. Матвеев, А. Д. Матвеева 82

Ядерно-цитоплазматический конфликт у гибридов плотвы *Rutilus rutilus* и леща *Abramis brama* как следствие дивергенции видов по размерам тела и генома
В. В. Столбунова, Ю. В. Кодухова 92

Паразитология гидробионтов

Паразиты рыб гиперприливного эстуария р. Пенжина (бассейн Охотского моря)
Т. Е. Буторина, О. Ю. Бусарова, М. В. Коваль 106

Факторы, влияющие на распределение *Azygia lucii* в популяции дефинитивного хозяина
А. Е. Жохов, М. Н. Пугачева 115

Краткие сообщения

Новый для науки представитель рода *Aulacoseira* (Bacillariophyta) из Чукотки (Россия)
С. И. Генкал 125

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 3

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

РАЗНООБРАЗИЕ СЪЕДОБНЫХ ВОДНЫХ НАСЕКОМЫХ, ОБИТАЮЩИХ НА РИСОВЫХ ПОЛЯХ В ЦЕНТРАЛЬНОМ ТАИЛАНДЕ[1]

© 2023 г. Витвизитпонг Маничан[a], Таенг Он Промми[a, *]

[a]Отделение естественных наук, факультет свободных искусств и наук, Университет Касетсарт, кампус Кампхаенг Саен, Накхонпатом, Таиланд

**e-mail: faastop@ku.ac.th*

Поступила в редакцию 11.03.2022 г.
После доработки 12.04.2022 г.
Принята к публикации 19.04.2022 г.

Рисовые поля обладают большим биологическим разнообразием, включая съедобных водных насекомых. Для оценки богатства и разнообразия съедобных водных насекомых, обитающих на рисовых полях, были взяты пробы водных насекомых и исследованы физико-химические параметры воды рисового поля после полива. Пробы отбирали в трех повторностях с помощью гидробиологической сети со дна вдоль края рисовых участков. Всего собрано 10501 особей из 64 родов водных насекомых, принадлежащих к шести отрядам, на разных участках исследования. Проанализированы показатели богатства и разнообразия – среди водных насекомых отряд Hemiptera имеет самую высокую долю общего числа собранных насекомых; диапазон богатства находился в пределах от 14 до 50. Индекс разнообразия Шеннона–Винера (H') изменялся с 1.877 до 3.450, тогда как индекс разнообразия Симпсона (D) с 0.7665 до 0.9605. Анализ канонического соответствия и коэффициент ранговой корреляции Спирмена показали, что некоторые виды насекомых положительно коррелируют с pH, температурой, мутностью, щелочностью и содержанием биогенных веществ (нитратов и фосфатов) и имеют отрицательную корреляцию с электропроводностью и общим количеством растворенных веществ.

Ключевые слова: биоразнообразие, энтомофагия, рацион питания человека, рисовое поле, качество воды

DOI: 10.31857/S0320965223010102, **EDN:** KSRLPK

Diversity of Edible Aquatic Insects Inhabiting Rice Fields in Central Thailand

Witwisitpong Maneechan[a] and Taeng On Prommi[a, *]

[a] Department of Science, Faculty of Liberal Arts and Science, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, Nakhon Pathom, Thailand

**e-mail: faastop@ku.ac.th*

Abstract—Rice fields occupy great biodiversity and support a variety of living organisms, including edible aquatic insects. The goal of this study was to assess the richness and diversity of edible aquatic insects living in rice fields. A sampling of aquatic insects and physico-chemical parameters of the rice field water were made after irrigation. Three replications of sampling by aquatic net were collected from the bottom along the edge of the rice plots. The richness and diversity indices were analyzed. A total of 10501 individuals, comprising 64 genera of aquatic insects belonging to six orders, were collected at different study sites. Among aquatic insects, the order Hemiptera occupied the highest abundance of the total insects collected. Richness showed a range of 14 to 50. The Shannon–Wiener diversity index (H') showed a range of 1.877 to 3.450, whereas Simpson`s diversity index (D) showed a range of 0.7665 to 0.9605. Canonical Correspondence Analysis and non-parametric Spearman correlation revealed that some insect species were correlated positively with pH, temperature, turbidity, alkalinity, and nutrients (nitrate and phosphate), and had a negative correlation with electrical conductivity and total dissolved solids.

Keywords: biodiversity, entomophagy, human diet, rice field, water quality

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

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 4

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

НОВЫЕ УКАЗАНИЯ *Sphaerius acaroides* (Coleoptera, Sphaeriusidae) ИЗ РОССИИ РАСШИРЯЮТ ИЗВЕСТНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОДОТРЯДА Myxophaga ДО СИБИРИ[1]

© 2023 г. А. А. Прокин[a, *], М. А. Сальницкая[b], А. С. Сажнев[a], В. А. Столбов[b], С. Д. Шейкин[b]

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

[b] *Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия*

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

Поступила в редакцию 16.04.2022 г.
После доработки 06.06.2022 г.
Принята к публикации 15.06.2022 г.

Вид жуков *Sphaerius acaroides* Waltl, 1838 впервые указывается из Тюменской обл. и Татарстана (Россия). Находка из Тюменской обл. – наиболее восточная для этого вида, который до настоящего времени был известен только из Европы (включая ряд регионов Европейской России), Кавказа и Ирана. Это первое местонахождение в Сибири данного вида, рода, семейства и подотряда. Молекулярно-генетический анализ на основании митохондриального гена цитохром оксидазы I (COI), выполненный разными методами, подтвердил видовую принадлежность экземпляра из Тюменской обл. Монофилия клады *S. acaroides* поддержана всеми филогенетическими методами, использованными в исследовании. Метод попарных сравнений (p-distance) показал наличие генетической дистанции между исследованными экземплярами *S. acaroides* на внутривидовом уровне от 1.1% и ниже. Наибольшая генетическая дистанция отмечена между экземплярами из Тюмени и северо-западной Германии.

Ключевые слова: Myxophaga, Тюменская область, Республика Татарстан, распространение, COI, внутривидовая изменчивость

DOI: 10.31857/S0320965223010163, **EDN:** KTHCPD

New Records of *Sphaerius acaroides* (Coleoptera, Sphaeriusidae) from Russia Extend the Known Distribution of Myxophaga to Siberia

A. A. Prokin[a, *], M. A. Salnitska[b], A. S. Sazhnev[a], V. A. Stolbov[b], and S. D. Sheykin[b]

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

[b] *Tyumen State University, Tyumen, Russia*

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

Abstract—A beetle species *Sphaerius acaroides* Waltl, 1838, widespread in Europe, Caucasus region and Iran, is here recorded from Tatarstan Republic and Tyumen Oblast (Russia) for the first time. The Tyumen record is the easternmost hitherto known and it is the first Siberian record for this species, genus, family and suborder. Molecular analysis based on the mitochondrial gene cytochrome oxidase I (COI) showed that the specimen from Tyumen Oblast, which is morphologically identical with the European specimens, undoubtedly belongs to *S. acaroides*. All phylogenetic reconstructions revealed *S. acaroides* as a well-supported clade. The analysis based on pairwise distance (p-distance) between studied samples showed the distance on the intraspecific level not exceeding 1.1%. The largest distance observed between specimens from Tyumen and northwest Germany, still shows only variability between the conspecific populations.

Keywords: Myxophaga, Tyumen Oblast, Tatarstan Republic, distribution, COI, interspecific variability

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

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 5–6

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

НЕМЕТРИЧЕСКИЙ МНОГОМЕРНЫЙ МАСШТАБНЫЙ АНАЛИЗ СОСТАВА ТРИХОПТЕРОФАУНЫ ДВУХ ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ (РЕСПУБЛИКА МОРДОВИЯ, РОССИЯ)[1]

© 2023 г. Н. В. Борисова[a, *], А. Б. Ручин[b, **], А. А. Хапугин[b, c], Г. Б. Семишин[b]

[a]ФГБУ "Государственный заповедник "Присурский", Чебоксары, Россия

[b]Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича и национального парка "Смольный", Саранск, Россия

[c]Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

**e-mail: natborisova18@yandex.ru*

***e-mail: ruchin.alexander@gmail.com*

Поступила в редакцию 13.02.2022 г.
После доработки 19.06.2022 г.
Принята к публикации 21.06.2022 г.

Изучена фауна ручейников двух особо охраняемых природных территорий федерального значения – Мордовского заповедника (Темниковский р-н Республики Мордовия) и национального парка "Смольный" (Ичалковский и Большеигнатовский районы Республики Мордовия). Сбор материала происходил с мая по октябрь 2008, 2009, 2013–2021 гг. Объем материала составил 677 экз. 65 видов ручейников из 12 семейств. Самое крупное семейство Limnephilidae включает 29 видов, по 9 видов в семействах Phryganeidae и Leptoceridae. Доминировали в сборах *Limnephilus sericeus* и *Holocentropus dubius* (12 и 10% от всех собранных особей, соотвественно), многочисленными были *Hydropsyche angustipennis* (8.9%), *Hagenella clathrata* (8.7%), *Phryganea grandis* (7.5%), *Hydropsyche pellucidula* (7.1%), *Halesus tesselatus* (6.6%). 18 видов ручейников (*Rhyacophila fasciata*, *Holocentropus dubius*, *Agrypnia varia, Oligostomis reticulata*, *Anabolia concentrica*, *Anabolia furcata*, *Chaetopteryx villosa*, *Halesus digitatus*, *Limnephilus binotatus*, *Limnephilus extricatus*, *Limnephilus fuscicornis*, *Limnephilus ignavus*, *Limnephilus sericeus*, *Limnephilus sparsus*, *Limnephilus vittatus*, *Micropterna lateralis*, *Molanna albicans*, *Ceraclea excisa*) дополняют известные сведения по фауне Республики Мордовия, где в настоящее время отмечено 73 вида из 14 семейств. Вид *Molanna albicans* впервые указан для фауны Среднего Поволжья. Неметрический многомерный масштабный анализ (Non-metric multidimensional scaling analysis) выявил сходства и различия в составе трихоптерофауны между участками исследования. Участки с более разнообразными биотопами имели максимальное сходство между собой. Для некоторых видов определены предпочитаемые места обитания.

Ключевые слова: насекомые, биоразнообразие, особо охраняемые природные территории, редкие виды, Республика Мордовия

DOI: 10.31857/S0320965223010023, **EDN:** KSFJGY

Non-Metric Multidimensional Scaling Analysis of Composition of Trichopterofauna from Two Protected Areas (Republic of Mordovia, Russia)

N. V. Borisova[a, *], A. B. Ruchin[b, **], A. A. Khapugin[b, c], and G. B. Semishin[b]

[a]Prisursky State Nature Reserve, Cheboksary, Republic of Mordovia

[b]Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park "Smolny", Saransk, Russia

[c]Tyumen State University, Tyumen, Russia

**e-mail: natborisova18@yandex.ru*

***e-mail: ruchin.alexander@gmail.com*

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

The fauna of caddisflies was studied from two protected areas of federal significance such as Mordovia State Nature Reserve (Temnikov district, Republic of Mordovia) and National Park "Smolny" (Ichalki district and Bolshoe Ignatovo district, Republic of Mordovia). The material was collected from May to October 2008, 2009, 2013–2021. There were 677 specimens from 59 caddisfly species from 12 families. The largest family Limnephilidae includes 29 species, there were 9 species each in the families Phryganeidae and Leptoceridae. *Limnephilus sericeus* and *Holocentropus dubius* dominated in the collections (12 and 10% from the total amount respectively), *Hydropsyche angustipennis* (8.9%), *Hagenella clathrata* (8.7%), *Phryganea grandis* (7.5%), *Hydropsyche pellucidula* (7.1%), *Halesus tesselatus* (6.6%) were numerous. Eighteen species of caddisflies (*Rhyacophila fasciata, Holocentropus dubius, Agrypnia varia, Oligostomis reticulata, Anabolia concentrica, Anabolia furcata, Chaetopteryx villosa, Halesus digitatus, Limnephilus binotatus, Limnephilus extracatus, Limnephilus fuscicornis, Limnephilus ignavus, Limnephilus sericeus, Limnephilus sparsus, Limnephilus vittatus, Micropterna lateralis, Molanna albicans, Ceraclea excisa*) supplement the known information on the fauna of the Republic of Mordovia, where 73 species from 14 families are currently recorded. The species *Molanna albicans* is indicated for the first time for the fauna of the Middle Volga region. Non-metric multidimensional scaling analysis revealed similarities and differences in the composition of trichopterofauna among the study sites. There was the maximum similarity among the sites with more diverse biotopes. There were indicated preferred habitats of some species.

Keywords: insects, biodiversity, protected areas, rare species, Republic of Mordovia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 7–19

ВОДНАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 574.583(285.2):579

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РАЗМЕРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПРОДУКЦИЯ ГЕТЕРОТРОФНОГО БАКТЕРИОПЛАНКТОНА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Е. В. Кузнецова[a], *, Д. Б. Косолапов[a], И. С. Микрякова[a], Н. Г. Косолапова[a], Т. С. Масленникова[a], М. Ю. Скопина[a]

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

**e-mail: kuzel@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.
После доработки 21.06.2022 г.
Принята к публикации 27.06.2022 г.

Проведены определения численности, биомассы, размерно-морфологической структуры, скорости роста и продукции бактериопланктона, интенсивности первичной продукции планктона и темновой ассимиляции CO_2, а также численности и биомассы гетеротрофных жгутиконосцев в крупном равнинном эвтрофном водоеме (Горьковское водохранилище, Средняя Волга). Численность, биомасса и продукция бактериопланктона были сравнительно высокими и достигали в среднем 7.6 млн кл./мл, 117.9 мг С/м^3 и 59.2 мг С/(м^3 · сут) соответственно. Гетеротрофные нанофлагелляты также имели высокий уровень количественного развития – в среднем 6.9 тыс. кл./мл, 47.9 мг С/м^3. На их биомассу приходилось в среднем 41.6 ± 18.4% биомассы бактериопланктона, т.е. кроме бактерий нанофлагелляты использовали другие источники пищи. Среди размерно-морфологических групп бактерий доминировали мелкие палочки и кокки (36.3 и 33.3% общей численности бактерий соответственно). Наиболее стабильным компонентом сообщества были мелкие палочки, которые в среднем занимали более половины (56.2%) общей биомассы. Возрастание скорости роста и продукции бактерий происходило на тех участках водохранилища, где доля среднеразмерных кокков и коккобацилл в общей численности бактерий была 18.2–29.3%. Наибольшую активность бактерий регистрировали в месте поступления теплых сбросных вод Волгореченской ГРЭС. На основании полученных данных водохранилище можно разделить на верхний речной и нижний озерный участки.

Ключевые слова: бактериопланктон, размерно-морфологические группы, скорость роста и продукция, гетеротрофные жгутиконосцы, эвтрофное равнинное водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965223010084, **EDN:** KSONMB

ВВЕДЕНИЕ

Гетеротрофные бактерии – многочисленный и разнообразный компонент трофических сетей водохранилищ, играющий важные роли в минерализации органических веществ, круговоротах элементов, процессах самоочищения и формирования продуктивности и качества воды и донных отложений, образовании и потреблении парниковых газов, и, тем самым, в регулировании регионального климата (Романенко, 1985; Kato et al., 1992; Михайленко, 1999; Копылов, Косолапов, 2008; Cavicchioli et al., 2019).

Горьковское водохранилище, входящее в Волжский каскад водохранилищ, было образовано в 1957 г. плотиной Нижегородской ГЭС. Расположено на Средней Волге, в пределах Ярославской, Костромской, Ивановской и Нижегородской областей. На его берегах находится много населенных пунктов, среди которых города Рыбинск, Ярославль, Кострома, Кинешма. Для них водохранилище служит источником воды и одновременно приемником промышленно-коммунальных сточных вод.

Изучение гетеротрофного бактериопланктона Горьковского водохранилища имеет многолетнюю историю (Романенко, 1985; Дзюбан и др., 2001; Копылов, Косолапов, 2008). Исследованы пространственное распределение и многолетняя временная динамика бактериопланктона, скорость его размножения и продукция. Показано, что главные потребители планктонных бактерий – гетеротрофные жгутиконосцы (нанофлагелляты). Они выедают значительную часть гетеротрофной бактериальной продукции в водохранилище, и, тем самым, осуществляют перенос углерода бактерий на верхние уровни трофических сетей.

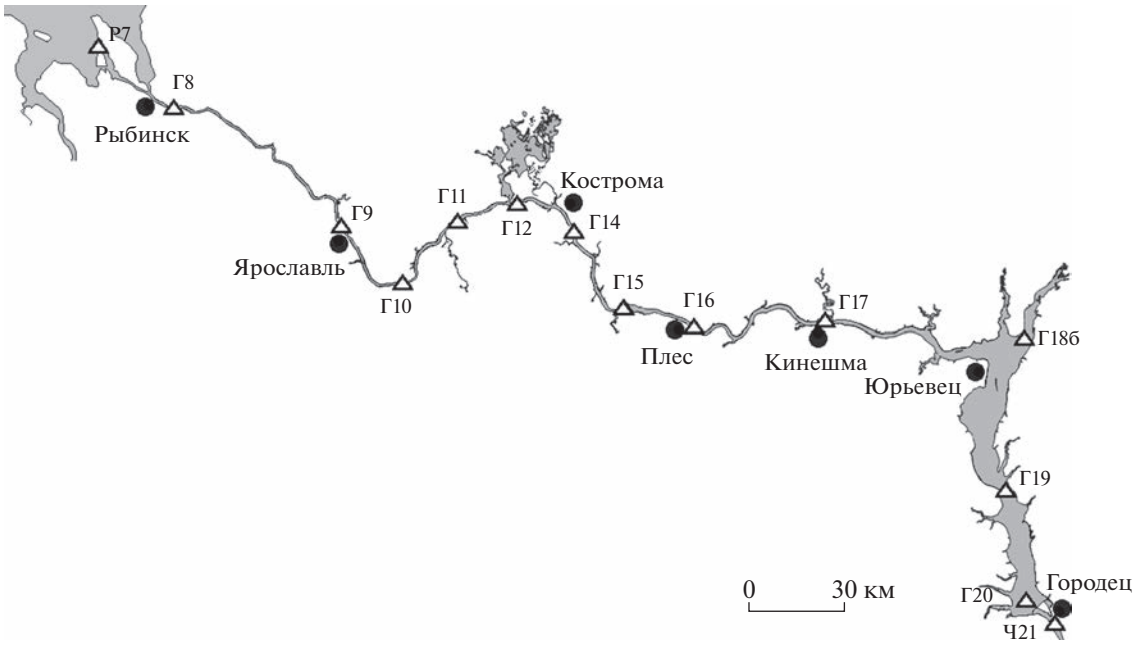

Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб (△) в Горьковском водохранилище.

В современный период в водохранилищах р. Волга происходят изменения структурно-функциональной организации сообществ гидробионтов, связанные, прежде всего, с повышением температуры воздуха и воды и другими последствиями регионального потепления климата (Корнева и др., 2016; Копылов и др., 2020б). Результаты многолетних исследований численности, биомассы и активности бактериопланктона Горьковского водохранилища свидетельствуют, что в XXI в. происходит увеличение количества, продукции и агрегированности бактериопланктона (Копылов и др., 2020а). Прогнозируется, что роль бактерий в функционировании экосистемы водохранилища будет и дальше возрастать. Поэтому для понимания изменений, происходящих в бактериопланктоне водохранилища в современный период, необходимы его регулярные исследования.

Цель работы – исследовать распределение, размерно-морфологическую структуру, скорость роста и продукцию бактериопланктона, а также его взаимоотношения с гетеротрофными жгутиконосцами в Горьковском водохранилище в конце лета.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Площадь Горьковского водохранилища – 1590 км^2, объем – 8.71 км^3, длина – 440 км, ширина – до 14 км, средняя глубина – 3.65 м, максимальная глубина – 22 м. Пробы воды отбирали на 12 станциях в Горьковском водохранилище (ст. Г8–Г20), а также в приплотинном плесе Рыбинского водохранилища (ст. Р7) и в нижнем бьефе плотины Нижегородской ГЭС в Чебоксарском водохранилище (ст. Ч21) в августе 2020 г. (рис. 1). Интегральные пробы воды получали смешиванием проб, отобранных плексигласовым батометром Рутнера через каждый метр водной толщи от поверхности до дна. Пробы помещали в стерильные пластиковые флаконы объемом 60 мл, фиксировали 37%-ным формалином, предварительно профильтрованным через 0.2 мкм мембранный фильтр, до конечной концентрации 2% и хранили до анализа в темноте при температуре 4°С.

В течение месяца в лаборатории определяли численность и размеры гетеротрофного бактериопланктона и его размерно-морфологических групп методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ и окрашенных суданом черным ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм (Porter, Feig, 1980). Препараты просматривали при увеличении ×1000 и освещении ультрафиолетовыми лучами под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (OLYMPUS OPTICAL Co., Япония), соединенного с цифровой камерой “ColorView III”. Изображение преобразовывали в цифровую форму с помощью программного обеспечения “Cell^F” и использовали для последующего подсчета и измерения бактериальных клеток различной морфологии. На каждом фильтре подсчитывали ≥400 бактериальных клеток в 10–20 случайно выбранных полях зрения и измеряли ≥100 клеток. На этих же фильтрах определяли количество делящихся бактерий и рассчитывали их долю в общей численности

бактерий (Hagstrom et al., 1979). В бактериопланктоне выделяли следующие размерно-морфологические группы: мелкие кокки и коккобациллы (диаметром <0.35 мкм), мелкие палочки и вибрионы (длиной <2 мкм), среднеразмерные кокки и коккобациллы (диаметром 0.35–0.5 мкм), крупные кокки (диаметром >0.5 мкм), крупные палочки и вибрионы (длиной ≥2 мкм), нити и бактерии, ассоциированные с детритными частицами. Сырую биомассу бактерий вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток и пересчитывали в углеродные единицы с использованием аллометрического уравнения, связывающего объем клетки с содержанием в ней углерода (Norland, 1993).

Численность и размеры гетеротрофных нанофлагеллят учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии на черных ядерных фильтрах с диаметром пор 0.5 мкм и использованием флуорохрома примулин (Caron, 1983). Фильтры просматривали под эпифлуоресцентным микроскопом РПО11 (АО "ЛОМО", Россия) при увеличении х1000 и освещении УФ лучами. Линейные размеры жгутиконосцев измеряли с помощью линейного окулярного микрометра. На каждом фильтре подсчитывали и измеряли ≥50 организмов. Выделяли два размерных класса гетеротрофных нанофлагеллят: мелких (2–5 мкм) и крупных (>5 мкм). Их объемы рассчитывали с использованием формул объемов шара, цилиндра или эллипсоида. Для перевода биомассы флагеллят в углеродные единицы применяли коэффициент, равный 183 фг С/мкм^3 (Caron et al., 1995).

Удельную скорость роста и продукцию гетеротрофного бактериопланктона определяли методом "разбавления" по изменению его численности в изолированных пробах воды, инкубируемых в течение 14–24 ч в условиях, близких к природным. Для устранения бактериотрофных организмов пробы воды из водохранилища разбавляли в 10 раз водой, профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор 0.2 мкм (Tremaine, Mills, 1987). С помощью этого метода оценивали также потребление бактериальной продукции гетеротрофными флагеллятами по разнице между удельными скоростями роста бактерий в разбавленной и неразбавленной пробах природной воды.

Интенсивности первичной продукции фитопланктона и темновой ассимиляции CO_2 измеряли с помощью ^{14}C-метода (Романенко, Кузнецов, 1974). Первичную продукцию планктона (P_{PHY}) определяли в интегральных пробах воды от поверхности до глубины тройной прозрачности по диску Секки, темновую ассимиляцию CO_2 – в интегральных пробах воды, отобранных через каждый метр водной толщи от поверхности до дна. Изолированные пробы воды инкубировали в аквариуме с проточной водой на палубе судна в течение 4–6 ч. Суммарную концентрацию растворимых форм карбонатов анализировали титрованием.

Первичную продукцию планктона на единицу площади поверхности водоема (ΣP_{PHY}, мг С/(м^2 · сут)) вычисляли по формуле:

$$\Sigma P_{PHY} = P_{PHY} \times 0.7L,$$

где P_{PHY} – скорость фотосинтеза в фотическом слое (тройной прозрачности), мг С/(м^3 · сут); 0.7 – коэффициент, характеризующий влияние ослабления света с глубиной на скорость фотосинтеза; L – глубина фотического слоя, м (Романенко, Кузнецов, 1974; Романенко, 1985; Кузнецов, Дубинина, 1989).

Концентрацию растворенного кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли с использованием портативного зонда YSI Model 55 (YSI, Inc., США). Цветность воды определяли методом сравнения с искусственными стандартами и выражали в градусах по хромокобальтовой шкале цветности.

Вариабельность параметров оценивали с помощью коэффициента вариации (C_v, %). Связь между показателями бактериопланктона, его размерно-морфологических групп и абиотическими и биотическими характеристиками окружающей среды оценивали с помощью непараметрического рангового коэффициента корреляции Спирмена (при $p < 0.05$) в программе Statistica. Статистическую оценку вклада различных параметров (температуры воды, электропроводности, концентрации кислорода в воде, мутности воды, цветности, прозрачности и биомассы гетеротрофных нанофлагеллят) в формирование размерно-морфологической структуры сообществ проводили с помощью канонического анализа соответствий с использованием R-статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Глубина водной толщи на станциях отбора проб в Горьковском водохранилище в конце августа 2020 г. была 3–18 м. Температура воды изменялась в пределах 17.8–21.9°С (C_v 4.3%), прозрачность – 110–150 см (9.8%), цветность – 60–80 град (8.1%), электропроводность – 182–364 мкСм/см (21.8%). В период проведения наших исследований гидрологические характеристики мало различались в поверхностном и придонном горизонтах воды. Прослеживались тенденции увеличения прозрачности и уменьшения цветности воды от верховьев к низовьям водохранилища. Концентрация растворенного кислорода колебалась от 5.3 до 11.4 мг/л (C_v 13.1%), что соответствовало 57.3–119.7% насыщения. Минимальное содержание кислорода зарегистрировано в придонном слое воды на участке ниже г. Кинешма (ст. Г17).

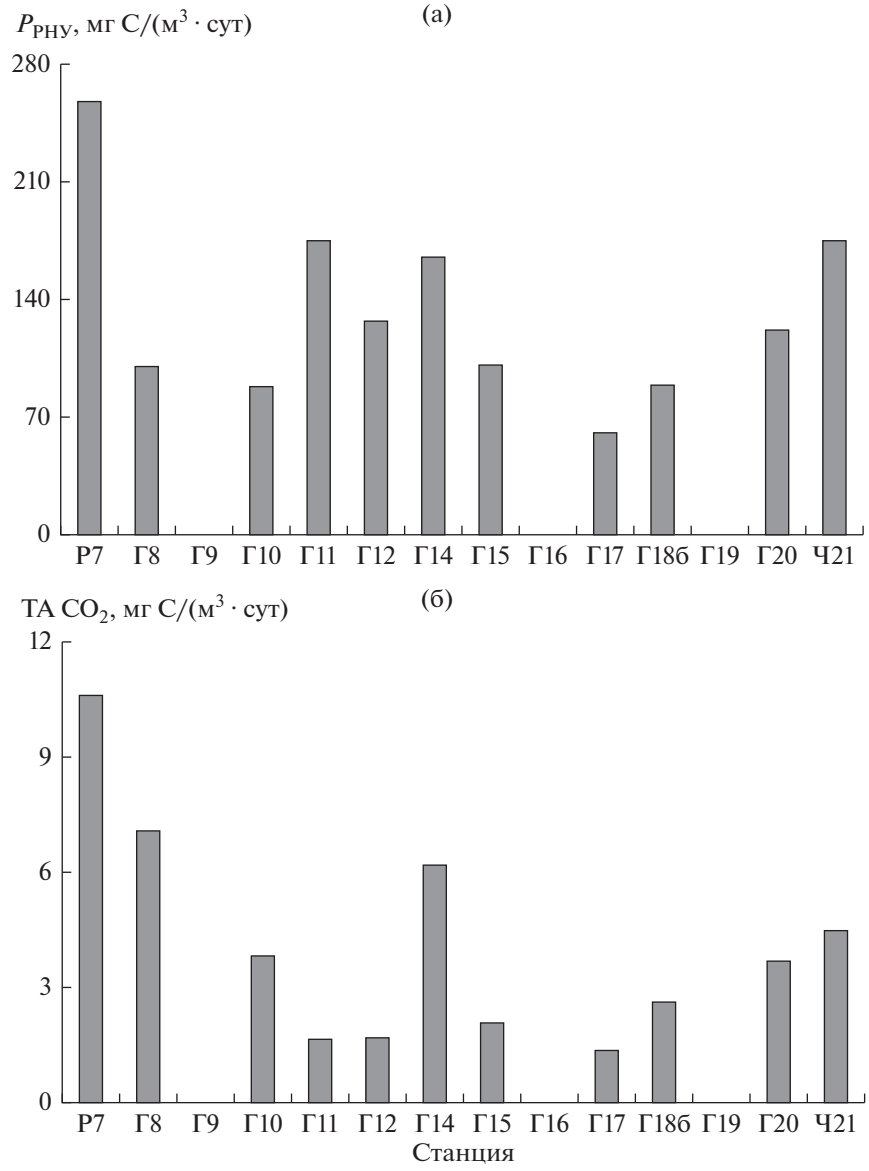

Рис. 2. Первичная продукция фитопланктона (а) и темновая ассимиляция CO_2 (б).

Интенсивность первичной продукции фитопланктона в водохранилище варьировала от 61 до 175 мг С/(м^3 · сут) (в среднем 114 мг С/(м^3 · сут), C_v 32.4%) (рис. 2а). Первичная продукция фитопланктона в Горьковском водохранилище была ниже, чем в приплотинном плесе Рыбинского водохранилища (ст. Р7, 257 мг С/(м^3 · сут)). В Горьковском водохранилище примерно одинаковые пики первичной продукции фитопланктона наблюдали на станциях Г11 и Г14 – 175 и 165 мг С/(м^3 · сут соответственно), минимальную интенсивность фотосинтеза регистрировали на ст. Г17 (61 мг С/(м^3 · сут)).

Характер распределения величин темновой ассимиляция CO_2 (рис. 2б) в целом повторял таковой величин первичной продукции фитопланктона, за исключением отсутствия пика на участке ниже пос. Красный Профинтерн (ст. Г11). Интенсивность темновой ассимиляции CO_2 варьировала в пределах 1.34–7.08 мг С/(м^3 · сут). Максимальные величины этого процесса наблюдали на участках ниже г. Рыбинск (ст. Г8) и г. Кострома (ст. Г14), где численность бактериопланктона была наибольшей (рис. 3а). Однако значимой взаимосвязи между этими параметрами не выявлено.

Численность гетеротрофного бактериопланктона в Горьковском водохранилище достигала в среднем 7624 ± 1799 тыс. кл./мл, средний объем его клеток – 0.064 ± 0.022 мкм^3, биомасса – 117.9 ± 20.0 мг С/м^3. Коэффициенты вариации этих параметров оказались равными 23.6, 34.5 и

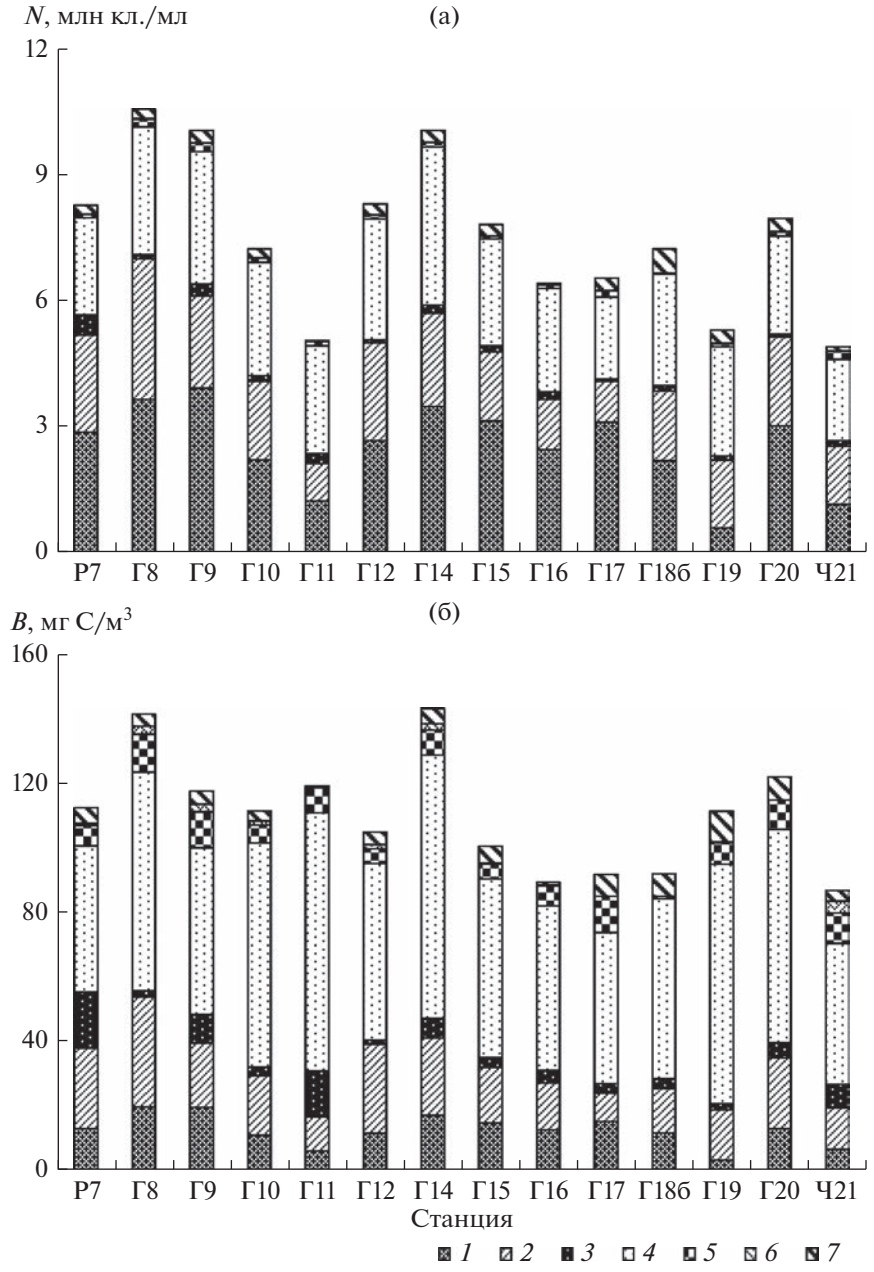

Рис. 3. Общая численность (а) и биомасса (б) гетеротрофного бактериопланктона и вклад в их формирование разных размерно-морфологических групп: *1* – мелкие кокки (диаметр 0.2–0.35 мкм), *2* – среднеразмерные кокки и коккобациллы (0.35–0.5 мкм), *3* – крупные кокки (>0.5 мкм), *4* – мелкие палочки (длина <2 мкм), *5* – крупные палочки и вибрионы (длина >2 мкм), *6* – нитевидные и *7* – ассоциированные с детритом бактерии.

17.0% соответственно (рис. 3а). Численность бактериопланктона положительно коррелировала с его биомассой ($r = 0.65$, $p < 0.05$) и отрицательно – со средним объемом его клеток ($r = -0.66$, $p < 0.05$).

Биомасса бактериопланктона изменялась в пределах 94.1–148.7 мг С/м^3. Она снижалась от верховьев водохранилища до г. Кострома (ст. Г14) и возрастала на участке от г. Волгореченск (ст. Г15) до приплотинного плеса (ст. Г20) (рис. 3б).

Удельная скорость роста бактериопланктона и его выедание простейшими на верхнем участке водохранилища (ст. Р7–Г14) (в среднем 0.033 ч$^{-1}$ и 125% суточной продукции бактериопланктона соответственно) в среднем были выше, чем на участке у г. Волгореченск (ст. Г15) (0.025 ч$^{-1}$ и 80% соответственно). На верхнем участке удельная скорость роста бактерий почти не изменялась при высоком потреблении их продукции. На ст. Г15 произошло ускорение роста бактерий при срав-

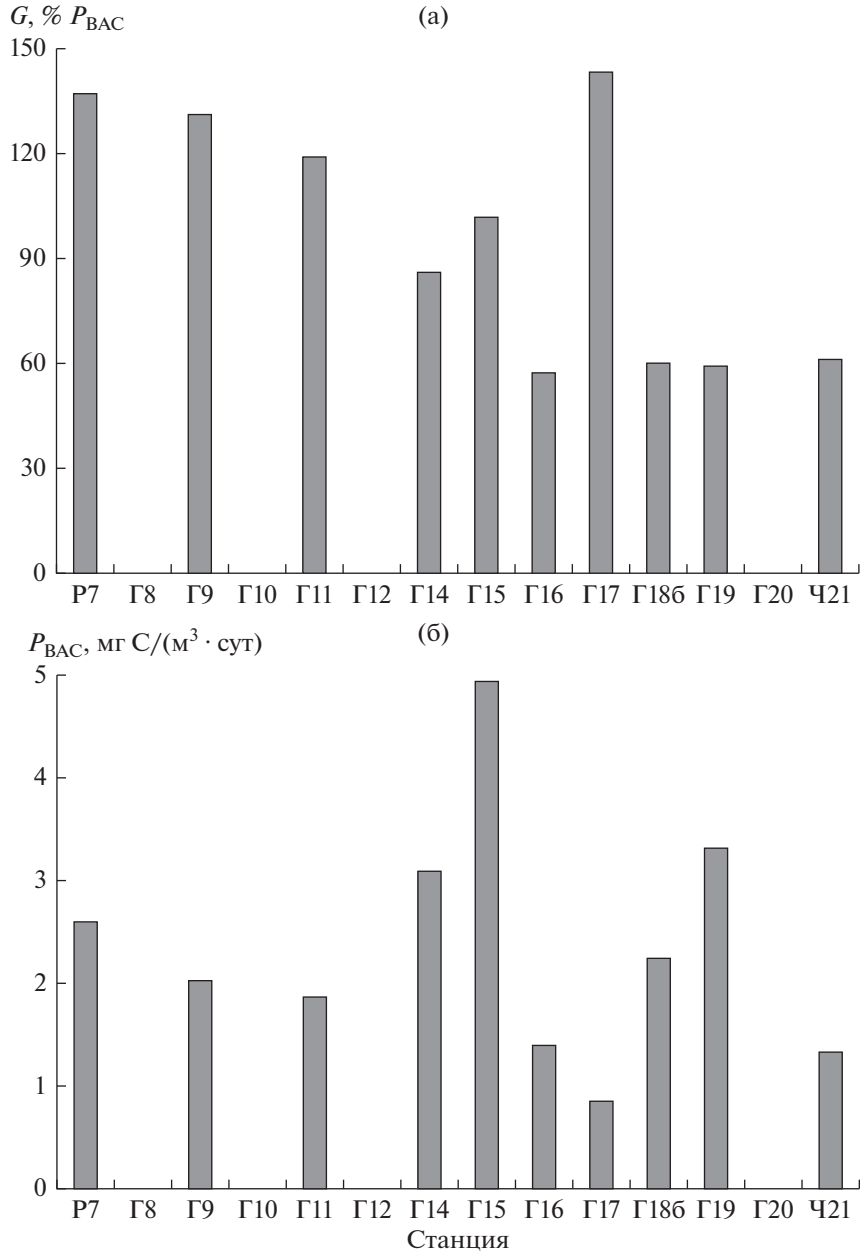

Рис. 4. Потребление простейшими продукции гетеротрофного бактериопланктона (а), продукция гетеротрофного бактериопланктона (б).

нительно небольшом их выедании простейшими, а ниже г. Кинешма (ст. Г17) при максимальном выедании бактерий (143%) удельная скорость их роста была сравнительно невысокой (0.017 ч$^{-1}$) (рис. 4а).

Максимальная продукция гетеротрофного бактериопланктона (118.6 мг С/(м^3 · сут)) зарегистрирована у г. Волгореченск (ст. Г15), минимальная (20.6 мг С/(м^3 · сут)) – ниже г. Кинешма (ст. Г17) (рис. 4б), т.е. на тех же участках, где отмечали максимальную и минимальную удельные скорости роста. Последние различались в 3.1 раза, тогда как максимальная и минимальная продукция бактерий – в 5.8 раза. Удельная скорость роста бактериопланктона в августе 2020 г. оказалась в 1.3–1.6 раза ниже, чем в 2005, 2010 и 2016 гг., но в 1.4–1.8 раза выше, чем в 1990-е гг. (Копылов и др., 2020а). Средняя для водохранилища гетеротрофная бактериальная продукция в 2020 г. была 59.2 мг С/(м^3 · сут) (C_v = 69.8%), что соизмеримо с таковой, наблюдавшейся в конце прошлого века и близко к нижним пределам колебаний этого показателя в XXI в. (Копылов, Косолапов, 2008; Копылов и др., 2020а).

Среди размерно-морфологических групп бактерий доминировали мелкие палочки, на которые приходилось в среднем 36.3 ± 7.2% общей численности и 56.2 ± 7.1% общей биомассы бактериопланктона (рис. 3б). Их доли в общей численности и биомассе варьировали в меньшем диапазоне (C_v = = 19.7 и 12.7% соответственно) по сравнению с долями других групп. В верховьях водохранилища на участке, расположенном ниже очистных сооружений г. Рыбинск (ст. Г8), численность среднеразмерных кокков и коккобацилл превышала таковую мелких палочек, но биомасса была ниже. На некоторых других участках водохранилища численность мелких кокков была сравнима и иногда превышала численность мелких палочек, но биомасса мелких кокков всегда была значительно ниже биомассы мелких палочек. Минимальная доля мелких палочек в общей биомассе (43.9%) отмечена на участке у пос. Толга (ст. Г9). На участках ниже г. Кинешма (ст. Г17) и возле пос. Красный Профинтерн (ст. Г11) доли среднеразмерных кокков и коккобацилл в общей биомассе были наименьшими (9.5 и 8.9% соответственно), а доли в общей численности – 14.9 и 17.5% соответственно. Наибольший вклад в формирование общей биомассы бактерий этой группы отмечен на участках ниже г. Рыбинск (ст. Г8) и у г. Пучеж (ст. Г19) – 31.7 и 30.5% соответственно. Высокая доля в сообществе медленно метаболизирующих среднеразмерных кокков и коккобацилл на этих участках не снижала удельную скорость роста и продукцию бактериопланктона.

Численность и биомасса крупных палочек колебались в пределах двух порядков и участки водохранилища с высокими и низкими значениями этих параметров чередовались друг с другом. Наибольшим развитием крупных палочек характеризовались участки ниже г. Рыбинск (ст. Г8), у пос. Толга (ст. Г9) и ниже г. Кинешма (ст. Г17). На этих же участках отмечали наибольшее выедание бактериопланктона, превышавшее его суточную продукцию (131–143%). Минимальные значения численности и биомассы крупных палочек зарегистрированы напротив устья р. Унжа (ст. Г18б) – 15.7 тыс. кл./мл и 0.84 мг С/м^3 соответственно, где отмечены максимальные численность агрегированных бактерий (581 тыс. кл./мл) и их доля в общем количестве бактериопланктона (8.0%). Наименьшие доли агрегированных бактерий выявлены у пос. Красный Профинтерн (ст. Г11) и ниже г. Плес (ст. Г16) – 0.62 и 0.49% общей численности соответственно. Прослежена тенденция увеличения количества агрегированных бактерий от верховьев к низовьям водохранилища. Нитевидные формы были минорным компонентом сообщества на всем протяжении водохранилища (≤0.2% общей численности и ≤2.0% общей биомассы бактериопланктона) и достигали наибольшего количественного развития на верхнем участке. В нижней части водохранилища нити встречались в небольших количествах.

Средний объем клеток бактериопланктона на большей части акватории водохранилища колебался в пределах 0.045–0.065 мкм^3. Исключением были участки в его верхней части у пос. Красный Профинтерн (ст. Г11) (0.117 мкм^3), где отмечена максимальная доля крупных кокков (11.8% общей биомассы), и в нижней части у г. Пучеж (ст. Г19) (0.097 мкм^3), где доля бактерий, прикрепленных к детриту, достигала 8.5% общей биомассы.

Численность и мелких палочек, и кокков, составлявших основу бактериопланктона (36.3 и 33.3% его общей численности соответственно), коррелировали с общим количеством бактерий: r = 0.55 и 0.86 соответственно. Между биомассой мелких палочек, достигавшей в среднем 56.2% общей биомассы, и общей биомассой выявлена положительная зависимость (r = 0.86). Биомасса среднеразмерных кокков и коккобацилл коррелировала с продукцией бактериопланктона (r = 0.70).

Численность делящихся бактериальных клеток в водохранилище варьировала в пределах 62.8–259.2 тыс. кл./мл (1.1–2.6% общей численности бактериопланктона) (рис. 5). Наибольшую долю делящихся клеток наблюдали на тех участках, где были высокие значения продукции бактериопланктона и темновой ассимиляции CO_2 (ст. Г8, Г14 и Г19). Минимальная доля делящихся бактерий зарегистрирована на ст. Г17 из-за замедления прироста биомассы бактериопланктона и ассимиляции им CO_2. Однако делящихся клеток было мало и на некоторых участках, где удельная скорость роста бактериопланктона была высокой (0.035 и 0.050 ч$^{-1}$) (ст. Г11 и Г15). По-видимому, это связано с тем, что в бактериопланктоне этих участков была большая доля крупных и среднеразмерных кокков, которые в условиях слабой конкуренции росли быстрее, но реже делились, увеличивая биомассу бактериопланктона.

Численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят (основных потребителей планктонных бактерий) (Fenchel, 1986; Wikner, Hagstrom, 1988) варьировали в Горьковском водохранилище в широких пределах – 1068–12816 кл./мл и 4.9–83.2 мг С/м^3 соответственно (рис. 6). Средние для водоема численность и биомасса гетеротрофных жгутиконосцев были 6877 кл./мл (C_v = 48.4%) и 47.9 мг С/м^3 (C_v = 44.4%) соответственно. Их численность достигала наибольших значений на верхнем участке водохранилища (ст. Г8 и Г11), биомасса – на участке около Волгореченской ГРЭС (ст. Г15). Максимальная биомасса, превышающая значения этого показателя в Горьковском водохранилище, зарегистрирована выше плотины Рыбинской ГЭС в Рыбинском водохранилище (ст. Р7), где она достигала 136 мг С/м^3. На

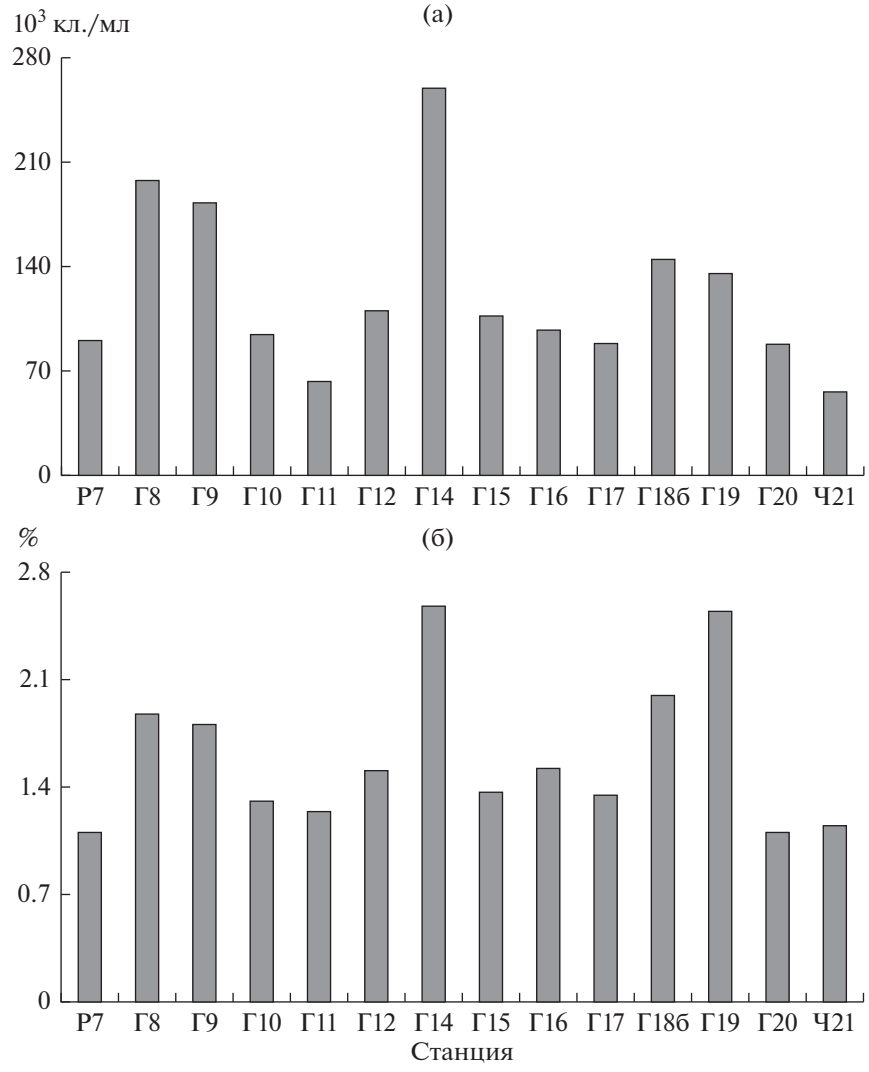

Рис. 5. Численность делящихся клеток (а) и их доля (%) (б) в общей численности бактериопланктона.

ст. Г8 количество мелких форм (2–5 мкм) превышало количество крупных (>5 мкм) в 2.3 раза, на ст. Г11 – в 8.5 раза. Средний объем клеток флагеллят на этих участках был также небольшим (38.9 и 35.0 мкм^3 соответственно). На ст. Г14 и Г15 крупных и мелких форм было примерно поровну, но на ст. Г15 общая численность гетеротрофных нанофлагеллят в 2 раза превышала таковую на ст. Г14. Средний объем клеток на этих участках достигал наибольших значений (61.3 и 65.6 мкм^3 соответственно). В среднем, на крупные формы приходилось 47.7 ± 14.5% общей биомассы гетеротрофных жгутиконосцев, и их биомасса положительно коррелировала с продукцией бактериопланктона ($r = 0.73$, $p < 0.05$).

Канонический анализ соответствий выявил, что учтенные в анализе факторы среды описывают ~36% вариабельности морфологической структуры бактериопланктона, на неучтенные или случайные факторы приходится 64% изменчивости сообщества (рис. 7). Станции отбора проб в Горьковском водохранилище не кластеризовались в одной области. Размерно-морфологические группы бактериопланктона плотно располагались на диаграмме. Мелкие кокки, среднеразмерные кокки и мелкие палочки были сосредоточены в одном месте, что затрудняет выявление факторов, определяющих их развитие, но позволяет предполагать, что эти группы регулируются одними и теми же факторами. В отдалении от основной группы находились крупные кокки, крупные палочки, нитевидные формы и агрегированные бактерии. Вероятно, обособление размерно-морфологических групп бактерий происходит не столько в пространстве, сколько во времени.

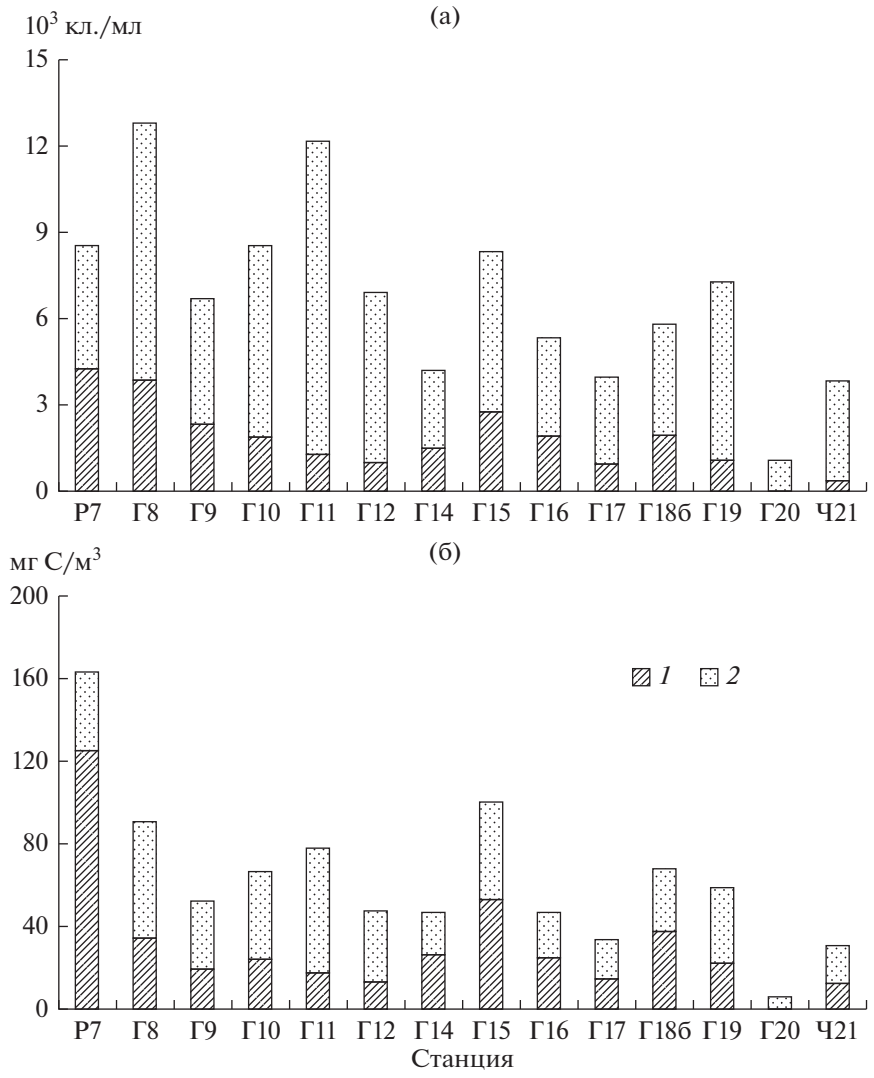

Рис. 6. Общая численность (а) и биомасса (б) гетеротрофных нанофлагеллят и вклад в их формирование крупных (*1*) и мелких (*2*) форм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В последние годы трофический статус Горьковского водохранилища на основании определения концентрации в воде хлорофилла *a* характеризуют как мезотрофный или эвтрофный, и связывают это с неустойчивыми гидрологическими условиями, сложной морфометрией водоема, а также с температурным режимом конкретного года (Минеева, Макарова, 2018; Минеева и др., 2020). Ранее это водохранилище постоянно характеризовали как эвтрофное (Минеева, 2004; Корнева, 2015).

В Горьковском водохранилище в августе 2020 г. численность и биомасса бактериопланктона, а также численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят, достигали высоких значений, характерных для эвтрофных вод (Thorpe, Jones, 2005; Копылов, Косолапов, 2007). Поскольку количество и активность бактериопланктона в результате современных климатических изменений увеличиваются (Копылов и др., 2020а), в экосистеме водохранилища возрастает роль гетеротрофных микроорганизмов (бактерий и простейших), роль фитопланктона, напротив, снижается. Соответственно, усиливается роль трофических сетей, в основании которых находятся бактерии, использующие, кроме автохтонных, аллохтонные органические вещества.

Скорость роста и продукция бактериопланктона характеризовались высокой изменчивостью. Соотношения максимальных и минимальных значений удельной скорости роста (3.1) и продукции бактерий (5.7) в августе 2020 г. были существенно выше, чем в августе 1991 г., – 1.6 и 1.9 соответственно (Копылов, Косолапов, 2008), но

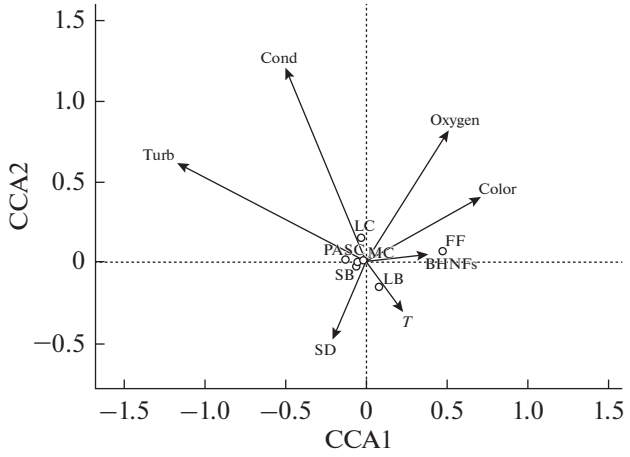

Рис. 7. Экологическая ординация размерно-морфологической структуры гетеротрофного бактериопланктона разных участков Горьковского водохранилища в пространстве факторов среды. Размерно-морфологические группы: SC – мелкие кокки, MC – среднеразмерные кокки и коккобациллы, LC – крупные кокки, SB – мелкие палочки, LB – крупные палочки, FF – нитевидные формы, PA – прикрепленные к детриту бактерии. Векторы указывают на переменные среды и их относительное влияние на размерно-морфологические группы бактериопланктона: Cond – электропроводность, Oxygen – концентрация кислорода в воде, Turb – мутность воды, *T* – температура воды, Color – цветность, SD – прозрачность, BHNFs – биомасса гетеротрофных нанофлагеллят.

сравнимы с таковыми в 2010 и 2016 гг., 3.8–5.0 и 2.3–5.0 соответственно (Копылов и др., 2020а).

Вдоль продольного профиля водохранилища обычно выделяют две основные зоны: речную и озерную, которые различаются по физическим, химическим и биологическим характеристикам, в частности по трофическому статусу (Lind, 2002). Если в верхней речной зоне бактерии контролируются в основном “снизу” запасами субстратов и биогенных элементов, то в нижней части речной зоны с увеличением количества протистов начинает преобладать контроль бактерий “сверху”. В озерной части возрастает роль многоклеточного зоопланктона, регулирующего развитие всех компонентов микробной “петли” (Straškrabova et al., 2005). На характер продольного распределения бактериопланктона водохранилищ р. Волга значительное влияние оказывают расположенные на их берегах города и населенные пункты, а также впадающие в них реки.

На основании определения количественных, структурных и функциональных показателей гетеротрофного бактериопланктона в Горьковском водохранилище можно выделить верхний (до г. Кострома), промежуточный (до г. Кинешма) и нижний (расширенная озеровидная часть) участки. Если на всем протяжении верхнего участка первичная продукция фитопланктона, гетеротрофная бактериальная продукция и темновая ассимиляция CO_2 снижаются от станции к станции, то на нижнем участке – последовательно возрастают. На промежуточном участке происходит увеличение активности фито- и бактериопланктона, обусловленное влиянием теплых сбросных вод Волгореченской ГРЭС (Костромская обл.).

Фитопланктон служит важным, но не единственным, поставщиком органических субстратов для гетеротрофного бактериопланктона водохранилища. Кроме него бактерии используют органические вещества, выделяемые в водную среду в процессе питания зоопланктона и вирусного лизиса, а также поступающие с водосбора. В Горьковском водохранилище продукция гетеротрофного бактериопланктона была в среднем (0.46 ± 0.34) в 2 раза меньше, чем первичная продукция фитопланктона. На разных участках водохранилища это отношение варьировало от 0.18 до 1.17. Однако при пересчете на весь столб воды бактериальная продукция под 1 м^2 поверхности превышала первичную продукцию в среднем в 2 раза. Однако на участке у г. Волгореченск (ст. Г15), где в результате поступления теплых вод ГРЭС регистрировали максимальную температуру (21.9°C), продукция бактерий достигала максимального значения (1660 мг С/(м^2 · сут)) и превышала продукцию фитопланктона в 6 раз. Продукция бактериопланктона в столбе воды была ниже продукции фитопланктона только на двух участках: у пос. Красный Профинтерн в Горьковском водохранилище (ст. Г11) и в нижнем бьефе плотины ГЭС в Чебоксарском водохранилище (ст. Ч21).

Используя данные о продукции гетеротрофного бактериопланктона, а также значение эффективности его роста, полученное в августе в пелагиали Рыбинского водохранилища (в среднем 30.1%) (Косолапов и др., 2014), нами рассчитаны интенсивность дыхания бактериопланктона и его потребности в углероде. При пересчете на всю толщу воды оказалось, что продукция фитопланктона в среднем обеспечивала только треть (33%) потребностей бактериопланктона в углероде. По-видимому, остальная часть конструктивного и энергетического метаболизма бактерий поддерживается поступлением аллохтонных органических веществ, что подчеркивает важную роль бактерий, наряду с фитопланктоном находящихся в основании трофических сетей, в функционировании экосистемы водохранилища.

Большинство бактерий конкурируют за легкоокисляемые органические вещества. Эту конкуренцию выигрывают бактерии с высоким отношением площади поверхности к объему клеток – крупные палочки, которые в большинстве водоемов не достигают высокой численности. В Горьковском во-

дохранилище в период проведения наших исследований численность бактерий этой размерной фракции не превышала 3% общего количества бактериопланктона. Крупные бактерии обладают быстрым метаболизмом, вносят существенный вклад в общую продукцию гетеротрофного бактериопланктона, однако, в первую очередь выедаются фаготрофными протистами и лизируются фагами (Gasol et al., 1995; Pernthaler, 2005).

Доминирующими размерно-морфологическими группами бактериопланктона Горьковского водохранилища были мелкие палочки и кокки, а также среднеразмерные кокки и коккобациллы. Наибольшей численности и биомассы достигали мелкие палочки. Возможно, это особенность Горьковского водохранилища в позднелетний период, поскольку в других водоемах, в том числе расположенных в других географических зонах, по численности и биомассе бактериопланктона доминировали среднеразмерные кокки и коккобациллы (Кузнецова и др., 2021, 2022).

Трофические сети в водохранилищах сложные и разветвленные, а взаимоотношения между их компонентами разнообразные и динамичные. Это – одна из причин, что в нашем исследовании не выявлены корреляционные зависимости количества или биомассы бактериопланктона и его размерно-морфологических групп с их главными потребителями – гетеротрофными нанофлагеллятами. Такие взаимосвязи не всегда удается найти в водоемах, в частности, потому, что эти простейшие и вирусы совместно элиминируют наиболее активных бактерий из разных групп (Gasol, Vaqué, 1993; Wieltschnig et al., 2001; Segovia et al., 2016), и, как мы полагаем, в первую очередь, крупных и мелких палочек и мелких кокков. Кроме того, и бактерии, и нанофлагелляты используют в пищу инфузории и многоклеточный зоопланктон. В Горьковском водохранилище биомасса гетеротрофных нанофлагеллят достигала 4.9–77.7% (в среднем 41.6 ± 18.4%) биомассы их главных пищевых объектов – бактерий, т.е. на большей части водохранилища нанофлагелляты были лимитированы “снизу” запасами пищи и, по-видимому, использовали другие пищевые источники, например, пикофитопланктон, достигающий в конце лета в Горьковском водохранилище высокого уровня количественного развития (Копылов, Косолапов, 2008).

Выявлено стимулирующее действие гетеротрофных нанофлагеллят на численность и биомассу среднеразмерных кокков и коккобацилл ($r = 0.55$ и 0.52 соответственно; $p \le 0.05$). Эти бактерии имеют меньшее отношение площади поверхности к объему клеток, и поэтому менее активны и медленнее растут. Они менее привлекательны для нанофлагеллят, чем крупные и мелкие палочки. Однако, при элиминации конкурентов из других размерно-морфологических групп среднеразмерные бактерии начинают делиться, а затем инфицироваться вирусами и выедаться фаготрофными протистами. В результате в сообществе опять увеличиваются доли крупных и мелких палочек и мелких кокков. Поэтому среднеразмерные кокки и коккобациллы активно делятся и выделяют продукты своего метаболизма только в течение короткого периода времени. Они поддерживают постоянными свои форму и объем, возможно, генетически, но по большей части ввиду кратковременности благоприятных активному росту условий. Среднеразмерные кокки и коккобациллы необходимы для существования всего бактериального сообщества. Возможно, это причина того, что на участках Горьковского водохранилища, где среднеразмерные бактерии были слабо представлены, скорость роста и продукция бактериопланктона уменьшались.

Результаты проведенных корреляционного и канонического анализов не позволили выявить экологические факторы, определяющие развитие бактерий на всем протяжении Горьковского водохранилища. По-видимому, в разных районах водохранилища определяющими могут быть разные факторы. Кроме того, эти факторы могут оказывать элиминирующее или стимулирующее влияние на разные размерно-морфологические группы бактериопланктона, структурируя его не столько в пространстве, сколько во времени.

Выводы. В Горьковском водохранилище в конце лета зарегистрированы сравнительно высокие средние величины численности, биомассы и продукции гетеротрофного бактериопланктона, характерные для слабоэвтрофного водоема. Отмечена высокая изменчивость этих параметров. Доминирующей и наиболее стабильной размерно-морфологической группой бактериопланктона были мелкие палочки. В водохранилище выделены верхний и нижний участки. На верхнем участке происходило последовательное уменьшение первичной продукции планктона и интенсивности темновой ассимиляции CO_2 от станции к станции. На нижнем участке, наоборот, интенсивность этих процессов постепенно возрастала. Также выделен район у г. Волгореченск, где в результате поступления теплых вод ГРЭС наблюдали увеличение активности бактерий и отмечали максимальные величины различных параметров бактериопланктона. Продукция фитопланктона в водохранилище обеспечивала в среднем лишь 33% потребностей гетеротрофного бактериопланктона в углероде. По-видимому, остальная часть конструктивного и энергетического метаболизма бактерий поддерживается поступлением аллохтонных органических веществ, что подчеркивает важную роль в функционировании экосистемы водохранилища трофических сетей, основанных на деятельности гетеротрофных бакте-

рий. Гетеротрофные нанофлагелляты выедали активных бактерий, относящихся к различным размерно-морфологическим группам, стимулируя наименее конкурентноспособных за ресурсы среднеразмерных кокков и коккобацилл.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.И. Цветкову (Институт биологии внутренних вод РАН) за гидролого-гидрохимические данные, полученные в ходе экспедиции по водохранилищам р. Волга в 2020 г.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100102-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. 2001. Микробиологические процессы в Горьковском водохранилище // Вод. ресурсы. 28. № 1. Р. 47.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сб. матер. междунар. конф. Санкт-Петербург: Изд-во “Лема”. С. 176.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2008. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. Москва: Изд-во Соврем. гуманитар. ун-та.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Микрякова И.С. 2020а. Многолетняя динамика гетеротрофного бактериопланктона в крупном эвтрофном водохранилище // Биология внутр. вод. № 5. С. 469. https://doi.org/10.31857/S0320965220050046

Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Заботкина Е.А. 2020б. Планктонное сообщество крупного эвтрофного водохранилища в период аномально высокой температуры воды // Биология внутр. вод. № 4. С. 315. https://doi.org/10.31857/S0320965220040099

Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.

Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С. 2016. Разнообразие и динамика планктонных альгоценозов водохранилищ Верхней и Средней Волги (Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) в условиях эвтрофирования и изменения климата // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. им. И.Д. Папанина РАН. № 76(79). С. 35.

Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Румянцева Е.В. 2014. Активность и эффективность роста гетеротрофных бактерий Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 355. https://doi.org/10.1134/S1062359014040050

Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. 1989. Методы изучения водных микроорганизмов. Москва: Наука.

Кузнецова Е.В., Суханова Е.В., Косолапов Д.Б. 2021. Таксономическое разнообразие и размерно-морфологическая структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Микробиология. Т. 90. № 3. С. 315.

Кузнецова Е.В., Косолапов Д.Б., Крылов А.И. 2022. Изменения размерно-морфологической структуры бактериопланктона в градиенте трофии пресных водоемов архипелага Шпицберген // Сиб. экол. журн. № 2. С. 176.

Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.

Минеева Н.М., Макарова О.С. 2018. Содержание хлорофилла как показатель современного (2015–2016 гг.) трофического состояния водохранилищ Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 107. https://doi.org/10.1134/S0320965218030129

Минеева Н.М., Семадени И.В., Макарова О.С. 2020. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ Волги (2017–2018 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 205. https://doi.org/10.31857/S0320965220020102

Михайленко Л.Е. 1999. Бактериопланктон днепровских водохранилищ. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины.

Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Ленинград: Наука.

Романенко В.И., Кузнецов С.И. 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Ленинград: Наука.

Caron D.A. 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. V. 46. № 2. P. 491.

Caron D.A., Dam H.G., Kremer P. et al. 1995. The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda // Deep-Sea Res. V. 42. P. 943.

Cavicchioli R., Ripple W.J., Timmis K.N. et al. 2019. Scientists’ warning to humanity: microorganisms and climate change // Nat. Rev. Microbiol. V. 17. № 9. P. 569.

Fenchel T. 1986. The ecology of heterotrophic microflagellates // Adv. Microb. Ecol. V. 9. P. 57.

Gasol J.M., Vaqué D. 1993. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: A general phenomenon across aquatic systems? // Limnol., Oceanogr. V. 38. № 3. P. 657.

Gasol J.M., del Giorgio P.A., Massana R., Duarte C.M. 1995. Active versus inactive bacteria: size-dependence in a coastal marine plankton community // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 128. P. 91.

Hagstrom A., Larsson U., Horstedt P., Normark S. 1979. Frequensy of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments // Appl. Environ. Microbiol. V. 37. P. 805.

Kato K., Oh S.-W., Yamamoto H. et al. 1992. Enclosure experiment on the control mechanism of planktonic bacterial standing stock // Ecol. Res. V. 7. P. 267.

Lind O.T. 2002. Microbial production and reservoir zone trophic states // Lake Reservoir Manage. V. 18. P. 129.

Norland S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton: Lewis Publ. P. 303.

Pernthaler J. 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications // Nat. Rev. Microbiol. V. 3. P. 537.

Porter K.G., Feig Y.S. 1980. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol., Oceanogr. V. 25. № 5. P. 943. https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943

Segovia B.T., Domingues C.D., Meira B.R. et al. 2016. Coupling Between Heterotrophic Nanoflagellates and Bacteria in Fresh Waters: Does Latitude Make a Difference? // Front. Microbiol. V. 7. Art. 114. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00114

Straškrabova V., Šimek K., Vrba J. 2005. Long-term development of reservoir ecosystems – changes in pelagic food webs and their microbial component // Limnetica. V. 24. № 1–2. P. 9.

Thorpe A.P., Jones J.R. 2005. Bacterial abundance in Missouri (USA) reservoirs in relation to trophic state and global patterns // Verh. Int. Ver. Limnol. V. 29. P. 239.

Tremaine A., Mills A. 1987. Inadequacy of eukaryote inhibitor cycloheximide in studies of protozoan grazing on bacteria at the freshwater – sediment interface // Appl. Environ. Microbiol. V. 53. P. 1969.

Wieltschnig C., Kirschner A.K.T., Steitz A., Velimirov B. 2001. Weak coupling between hetero-trophic nanoflagellates and bacteria in a eutrophic freshwater environment // Microbiol. Ecol. V. 42. P. 159.

Wikner J., Hagstrom A. 1988. Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine environment // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1988. V. 50. P. 137.

Distribution, Size-Morphological Structure and Production of Heterotrophic Bacterioplankton in Gorky Reservoir

E. V. Kuznetsova[1], *, D. B. Kosolapov[1], I. S. Mikryakova[1], N. G. Kosolapova[1], T. S. Maslennikova[1], and M. Yu. Skopina[1]

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

**e-mail: kuzel@ibiw.ru*

The abundance, biomass, size-morphological structure, growth rate and production of bacterioplankton, the intensity of primary phytoplankton production and dark fixation of CO_2, as well as the abundance and biomass of heterotrophic nanoflagellates were determined in a large plain eutrophic reservoir (Gorky Reservoir, Middle Volga). The abundance, biomass, and production of bacterioplankton were relatively high and averaged 7.6×10^6 cells/mL, 117.9 mg C/m^3, and 59.2 mg C/(m^3 × day), respectively. Heterotrophic nanoflagellates reached a high level of quantitative development – 6.9×10^3 cells/mL, 47.9 mg C/m^3. Their biomass averaged 41.6 ± 18.4% of the bacterioplankton biomass, which indicates that, in addition to bacteria, nanoflagellates used other food sources. Small rods and cocci dominated among the size-morphological bacterioplankton groups and accounted for 36.3 and 33.3% of its total abundance, respectively. Small rods averaged more than a half (56.2%) of the total biomass and were the most stable component of the community. The growth rate and production of bacterioplankton increased in those parts of the reservoir where the medium-sized cocci and coccobacilli accounted for from 18.2 to 29.3% of the total abundance. The highest bacterial activity was recorded in the area affected by the warm waste waters of the Volgorechensk State District Power Plant. Based on the data obtained, the reservoir divided on the upper river section and the lower lake section.

Keywords: bacterioplankton, size-morphological groups, growth rate and production, heterotrophic flagellates, eutrophic plain reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 20–27

ВОДНАЯ МИКОЛОГИЯ

УДК 582.28:58(470.316)

МИКОБИОТА ОТМЕРШИХ ФРАГМЕНТОВ ТРОСТНИКА, ПОГРУЖЕННЫХ В ВОДУ, (ЯРОСЛАВСКАЯ обл., РОССИЯ)

© 2023 г. Л. В. Воронин[a], Н. И. Копытина[b, *]

[a]*Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского, Ярославль, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 07.12.2021 г.
После доработки 09.05.2022 г.
Принята к публикации 03.06.2022 г.

Микобиоту отмерших, погруженных в воду частей тростника *Phragmites australis* (листьев, стеблей, листовых влагалищ), исследовали в озерах Плещеево, Мостецкое, озеро в Заволжском р-не г. Ярославль и р. Которосль (Ярославская обл.). Царство Fungi представлено 53 видами из 33 родов, 25 семейств, 12 порядков, семи классов из отделов: Mucoromycota (4) и Ascomycota (48). В царстве Chromista (грибоподобные организмы) выявлено 8 видов, из трех родов, двух семейств, двух порядков, одного класса, отдела Oomycota. Впервые на тростнике обнаружено 23 вида микромицетов. Преобладали представители порядков Pleosporales (16 видов), Helotiales (11), Saprolegniales (7), Hypocreales (5). Число видов грибов на фрагментах растений в разных водных объектах изменялось от 16 до 39. Статистически значимые различия видовой структуры микокомплексов на отмершем тростнике выявлены между озером в Заволжском районе г. Ярославль и р. Которосль ($R = 0.646$, уровень значимости 0.1%).

Ключевые слова: водные грибы, *Phragmites australis*, Pleosporales, Helotiales, Saprolegniales, структура комплексов грибов

DOI: 10.31857/S0320965223010199, **EDN:** KTQNJP

ВВЕДЕНИЕ

Тростник обыкновенный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud – один из наиболее распространенных на планете гелофитов (воздушно-водных растений), почти космополит, обычен на болотах, берегах озер и рек, способствует зарастанию водоемов (Голуб и др., 2015), образует заросли на морских берегах и песчаных дюнах. Молекулярные методы, примененные для исследования микобиоты *P. australis*, выявили большое разнообразие грибов (Wirsel et al., 2001, 2002; Neubert et al., 2006). Исследованы сукцессии комплексов грибов на живых и отмерших стоящих растениях, преимущественно в воздушной среде (Van Ryckegem, Verbeken, 2005а, 2005б, 2005в; Woudenberg et al., 2017; DeVries et al., 2020). Некоторые грибы способны развиваться в воздушной и в водной среде (Taligoola et al., 1972; Angelini et al., 2012; Abdel-Aziz, 2016). Работ, в которых отражен состав грибов на отмерших частях растения, погруженных в воду, немного (Luo et al., 2004; Al-Saadoon, Al-Dossary, 2014; Abdel-Aziz, 2016; Черняковская, Воронин, 2017). Список видов грибов и грибоподобных организмов, известных на тростнике в пресных и солоноватых водных объектах представлен для Fungi 562 видами, Chromista – 37 (Voronin et al., 2021). В пресноводных экосистемах небольшую часть продукции тростника потребляют травоядные животные, большая часть разлагающейся биомассы растений вовлечена в детритную пищевую цепь (Sangiorgio et al., 2007).

Цель работы – выявить видовое разнообразие грибов и сравнить структуру микокомплексов на погруженных в воду отмерших фрагментах тростника в различных водных объектах Ярославской обл.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Микобиоту на отмерших погруженных в воду частях тростника (листьях, стеблях, листовых влагалищах) исследовали в сентябре 2019–августе 2020 гг. в четырех водных объектах Ярославской обл., по одной точке отбора проб. Озеро Плещеево (56°45′ с.ш., 38°47′ в.д.), чистые заросли тростника шириной ~20 м. Озеро Мостецкое находится в Ярославском р-не, на границе с Заволжским районом г. Ярославль (57°38′ с.ш., 39°58′ в.д.), заросли тростника шириной 15 м. Озеро в Заволж-

ском районе г. Ярославль (57°38′ с.ш., 39°57′ в.д.), с большой степенью зарастания (тростник + + хвощ приречный (*Equisetum fluviatile* L.) + водокрас лягушачий (*Hydrocharis morsus-ranae L.*). Река Которосль в центре г. Ярославль (57°61′ с.ш., 39°88′ в.д.), небольшие заросли 20 × 5 м тростника с рогозом широколистным (*Typha latifolia* L.). В озере Заволжского района г. Ярославль отбирали в основном листья. Всего обработано 45 проб.

Материал собирали в новые полиэтиленовые пакеты, промывали в проточной воде и культивировали в чашках Петри в воде, взятой из исследуемого водоема и на питательной среде Чапека. Грибы идентифицировали по "морфолого-культуральным признакам", используя работы (Ellis, 1971, 1976; Милько, 1979; Sutton, 1980 и др.). Валидные названия и систематическая принадлежность видов соответствуют электронной международной базе данных Index Fungorum (http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp).

Полученные данные обрабатывали с применением пакета статистических программ PRIMER® 5.2.8 (Clarke et al., 2014). Систематическая характеристика комплексов грибов дана с использованием двух таксономических индексов, учитывающих расположение видов по возрастающим рангам от вида к царству и иллюстрирующих общность или различие высших таксономических рангов (функция TAXDTEST). Индекс средней таксономической отличительности (или таксономического своеобразия) Δ^+ (Average Taxonomic Distinctness index, AvTD) показывает пропорции в соотношении числа таксонов на предыдущем и последующем высоком уровне по длине условного таксономического дерева. Индекс вариабельности Λ^+ (Variation in Taxonomic Distinctness index, VarTD) отражает горизонтальную выравненность видового состава – количество низших таксонов в ветвях высших иерархических уровней (Clarke et al., 2014). По коэффициенту Брэя–Кертиса вычислено сходство комплексов грибов по видовому составу (Similarity). Проведена оценка статистической достоверности различий видовой структуры между микокомплексами на тростнике в местах обитания и по сезонам года (R-статистика, ANOSIM).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период исследования на фрагментах отмершего тростника, погруженного в воду, из царства Fungi идентифицировано 52 вида из тридцати трех родов, двадцати пяти семейств, двенадцати отрядов, семи классов из двух отделов: Mucoromycota (четыре вида) и Ascomycota (48); из царства Chromista – восемь видов, из трех родов, двух семейств, двух отрядов, одного класса, одного отдела (Oomycota) и стерильный мицелий (табл. 1). Преобладали представители порядков Pleosporales (16 видов), Helotiales (11), Saprolegniales (семь) и Hypocreales (пять) (65.0% общего списка). В исследованных местах обитаниях обнаружено лишь несколько истинно водных организмов (*Lemonniera filiformis,* представители рода *Saprolegnia*), такая закономерность прослеживается в мезо-эвтрофных водных объектах (Воронин, 2010). Вторая группа – сапротрофные микромицеты, которые развиваются в наземных условиях, но адаптированы к водной среде (*Dactylaria, Fusarium, Phoma* и др.). В результате исследований на тростнике впервые обнаружено 23 вида грибов, в оз. Плещеево – 6, оз. Мостецкое – 6, в озере Заволжского района – 16, р. Которосль – 7; на листьях – 18, стеблях – 10, в листовых влагалищах – один (табл. 1).

Водные объекты. Количество видов на тростнике изменялось от 16 (р. Которосль) до 39 (озеро в Заволжском р-не г. Ярославль), на всех полигонах присутствовали *Alternaria alternata, Phoma herbarum, Saprolegnia ferax***.** Сходство видового состава грибов на тростнике в водных объектах изменялось от 21.1 (озеро в Заволжском р-не г. Ярославль и р. Которосль, пять общих видов и стерильный мицелий) до 53.3% (оз. Мостецкое и озеро в Заволжском р-не г. Ярославль, 14 общих видов и стерильный мицелий). Между озером в Заволжском районе г. Ярославль и р. Которосль рассчитано статистически значимое различие видового состава (R = 0.646, уровень значимости 0.1%).

Анализ структуры комплексов грибов проведен с помощью графиков индексов таксономического разнообразия на основе списка видов из указанных водных объектов (рис. 1а, 1б). Символы, соответствующие значениям индекса Δ^+ для микокомплексов р. Которосль, оз. Мостецкое и озера в Заволжском р-не расположены на или рядом с пунктирной линией, которая проходит по центру 95%-ной вероятностной воронки. Следовательно, структура микокомплексов на тростнике в этих озерах в большей степени соответствует вертикальному распределению таксонов по одинаковым высоким систематическим рангам. В составе комплексов грибов отмечены ведущие порядки: Pleosporales – 6, 8 и 11 видов, Helotiales – 2, 3 и 8, Saprolegniales – 2, 3 и 5 соответственно, суммарно составляя от 38.2 до 73.7% списка грибов. Символ значения индекса микокомплекса оз. Плещеево находится выше среднего ожидаемого уровня, что указывает на присутствие грибов из других систематических ветвей. В оз. Плещеево выделен *Rhizopus stolonifer* (порядок Mucorales, отдел Mucoromycota), а также *Acremonium charticola* (сем. Incertae sedis, порядок Hypocreales), остальные представители этого порядка относятся к семействам Nectriaceae, Hypocreaceae и обнаружены во всех водоемах. Значения индек-

Таблица 1. Видовой состав микромицетов, выделенный на части растения в исследуемых водных объектах Ярославской обл.

Вид и его характеристика	Водный объект				Местонахождения вида (номер литературного источника)
	П	М	З	К	
Fungi, Ascomycota					
Acremonium charticola (Lindau) W. Gams	л	–	–	–	Ярославская обл. (4)
Alternaria alternata (Fr.) Keissl. *, +, ‰	с, л	с, л	л	л	Великобритания (8, 17), Ирак (6, 13), Китай (15), Нидерланды (18, 19), Польша (12), Эстония (1)
Al. tenuissima (Kunze) Wiltshire *, +, ‰	л	–	л	–	Ирак (13), Польша (12)
Amorphotheca resinae Parbery	в, с	–	–	–	Эстония (1), Ярославская обл. (4)
Aspergillus flavus Link *, +	–	л	–	–	Ирак (13), Ярославская обл. (4)
As. versicolor (Vuill.) Tirab.	–	–	л	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
Aureobasidium melanogenum (Herm.-Nijh.) Zalar, Gostinčar & Gunde-Cim. *,+	–	–	л	–	Германия (14), Ирак (6, 13), Ярославская обл. (4)
A. pullulans (de Bary & Löwenthal) G. Arnaud *, +	–	–	л	–	Ирак (6, 13), Германия (14), Ярославская обл. (4)
A. pullulans* var. *pullulans (de Bary & Löwenthal) G. Arnaud	с	–	–	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
Boeremia exigua Aveskamp, Gruyter & Verkley ‰	–	–	–	с	Египет (5)
Cladosporium herbarum Link *, +	в, с	с, л	л	–	Германия (22), Польша (11, 12), Ярославская область (4)
C. cladosporioides (Fresen.) G.A. de Vries *, +	–	–	л	–	Германия (22, 23), Европейская часть России (3), Ирак (13), Италия (7), Польша (11, 12), Эстония (1)
C. sphaerospermum Penz. *	в, с	с, л, в	л	–	Ирак (6), Эстония (1)
Coniothyrium obiones Jaap	–	с	л	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
Dactylaria asymmetrica Pasqual.	–	–	–	с	То же
D. longidentata Cazau, Aramb. & Cabello	–	с	л	–	Китай (10)
D. parvispora (Preuss) de Hoog & Arx	–	–	–	л	То же
Dactylaria sp.	–	–	л	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
Didymella glomerata (Corda) Qian Chen & L. Cai	–	л	л	–	Германия (22)
D. pomorum (Thüm.) Qian Chen & L. Cai	–	с, л	л	с	Ярославская обл. (Данные авторов)
Fusarium poae (Peck) Wollenw. *, +	с, л	–	л	–	Польша (11, 12), Эстония (1), Ярославская обл. (4)
F. sporotrichioides Sherb. *, +	с	–	л	–	Эстония (1), Польша (12), Ярославская обл. (4)
Hymenoscyphus albidus (Gillet) W. Phillips	–	–	л	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
H. splendens Abdullah, Descals & J. Webster	–	с	л	–	То же
Juxtiphoma eupyrena Valenz.-Lopez, Crous, Stchigel, Guarro & Cano	–	–	л	–	»
Kalmusia amphiloga (Petr.) O.E. Erikss. *, +	–	–	л	–	Великобритания (8), Польша (11)
Lemonniera filiformis R.H. Petersen ≈	–	–	л	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
Leptosphaeria sp.	–	с	–	–	То же
Mirandina flagelliformis Matsush.	–	–	л	–	»
M. taiwanensis Matsush.	–	–	–	с, л	»
Neobulgaria koningiana Unter. & Réblová	л	с	л	–	»

Таблица 1. Окончание

Вид и его характеристика	Водный объект				Местонахождения вида (номер литературного источника)
	П	М	З	К	
Neohelicosporium griseum (Berk. & M.A. Curtis) Y.Z. Lu & K.D. Hyde	–	–	–	с	Ярославская обл. (Данные авторов)
Ochrocladosporium elatum (Harz) Crous & U. Braun	л	–	–	–	Эстония (1), Ярославская обл. (4)
Penicillium sp.	л	–	л	–	Ярославская обл. (4)
Phaeosphaeria graminis (Fuckel) L. Holm	–	с	л	–	Беларусь (2), Европейская часть России (2)
P. lycopodina (Mont.) Hedjar.	–	–	л	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
Phialophora sp.	–	л	л	–	То же
Phoma herbarum Westend. *,+	с	с	л	с	Великобритания (8), Польша (11)
P. laundoniae Boerema & Gruyter	–	–	–	с	Ярославская обл. (Данные авторов)
Phomatospora dinemasporium J. Webster ‰	–	л	–	–	Бельгия (21), Китай (15), Нидерланды (18, 20), Эстония (1)
Septonema sp.	с	–	–	с	Ярославская обл. (Данные авторов)
Stagonospora elegans (Berk.) Sacc. & Traverso	–	с	л	–	Беларусь (2), Бельгия (21), Великобритания (16, 17), Европейская часть России (2), Польша (12),
Stagonospora sp.	–	–	–	л	Ярославская обл. (Данные авторов)
Sydowia polyspora (Bref. & Tavel) E. Müll.	–	–	л	–	То же
Tapesia fusca (Pers.) Fuckel	–	–	л	–	»
Trichoderma viride Pers.	л	–	л	л	Эстония (1)
Trichoderma sp.	л	–	–	–	Ярославская обл. (4)
Tricladium sp.	–	–	л	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
Mucoromycota					
Mortierella alpina Peyronel	л, в	–	л	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
M. lignicola (G.W. Martin) W. Gams & R. Moreau	л, в	–	–	с	Ярославская обл. (4)
Mucor hiemalis Wehmer	–	–	л	–	Польша (12), Ярославская обл. (4)
Rhizopus stolonifer (Ehrenb.) Vuill. *,+	л	–	–	–	Ирак (13), Польша (12), Ярославская обл. (4)
Chromista, Oomycota					
Achlya debaryana Humphrey	с	–	–	с	Ярославская обл. (Данные авторов)
A. dubia Coker	–	–	л	–	То же
Pythium torulosum Coker & P. Patt.	с	–	–	с	США (9)
Saprolegnia eccentrica (Coker) R.L. Seym. ≈	с, л	л	–	–	Ярославская обл. (Данные авторов)
S. ferax (Gruith.) Kütz. ≈	с	с, л	л	л	То же
S. hypogyna (Pringsh.) Pringsh. ≈	–	–	л	–	»
Saprolegnia sp. ≈	с, л, в	–	л	–	»
S. unispora (Coker & Couch) R.L. Seym. ≈	с	с, л	л, в	–	»
Стерильный мицелий	с, л, в	с, л, в	л, в	с, л, в	»
Всего видов	25	19	39	16	

Примечание. П – оз. Плещеево; М – оз. Мостецкое; З – озеро в Заволжском районе г. Ярославля; К – р. Которосль. Части растения: л – лист; с – стебель; в – влагалище листа. Характеристика вида ≈ – облигатно водный вид микромицета; "*" – вид на живом растении в воздушной среде; "+" – на отмершем растении, погруженном в воду; "‰" – на отмершем растении, погруженном в солоноватую воду. "–" – отсутствие вида. Выделены п/ж шрифтом виды грибов, впервые указанные на тростнике. Литературные источники: 1 – Воронин, 2010; 2 – Попов и др., 2012; 3 – Тобиас и др., 2016; 4 – Черняковская, Воронин, 2017; 5 – Abdel-Aziz, 2008; 6 – Al-Saadoon, Al-Dossary, 2014; 7 – Angelini et al., 2012; 8 – Apinis et al., 1972; 9 – Crocker et al., 2015; 10 – Luo et al., 2004; 11 – Mazurkiewicz-Zapałowicz et al., 2006; 12 – Mazurkiewicz-Zapałowicz, 2010; 13 – Muhsin, Abgui-Kadir, 1995; 14 – Neubert et al., 2006; 15 – Poon, Hyde, 1998; 16 – Sutton, 1980; 17 – Taligoola et al., 1972; 18 – Van Ryckegem, 2005; 19 – Van Ryckegem, Verbeken, 2005a; 20 – Van Ryckegem, Verbeken, 2005б; 21 – Van Ryckegem, Verbeken, 2005в, 22 – Wirsel et al., 2001; 23 – Wirsel et al., 2002.

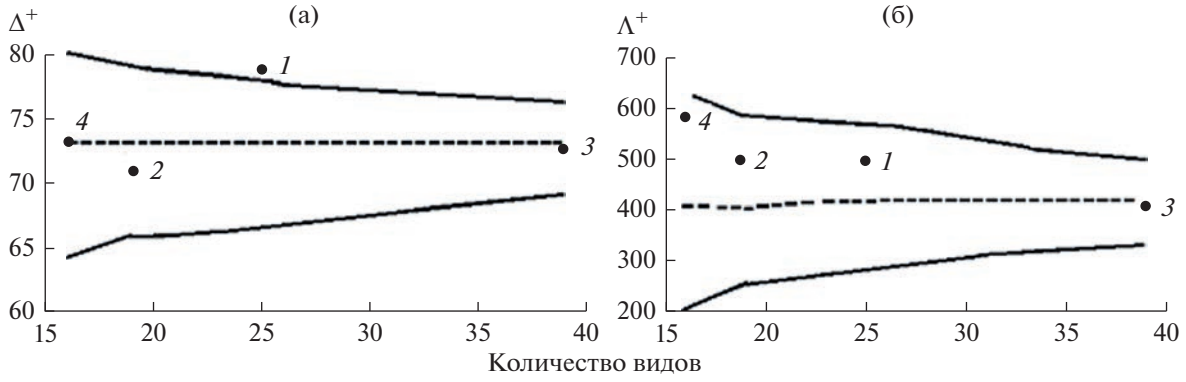

Рис. 1. Значения индекса таксономического своеобразия Δ^+ (а) и индекса вариабельности Λ^+ (б) микокомплексов отмершего тростника в водоемах Ярославской обл., на основе списка видов грибов из обследованных водных объектов. *1* – оз. Плещеево, *2* – оз. Мостецкое, *3* – озеро в Заволжском районе г. Ярославль, *4* – р. Которосль. Здесь и на рис. 2 пунктирная линия проходит по центру 95%-ной вероятностной воронки, прямыми линиями ограничена вероятностная воронка, ● — значения индексов Δ^+ и Λ^+.

са Δ^+ колебались незначительно (рис. 1а), как и таксономические пропорции микокомплексов вид/род – от 1.3 (оз. Мостецкое и р. Которосль) до 1.8 (оз. Плещеево), род/семейство – от 1.2 (озера Плещеево, Мостецкое) до 1.3 (оз. в Заволжском районе, р. Которосль).

Все символы индекса Λ^+ микокомплексов полигонов находятся в пределах вероятностной воронки. В микокомплексах озер Плещеево, Мостецкое и р. Которосль значения индексов выше среднего, но входят в пределы доверительной воронки, в этих местах обитания не выявлены грибы из порядков Dothideales, Eurotiales и Mucorales, но они группируются в общие ветви на последующих высоких рангах. Следовательно, объединение низших таксонов в более высокие ранги для исследуемых водных объектов сходны, а объекты характеризуются подобными условиями обитания.

В озерах на тростнике обнаружено 58 видов грибов, в р. Которосль – 16. Сходство видового состава грибов озер и реки соответствовало 27.0% (8 общих видов и стерильный мицелий).

Части растения. На листьях выявлено 56 видов из трех отделов и двух царств, на стеблях – 27 видов из 2 отделов 2 царств. В листовых влагалищах – 6 видов из 3 отделов, 2 царств. Сходство таксономического состава микромицетов на частях тростника изменялось от 17.0 (лист и листовое влагалище, пять общих видов и стерильный мицелий) до 50.0% (лист и стебель, 20 общих вида и стерильный мицелий).

Символы, соответствующие значениям индексов Δ^+ и Λ^+ (рис. 2а, 2б) для микокомплексов листьев, стеблей и влагалищ расположены в пределах вероятностных воронок. Следовательно, несмотря на то, что химический состав листьев и стеблей по концентрации элементов K, Ca, Mn, Fe и др. различается в >2 раза (Likar et al., 2018), их разлагают виды грибов, относящиеся к одинаковым высшим таксономическим группам.

Сезоны. В водных объектах количество видов микромицетов по сезонам изменялось от шести (зима) до 54 (осень). Осенью отмечено максимальное число видов, что обусловлено терригенными стоками. В осенний период во всех водоемах обнаружены *Saprolegnia ferax* и *Cladosporium sphaerospermum* (исключение р. Которосль); весной – *C. herbarum*, *Coniothyrium obiones*; летом – *Cladosporium herbarum*, *Alternaria alternata*, зимой – стерильный мицелий. Зимой во время ледостава отбор материала не проводили. Круглогодично на тростнике доминировал стерильный мицелий. Сходство видового состава изменялось от 13.3 (зима и осень, два общих вида и стерильный мицелий) до 43.2% (весна и лето, четыре общих вида и стерильный мицелий). Статистически достоверные различия в видовом составе микокомплексов выявлены между зимним и осенним сезонами ($R = 0.620$).

На стеблях минимальное число видов грибов отмечено весной (пять), максимальное летом (11). Сходство видового состава комплексов стеблей изменялся от 14.3 (осень и весна, общий стерильный мицелий) до 47.6% (лето и зима, три вида и стерильный мицелий). На листьях число видов грибов по сезонам изменялось от двух (зима) до 43 (осень), сходство видового состава – от 9.8 (зима и осень, два общих вида) до 47.6% (весна и лето, три общих вида и стерильный мицелий).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В отличие от других растений-макрофитов и погруженного листового опада деревьев и кустарников, колонизация грибами погруженных в воду частей тростника происходит медленно (Воро-

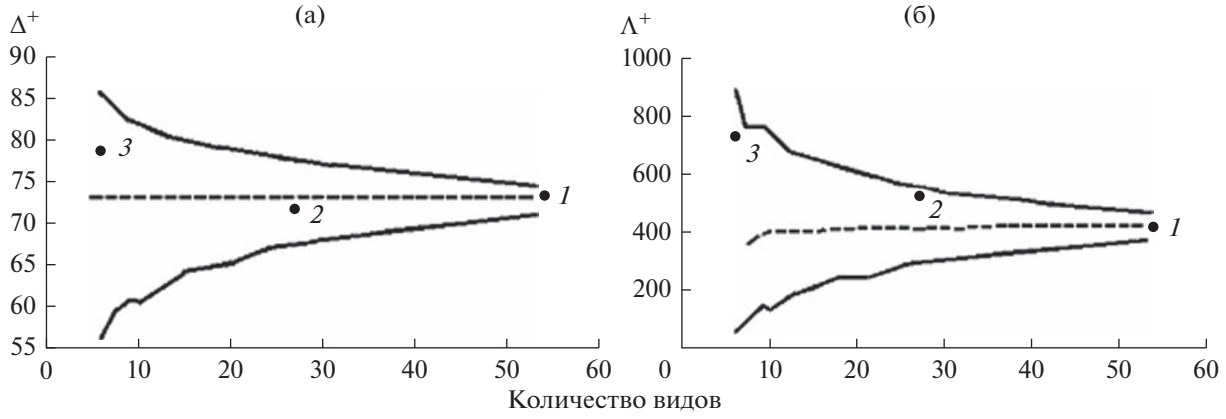

Рис. 2. Значения таксономических индексов Δ^+ (а) и Λ^+ (б) микокомплексов частей отмершего тростника, погруженных в воду, в водоемах Ярославской обл., на основе списка видов грибов из обследованных водных объектов. *1* – листья, *2* – стебли, *3* – листовые влагалища.

нин, 2010). В пресноводных местах обитания на тростнике зарегистрирован 461 вид микромицетов (Fungi 435 + Chromista 26) (Voronin et al., 2021), из них на отмерших погруженных в воду растениях – 152 (150 + 2) ("сборный" список грибов, составлен по литературным данным (Luo et al., 2004; Al-Saadoon, Al-Dossary, 2014; Abdel-Aziz, 2016; Черняковская, Воронин, 2017)). В "сборном" списке на листьях известно 44 вида, на листовых влагалищах – 33, на стеблях – 120. Сходство таксономического состава грибов на частях растений изменялось от 31.7 (стебель и лист) до 41.6% (лист и листовое влагалище).

В нашем исследовании обнаружены 25 видов грибов, которые встречаются на живых и отмерших растениях в водных объектах разных стран (табл. 1). На отмершем, погруженном в воду, тростнике преобладают представители отделов Pleosporales, Hypocreales, Helotiales и Capnodiales, в "сборном" списке на их долю приходится 52.6 видового состава, в водных объектах Ярославской обл. – 58.3%. Сходство микокомплексов Ярославской области и "сборного" списка – 16.9%. Выявлены различия таксономической структуры комплексов грибов. Мы впервые на тростнике обнаружили пять видов грибоподобных организмов из рода *Saprolegnia* (царство Chromista), но не выявили представителей порядка Microascales (царство Fungi), а в "сборном" списке присутствуют 14 видов этого порядка.

Грибы родов *Saprolegnia, Achlya, Pythium* – паразиты рыб, амфибий и их икры, зоо- и фитопланктона (Обухова и др., 2017; Дзюба и др., 2020; Воронин, Жданова, 2021). Заболевания рыб также вызывают широко распространенные оппортунистические микромицеты из родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Phoma, Rhuzopus* (Ghorbani-Choboghlo et al., 2014; Обухова и др., 2017). Виды *Dactylaria* питаются нематодами, которые попадают в их ловчие сети (Dharmendra, 2017; Devi, 2018).

Выводы. На мертвых погруженных в воду растениях идентифицировано 61 вид микромицетов из 36 родов, 27 семейств, 14 порядков, 8 классов, 3 отделов, 2 царств, из них 23 вида впервые указаны на тростнике. На листьях выявлено 57 видов, на стеблях – 27, в листовых влагалищах – 6. Между видовой структурой микокомплексов озера в Заволжском районе г. Ярославль и р. Которосль рассчитано статистически значимое различие ($R = 0.646$). Систематическая характеристика комплексов грибов с использованием графиков таксономических индексов показала, что в микокомплексах водных объектов объединение низших таксонов грибов в высокие ранги сходны, следовательно, объекты характеризуются похожими условиями обитания. Использование графиков таксономических индексов позволило выявить, что в деструкции разных частей растения принимают участие организмы, относящиеся к одинаковым таксономическим группам высокого ранга. В составе микокомплексов водных объектов выявлены грибы, паразитирующие на гидробионтах (*Saprolegnia, Achlya, Pythium, Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Phoma, Rhuzopus*).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, № госрегистрации 121051100102-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронин Л.В. 2010. Микобиота малых озер тундровой и лесной зон. Ярославль: Изд-во ЯГПУ.

Воронин Л.В., Жданова С.М. 2021. Поражение микопаразитами ветвистоусого рачка *Daphnia cucullata* (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) в оз. Плещеево (Ярославская обл., Россия) // Биология внутр. вод. № 6. С. 655. https://doi.org/10.31857/S032096522106019X

Голуб В.Б., Бондарева В.В., Сорокин А.Н., Николайчук Л.Ф. 2015. Сообщества с доминированием тростника (*Phragmites australis* agg.) в долине Нижней Волги // Растительность России. № 26. С. 26. https://doi.org/10.31111/vegrus/2015.26.26

Дзюба Е.В., Кондратов И.Г., Майкова О.О. и др. 2020. Водные плесени порядка Saprolegniales (Oomycota) в ассоциации с байкальскими видами рыб и губок // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 526. https://doi.org/10.31857/S0002332920040050

Милько А.А. 1979. Систематика рода *Saprolegnia* // Микол. и фитопатол Т. 13. Вып. 4. С. 288.

Обухова О.В., Ларцева Л.В., Васильева Л.М. 2017. Особенности сапролегниоза икры судака (*Sander lucioperca*) в дельте р. Волги // Вестник АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 70. https://doi.org/10.24143/2073-5529-2017-2-70-79

Попов Е.С., Коваленко А.Е., Гапиенко О.С. и др. 2012. Микобиота Белорусско-Валдайского поозерья. Москва; Санкт-Петербург: Тов-во науч. изд. КМК.

Тобиас А.В., Балашова Н.Б., Киселев Г.А. 2016. Материалы к изучению микромицетов заказника "Лебяжий" (Ломоносовский район Ленинградской области) // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. С. 37. https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.403

Черняковская Т.Ф., Воронин Л.В. 2017. Изучение таксономического состава грибов на разлагающихся в озере Плещеево листьях тростника обыкновенного // Экология и рациональное природопользование: Матер. Всерос. науч.-техн. конф. Ярославль: Ярослав. гос. ун-т им. П.Г. Демидова. С. 164.

Abdel-Aziz F.A. 2008. Diversity of aquatic fungi on *Phragmites australis* at Lake Manzala, Egypt // Sydowia. V. 60(1). P. 1.

Abdel-Aziz F.A. 2016. Freshwater fungi from the river Nile, Egypt // Mycosphere. V. 7(5). P. 741.

Al-Saadoon A.H., Al-Dossary N. 2014. Fungi from submerged plant debris in aquatic habitats in Iraq // Int. J. Biodiversity and Conservation. V. 6(6). P. 468. https://doi.org/10.5897/IJBC2013.0657

Angelini P., Rubini A., Gigante D. et al. 2012. The endophytic fungal communities associated with the leaves and roots of the common reed (*Phragmites australis*) in lake Trasimeno (Perugia, Italy) in declining and healthy stands // Fungal Ecol. V. 5(6). P. 683.

Apinis A.E., Chesters C.G.C., Taligoola T.K. 1972. Colonization of *Phragmites australis* by Fungi // Nova Hedwigia. Bd 23. Hf. 1. P. 113.

Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J., Warwickb R.M. 2014. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: PRIMER-E.

Crocker E.V., Karp M.A., Nelson E.B. 2015. Virulence of Oomycete pathogens from *Phragmites australis*-invaded and noninvaded soils to seedlings of wetland plant species // Ecology and Evolution. V. 5(11). P. 2127. https://doi.org/10.1002/ece3.1468

Devi G. 2018. Utilization of Nematode Destroying Fungi for Management of Plant-Parasitic Nematodes – A Review // Biosci. Biotechnol. Res. Asia. V. 15(2). P. 377. https://doi.org/10.13005/bbra/2642

DeVries A.E., Kowalski K.P., Bickford W.A. 2020. Growth and behavior of north american microbes on *Phragmites australis* leaves // Microorganisms. V. 8. 690.

Dharmendra K. 2017. Genomic insights into the adaptation to parasitism in nematode – trapping fungi and transcriptomics during infection of *Caenorhabditis briggsae* and plant-parasitic nematodes // Indian Phytopath. V. 70 (1). P. 32. https://doi.org/10.24838/ip.2017.v70.i1.48986

Ellis M.B. 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England.

Ellis M.B. 1976. More dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Museum Surrey, England.

Ghorbani-Choboghlo H., Khosravi A.R., Sharifzadeh A. et al. 2014. Gastrointestinal microflora of captured stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) from Southeast Caspian Sea, Iran // Iranian J. Fish. Sci. V. 13(2). P. 319.

Index Fungorum 2021 – Index Fungorum [Internet]. Royal Botanic Gardens Kew. Available from http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp (Accessed on November 01–30, 2021).

Likar M., Dolinar N., Vogel-Mikuš K. et al. 2018. Elemental composition and fungal colonisation of decomposing *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. litter at different water regimes // Acta Biologica Slovenica. V. 61. V. 61(2). P. 71.

Luo J., Yin J., Cai L. et al. 2004. Freshwater fungi in Lake Dianchi, a heavily polluted lake in Yunnan, China // Fungal Diversity. V. 16. P. 93. https://hdl.handle.net/10722/223486

Mazurkiewicz-Zapałowicz K., Wrobel M., Silicki A., Wolska M. 2006. Studies on phytopathogenic and saprotrophic fungi in rush associations of Lake Glinno (NW Poland) // Acta Mycologica. V. 41(1). P. 125. https://doi.org/10.5586/am.2006.016

Mazurkiewicz-Zapałowicz K. 2010. Microscopic fungi of *Phragmites australis* in the littoral of two Lakes in Drawa National Park (NW Poland) // Polish Botanical Journal. V. 55(2). P. 381. http://bomax.botany.pl/cgi-bin/pubs/data/article_pdf?id=2246

Muhsin T., Abgui-Kadir M. 1995. Ecology of fungi associated with *Phragmites australis* in Iraq // Abhath al-Yarmouk. V. 4(1-a). P. 31.

Neubert K., Mendgen K., Brinkmann H., Wirsel S.G.R. 2006. Only a Few Fungal Species Dominate Highly Diverse Mycofloras Associated with the Common Reed // Applied and Environmental Microbiology. V. 72(2). P. 1118. https://doi.org/10.1128/AEM.72.2.1118-1128.2006

Poon M.O.K., Hyde K.D. 1998. Biodiversity of intertidal estuarine fungi on *Phragnates* at Mai Po marshes, Hong Kong // Botanica Marina. V. 41. P. 141. https://doi.org/10.1515/botm.1998.41.1-6.141

Sangiorgio F., Basset A., Pinna M. et al. 2007. Ecosystem processes: litter breakdown patterns in Mediterranean and Black Sea transitional waters // Transit. Waters Bull. V. 3. P. 51. https://doi.org/10.1285/i1825229Xv1n3p51

Sutton B.C. 1980. The Coelomycetes. Fungi Imperfecti with pycnidia, acervuli and stromats // CMI. Surrey. Kew.

Taligoola T.K., Apinis A.E., Chester C.G.C. 1972. Microfungi colonizing collapsed aerial parts of *Phragmites communis* Trin. in water // Nova Hedwigia. V. 23. P. 465.

Van Ryckegem G. 2005. Fungi on common reed (*Phragmites australis*): fungal diversity, community structure and decomposition processes. Ghent: Ghent University.

Van Ryckegem G., Verbeken A. 2005a. Fungal ecology and succession on *Phragmites australis* in a brackish tidal marsh. I. Leaf sheaths // Fungal Diversity. V. 19. P. 157.

Van Ryckegem G., Verbeken A. 2005б. Fungal ecology and succession on *Phragmites australis* in a brackish tidal marsh. II. Stems // Fungal Diversity. V. 20. P. 209.

Van Ryckegem G., Verbeken A. 2005в. Fungal diversity and community structure on *Phragmites australis* (Poaceae) along a salinity gradient in the Scheldt-estuary (Belgium). Nova Hedwigia. V. 80(1–2). P. 173.

Voronin L.V., Kopytina N.I., Bocharova E.A. 2021. Checklist of fungi and fungi-like organisms on common reed *Phragmites australis* // Asian Journal of Mycology. V. 4(2). P. 67. https://doi.org/10.5943/ajom/4/2/7

Wirsel S.G.R., Leibinger W., Ernst M., Mendgen K. 2001. Genetic diversity of fungi closely associated with common reed // New Phytologist. V. 149. P. 589.

Wirsel S.G.R., Runge-Froböse C., Ahren D.G. et al. 2002. Four or more species of *Cladosporium* sympatrically colonize *Phragmites australis* // Fungal Genet. Biol. V. 35(2). P. 99. https://doi.org/10.1006/fgbi.2001.1314

Woudenberg J.H.C., Hanse B., van Leeuwen G.C.M. et al. 2017. *Stemphylium* revisited // Studies in Mycology. V. 87. P. 77. https://doi.org/10.1016/j.simyco.2017.06.001

Mycobiota of Dead Reed Fragments Immersed in Water (Yaroslavl Region, Russia)

L. V. Voronin[1] and N. I. Kopytina[2, *]

[1]Ushinsky Yaroslavl State Pedagogical University, Yaroslavl, Russia

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

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

The mycobiota on dead submerged plant parts of *Phragmites australis* reed (leaves, stems, leaf sheaths) was studied in lakes – Pleshcheyevo, Mostetskoye, a lake in the Zavolzhsky district of Yaroslavl and the Kotorosl river (Yaroslavl region, Russia). The kingdom Fungi is represented by 53 species belonging to 33 genera, 25 families, 12 orders, and 7 classes in 2 taxonomic phyla: Mucoromycota (4 species), Ascomycota (48). The kingdom Chromista (fungi-like organisms) includes 8 species belonging to 3 genera, 2 families, 2 orders, and 1 class under phylum Oomycota. For the first time, 23 species of micromycetes were found on reeds. Representatives of the orders Pleosporales (16 species), Helotiales (11), Saprolegniales (7), Hypocreales (5) prevailed. The number of species of fungi on fragments of plants in different aquatic bodies varied from 16 to 39, the statistically significant difference in the species composition of communities of dead reeds was found between a lake in the Zavolzhsky district of Yaroslavl and the Kotorosl River ($R = 0.646$, significance level of sample statistic 0.1%).

Keywords: aquatic fungi, *Phragmites australis*, Pleosporales, Helotiales, Saprolegniales, structure of communities

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 28–34

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.522

ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЗМА ПЛАНКТОНА: РЕЗУЛЬТАТЫ АВТОМАТИЗИРОВАННЫХ ИЗМЕРЕНИЙ НА МОЖАЙСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2023 г. А. В. Гончаров[a], *, В. В. Пуклаков[a], М. Г. Гречушникова[a], Н. М. Юмина[a]

[a] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

**e-mail: mama15333@mail.ru*

Поступила в редакцию 31.08.2021 г.
После доработки 23.06.2022 г.
Принята к публикации 27.06.2022 г.

Метаболизм планктона определяет кислородный режим водоема, его экологическое состояние, обмен CO_2 с атмосферой. Нами использовано автоматизированное устройство, которое позволило провести массовые измерения внутрисуточных значений валовой первичной продукции (ВП) и дыхания (Д) планктона. В работе на Можайском водохранилище летом 2017 г. выявлен важный факт: максимумы ВП существенно опережают таковые Д в дневное время. Это объясняется тем, что ВП связана с солнечной радиацией (максимум в середине дня), а Д – с температурой воды (максимум во второй половине дня). Соответственно, наибольшее содержание растворенного кислорода наблюдается во второй половине дня, когда ВП и Д уравниваются. Рассматриваемый метод может использоваться для непрерывного мониторинга метаболизма планктона и его реакции на различные гидрометеорологические, гидрохимические и антропогенные факторы.

Ключевые слова: первичная продукция, дыхание планктона, растворенный кислород, температура воды, солнечная радиация, изменение погоды, Можайское водохранилище, автоматизированные измерения

DOI: 10.31857/S0320965223010060, **EDN:** KSGSFO

ВВЕДЕНИЕ

Первичная продукция и дыхание, составляющие метаболизм сообщества, определяют особенности функционирования, а также состав и структуру различных экосистем (Odum, 1983; Wetzel, 2001). Существует множество методов изучения метаболизма планктона; каждый из них имеет свои достоинства и недостатки (Винберг, 1960; Wetzel, Likens, 2000; Staehr et al., 2011; Vinçon-Leite, Casenave, 2019). Например, в широко известном скляночном радиоуглеродном методе определения первичной продукции фитопланктона часть вносимого изотопа С-14 может использоваться фитопланктоном повторно, занижая результат (Williams et al., 2002). Исследование метаболизма планктона по суточному ходу кислорода в водоеме осложняется вертикальным перемешиванием водной массы и обменом кислорода с атмосферой (McNair et al., 2015).

Имеющиеся подходы и методы нацелены, как правило, на определение ВП и Д за достаточно длительные промежутки времени – сутки, месяцы, сезоны. При рассмотрении внутрисуточных изменений возникают методические проблемы: обычный кислородный скляночный метод слишком трудоемок для проведения постоянных круглосуточных наблюдений (Depew et al., 2006, Минеева и др., 2016). Исследование суточного хода кислорода, измеряемого непосредственно в водоеме с помощью логгеров O_2, дает возможность оценивать короткопериодичные (например, почасовые) изменения чистой первичной продукции днем и дыхания сообщества ночью (Staehr et al., 2010; La-Buhn, Klump, 2016). Однако получить почасовые изменения таких основных параметров, как ВП и Д, при этом не удается (Hanson et al., 2008).

Суточные или месячные изменения метаболизма планктона состоят из короткопериодичных внутрисуточных изменений, которые постоянно происходят в водоемах при изменении гидрометеорологических условий – солнечной радиации, температуры, ветра, атмосферных осадков. Чтобы восполнить имеющийся пробел в методах изучения метаболизма планктона, нами была разработана автоматизированная установка, позволяющая круглосуточно измерять ЧП, Д и определять

Сокращения: ВП – валовая первичная продукция, Д – дыхание планктонного сообщества, ФАР – фотосинтетическая активная солнечная радиация, ЧП – чистая первичная продукция.

ВП в водоеме (Гончаров и др., 2018). С помощью такой установки нами проведены исследования на Можайском водохранилище – с целью изучить метаболизм планктона при краткосрочных изменениях гидрометеорологических условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работу проводили в августе 2017 г. на Можайском водохранилище, расположенном в 100 км к северо-западу от г. Москвы и служащим одним из источников водоснабжения столицы. Длина водоема 28 км, площадь 30.7 км^2, средняя глубина – 7 м, у плотины – до 22 м, водообмен ~2 раза за год. Водоем хорошо изучен (Goncharov, 2007; Belova, Kremenetskaya, 2010; Пуклаков и др., 2015), характеризуется высокой биологической продуктивностью с концентрацией хлорофилла *a* 13–67 мкг/л, биомассой фитопланктона в период массового развития водорослей ~5–10 мг/л, ВП ~1 г С/(м^2 · сут). Концентрация фосфора фосфатов – 0.01–0.54 Р мг/л. В летний период водохранилище стратифицировано, при этом в гиполимнионе ежегодно наблюдается аноксия, однако в поверхностном слое содержание кислорода может значительно превышать 100% насыщения. Прозрачность воды по диску Секки летом обычно 1–2 м.

Для регистрации внутрисуточных значений ВП и Д нами разработана автоматизированная продукционная установка, описанная ранее (Гончаров и др., 2018). В основе ее работы лежит кислородный скляночный метод, в котором автоматизирована смена воды и измерение растворенного кислорода. Вода в сосудах менялась каждые 3 ч, кислород измеряли каждые 15 мин. Разность последовательно измеренных значений кислорода в темном сосуде представляет собой Д, аналогичная разница в светлом сосуде – ЧП. Сумма Д и ЧП равна ВП. Следует учитывать, что дыхание в темноте и на свету неодинаковы, и это вносит некоторую неопределенность в ВП и Д. При анализе рассматривали часовые и трехчасовые значения показателей, полученные суммированием данных за 15-минутные интервалы.

Кроме того, каждый час регистрировали температуру воды на глубинах 0.1, 0.5, 1, 2, 3, 4, 6, 7, 10, 14 м и ФАР – с помощью приборов фирмы Onset, США (http://www.onsetcomp.com). Продукциометр и основные приборы были установлены на плавучей платформе в середине Красновидовского плеса Можайского водохранилища (координаты 55°34.958′ с.ш., 035°51.536′ в.д.), сосуды располагались на глубине 0.5 м. Обслуживание продукциометра заключалось в еженедельной промывке сосудов.

При анализе изменений погоды использовали данные метеостанции г. Можайска, расположенной в 12 км от пункта наблюдений; проводили единичные измерения концентрации фосфатов в воде методом Морфи-Райли[1]. Результаты наблюдений обрабатывали с помощью стандартных статических программ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гидрометеорологические условия. По погодным условиям время наблюдений четко делится на два периода: антициклональный (с 12 по 21 августа при средних значениях атмосферного давления $P_{атм}$ 1000 гПа, температуры воздуха $T_в$ 20.4°С, скорости ветра W 1.5 м/с, общей облачности N 3 балла) и циклональный (с 22 по 31 августа при $P_{атм}$ 990 гПа, $T_в$ 14.4°С, W 2.4 м/с, N 8 баллов).

При антициклональном типе погоды суточная амплитуда изменений температуры воды в поверхностном слое достигала в среднем 1.4°С, при циклональном – почти не заметна на фоне общего плавного снижения температуры воды поверхностного слоя к концу периода до 18.2°С (рис. 1а).

Режим поступления ФАР резко изменялся. В первый период среднесуточное поступление ФАР было достаточно стабильным (в среднем 438 μЕ/(м^2 · с)), максимум ФАР приходился на 12–13 ч и достигал 1541 μЕ/(м^2 · с). Во второй период при прохождении циклона с 22 по 31 августа среднее значения ФАР снизилось до 186 μЕ/(м^2 · с), максимум ФАР в большинстве случаев по-прежнему приходился на 12–13 ч, а его значения не превышали 1000 μЕ/(м^2 · с).

Такие различия погодных условий сказались не только на характеристиках поверхностного слоя воды, но и на вертикальной структуре водных масс, которая имеет существенное значение для протекающих в водоеме процессов продукции и дыхания. Во время антициклональной погоды наблюдали усиление вертикальной стратификации вод (рис. 2). Разность среднесуточных значений поверхностной и придонной температуры воды увеличилась с 7.1°С 12 августа до 7.6°С 21 августа. Сезонный слой скачка температуры располагался на глубине 7 м.

Приход циклона сопровождался усилением облачности до 10 баллов, скорости ветра до 4–5 м/с, выпадением атмосферных осадков. Это привело к быстрому охлаждению верхних слоев воды. К 30 августа в Красновидовском плесе сформировался почти однородный эпилимнион до глубины 10 м: разность поверхностной и придонной температуры воды уменьшилась до 1.8°С.

Результаты измерений 11 и 20 августа показали, что содержание фосфора фосфатов достигало 4–5 мкг Р/л у поверхности и 240–390 мкг Р/л у дна.

[1] РД 52.10.738-2010. Массовая концентрация фосфатов в морских водах. Методика измерений фотометрическим методом. Москва: ФГБУ ГОИН

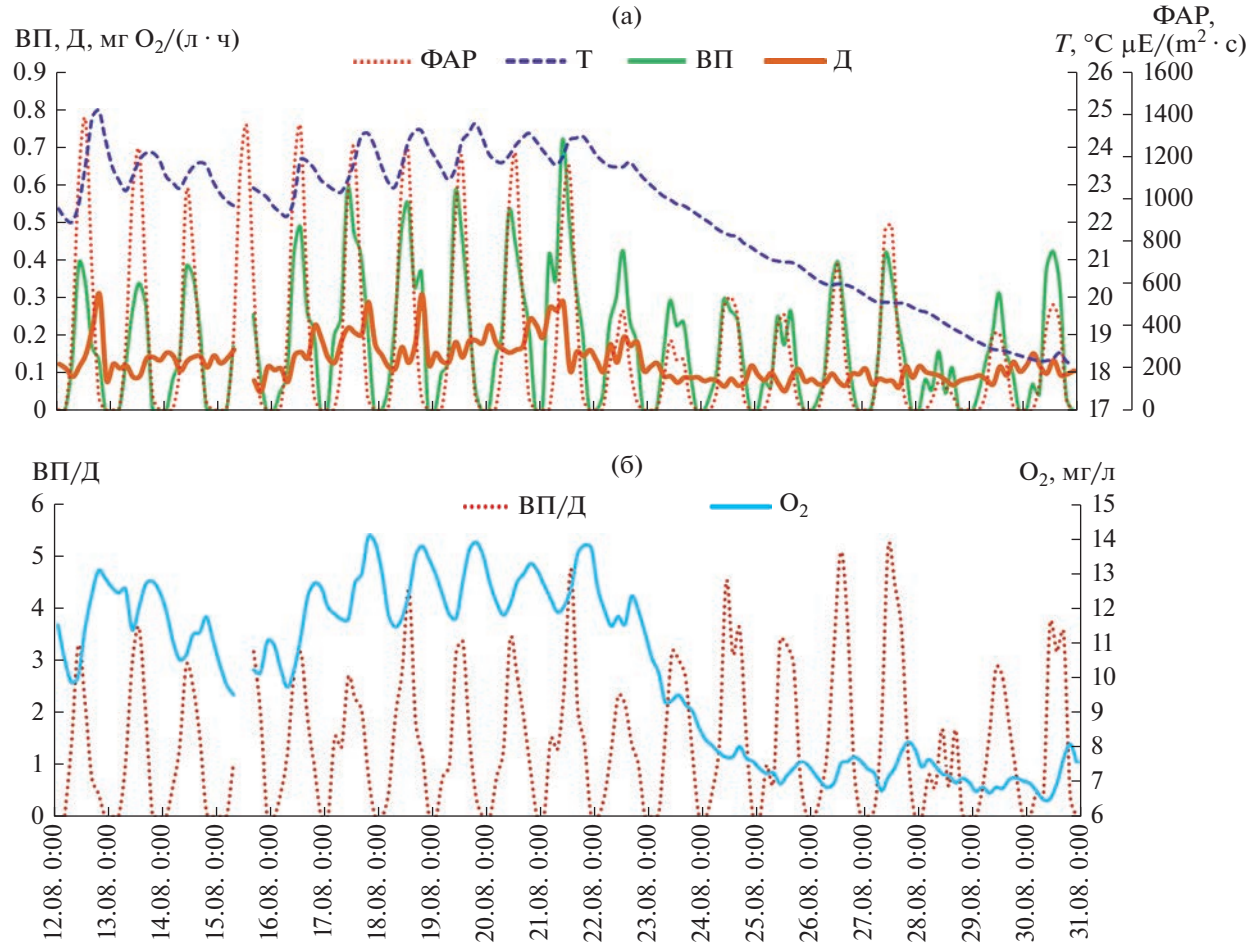

Рис. 1. Гидрометеорологические (а) и продукционно-биологические (б) показатели в поверхностном слое Можайского водохранилища в августе 2017 г. T – температура, ВП – валовая первичная продукция, Д – дыхание планктонного сообщества, ФАР – фотосинтетическая активная солнечная радиация; O_2 – концентрация кислорода.

В конце второго периода (28 августа) концентрация у поверхности увеличилась до 20 мкг Р/л за счет перемешивания водной массы.

Валовая первичная продукция и дыхание планктона. Внутрисуточные изменения ВП и Д в водоеме представлены на рис. 1а. Видно, что в циклональный период продукция снижается в 1.5 раза по сравнению с таковой в антициклональный (табл. 1), дыхание тоже снижается в ~1.6 раза. Вместе с тем, во время похолодания в циклональный период (26, 27, 30 августа) наблюдали довольно высокие значения ВП, как и в начале антициклонального периода (рис. 1а). По-видимому, температура воды, в данном случае, не была решающим фактором продукционного процесса. Об этом свидетельствует и то, что максимумы ВП в антициклональный период не совпадают с таковыми температуры воды (рис. 1а). Они опережают температуру воды на несколько часов.

ВП тесно связана с ФАР (рис. 1а, табл. 2); коэффициент корреляции $r = 0.85$ (табл. 2), однако

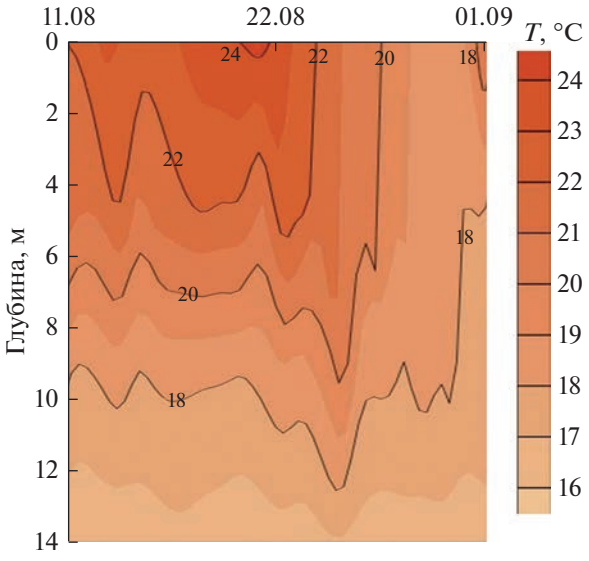

Рис. 2. Вертикальное распределение температуры воды (T) в Можайском водохранилище в августе 2017 г.

Таблица 1. Средние значения показателей за антициклональный (I) и циклональный (II) периоды исследования и соотношение между ними в августе 2017 г. на Можайском водохранилище

Показатель	I (12.08–21.08)		II (22.08–31.08)		I/II
	среднее	C_v, %	среднее	C_v, %	
T, °C	23.5	2	20.6	8	1.14
ВП, мгO_2/(л · ч)	0.200	36	0.134	26	1.49
Д, мгO_2/(л · ч)	0.158	19	0.099	23	1.60
ФАР, μE/(м^2 · с)	438	11	186	44	2.35
Содержание O_2, мг O_2/л	12.01	8	8.03	21	1.50
ВП/Д	1.32	15	1.46	27	0.90

Примечание. Здесь и в табл. 2, ВП – валовая первичная продукция, Д – дыхание планктонного сообщества, ФАР – фотосинтетическая активная солнечная радиация, T – температура воды, O_2 – растворенный кислород, C_v – коэффициент вариации.

связь ВП с температурой воды очень слабая (r = = 0.22). Максимумы температуры существенно отстают от таковых ФАР (рис. 1а). Причина этого в том, что максимум ФАР наблюдался в 12–13 ч, а температура воды достигала суточного максимума значительно позже, поскольку вода из-за высокой теплоемкости прогревается медленно (кроме того, температура воды зависит от факторов, влияющих на теплообмен с атмосферой и нижележащими слоями воды). Поэтому, когда во второй половине дня (~17 ч) температура воды достигает максимума, солнце уже садится и освещенность становится лимитирующим фактором продукционного процесса.

Выявлена умеренная корреляция (r = 0.59) Д с температурой (табл. 2). Максимумы Д обычно наблюдаются позже таковых ВП и чаще совпадают с температурой (рис. 1а). Это дает основание утверждать, что не только температура и ФАР разнесены во времени, но и биологические процессы, которые от них зависят. Такое несовпадение во времени процессов выделения и поглощения кислорода может иметь очень существенное значение для кислородного и вообще гидрохимического режима водоема. Дополнительной причиной временного несовпадения ВП и Д в течение суток может быть большая чувствительность гетеротрофных процессов (ответственных за Д) к изменению температуры, чем фотосинтетических (Минеева, 2009). Это обусловлено различием ферментов в клеточных структурах, ответственных за протекание рассматриваемых процессов.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между рассматриваемыми показателями по данным за каждые 3 ч в период с 12 по 30 августа 2017 г.

Показатель	ФАР	T	ВП	Д	ВП/Д	O_2
ФАР	1.00	–	–	–	–	–
T	0.23	1.00	–	–	–	–
ВП	0.85	0.22	1.00	–	–	–
Д	0.10*	0.59	0.30	1.00	–	–
ВП/Д	0.77	–0.03*	0.84	–0.15*	1.00	–
O_2	0.17	0.92	0.18	0.69	–0.12*	1.00

Примечание. Использовано 150 пар значений. Коэффициенты корреляции статистически достоверны при p = 0.05, кроме отмеченных *.

Растворенный кислород (O_2) и отношение ВП/Д. Отношение ВП/Д считается фундаментальным экосистемным параметром (Odum, 1983). При ВП/Д = 1 основные процессы в системе сбалансированы; ВП/Д >1 свидетельствует о накоплении органического вещества, ВП/Д < 1 – о его расходовании, сопровождаемом, в частности, потреблением O_2 и выделением CO_2 в атмосферу (Hanson et al., 2004). Рассмотрением этого параметра в водоемах занимались разные исследователи (Depew et al., 2006; Hoellein et al., 2013). При этом речь шла о данных за сутки, месяцы, сезоны. Возможность проведения массовых внутрисуточных измерений появилась лишь благодаря разработанному нами автоматизированному методу (Гончаров др., 2018).

Внутрисуточные изменения отношения ВП/Д в поверхностном слое водоема представлены рис. 1б. Максимальные значения ВП/Д приходятся на середину дня. Этот показатель коррелирует с ВП и ФАР (табл. 2), поскольку в полдень продукция максимальна, а наибольшее дыхание наблюдается во второй половине дня. Средние суточные значения ВП/Д мало различаются в теплый и прохладный периоды (табл. 1). Это связано с тем, что первичная продукция во второй период активизируется, по нашему мнению, с увеличением содержания фосфатов у поверхности (с 4–5 до 20 мкг Р/л из-за вертикального перемешивания воды), кроме того, при похолодании уменьшается Д.

Несколько неожиданны максимумы кислорода, приуроченные ко второй половине дня (рис. 1б) – предполагалось, они тоже должны

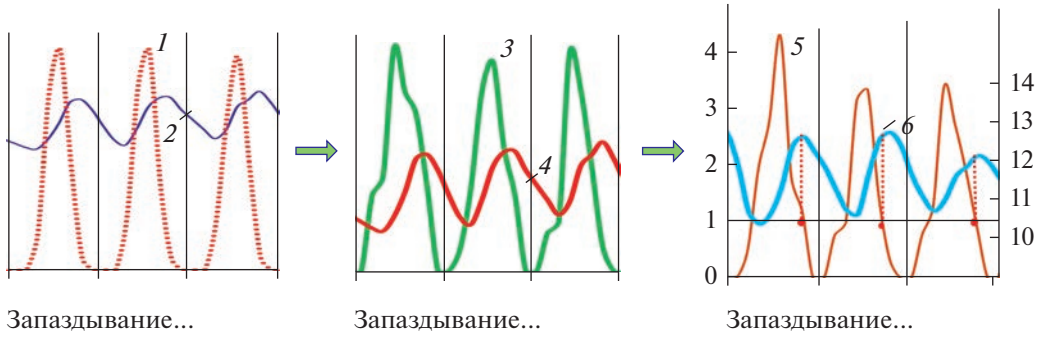

Рис. 3. Схема связи метаболизма планктона с гидрометеорологическими показателями: *1* — ФАР, μE/(м^2 · с); *2* — температура воды, °С; *3* — ВП; *4* — Д, мг O_2/(л · ч); *5* — ВП/Д; *6* — содержание O_2, мг/л. Сокращения см. рис. 1.

быть в полдень. Это особенно заметно в первый период (антициклональный) с очень слабым перемешиванием воды, когда выделяющийся в течение дня кислород накапливается (до 130–170% насыщения) в воде и лишь в малой степени уходит в атмосферу и нижележащие слои водоема. Действительно, как показывает расчет, разность между измеренной чистой первичной продукцией днем и наблюдаемым ежедневным увеличением O_2, в среднем за первый период достигает лишь 0.021 мг O_2/(л · ч). Это тот кислород, который уходит в атмосферу или в нижележащие слои, и он не может оказать существенного влияния на концентрацию O_2 в изучаемом поверхностном горизонте водоема.

Сходный характер суточного изменения O_2 с максимумом во второй половине дня наблюдался в датском оз. Фредериксборг в конце июня 2004 г. (Staehr, Sand-Jensen, 2007). Аналогичные изменения кислорода отмечены летом в Форелевом и Кристальном озерах в штате Винконсин (Hanson et al., 2008). По нашим данным, представленным на рис. 1б, такая ситуация объясняется возрастанием концентрации кислорода днем до тех пор, пока ВП > Д. Как только ВП/Д станет <1, потребление кислорода превысит его выделение, и концентрация газа начнет снижаться. Рассматриваемая особенность также видна в табл. 2, где содержание кислорода коррелирует с температурой воды и Д и почти не связано с ВП и ФАР.

Однако во второй (циклональный) период процессы ВП и Д оказывают меньшее влияние на газовый состав воды, поскольку происходит интенсивное перемешивание водной массы, и богатые кислородом поверхностные воды уходят вниз. Расчет, аналогичный приведенному выше, показывает, что поток кислорода, который уходит в нижележащие слои водоема или в атмосферу, в этот период днем составляет в среднем 0.087 мг O_2/(л · ч), т.е. в ~4 раза больше, чем в первый период. Особенно сильное снижение концентрации кислорода было 22–23 августа (рис. 1б), когда поток кислорода достигал 0.186 мг O_2/(л · ч).

Метаболизм планктона и изменение гидрометеорологических условий. Изученная связь между метаболизмом планктона и гидрометеорологическими условиями может быть показана в виде схемы (рис. 3). Отставание максимума температуры воды от максимума солнечной радиации, в течение суток, приводит к соответствующему смещению пиков ВП и Д, которые зависят от них. Превышение ВП над Д в течение дня влечет за собой возрастание концентрации растворенного кислорода, содержание которого начинает снижаться только к вечеру, когда ВП и Д уравниваются.

По-видимому, в других условиях, например при сильном охлаждении и перемешивании водной массы водохранилища осенью, может наблюдаться несколько иной отклик метаболизма планктона.

Представляет интерес также сопоставление внутрисуточных и сезонных изменений метаболизма планктона. В.Г. Девяткин с соавт. (Девяткин и др., 2000, 2012) при изучении Рыбинского водохранилища отмечали, что максимум солнечной радиации в течение года наступает значительно раньше, чем максимум температуры воды. При этом существенного расхождения во времени фотосинтеза и дыхания не происходит – оба параметра коррелируют с температурой воды, и их максимумы наблюдаются в середине лета.

По-видимому, причиной такого отличия от полученных нами результатов является то, что в сезонном аспекте большую роль играют дополнительные факторы – биогенные элементы и биотические взаимодействия, которые в течение суток изменяются мало. Кроме того, влияние солнечной радиации на фотосинтез в рассматриваемые временные интервалы совершенно различно. Это связано с тем, что в течение суток освещенность меняется очень резко (от 0 до 1500 μE/(м^2 · с) в нашем исследовании), однако в течение вегетационного сезона изменение среднесуточных значений освещенности происходит плавно (от 50 до

600 μE/(м^2 · с)), а для большей части сезона – еще меньше (Девяткин и др., 2012).

Выводы. Выявлено существенное отставание максимума дыхания сообщества днем по сравнению с первичной продукцией, вызванное соответствующим расхождением суточного хода солнечной радиации и температуры воды. Это приводит к смещению максимальных концентраций растворенного кислорода на конец дня. Ухудшение погоды, при котором ФАР уменьшилось в 2.4 раза, а температура воды – почти на 3°С, привело к уменьшению ВП, Д и O_2 в ~1.5 раза. Концентрация кислорода снизилась из-за подъема глубинных вод, содержащих малое количество этого газа. Использованное автоматизированное устройство может применяться для непрерывного мониторинга состояния водных объектов, при изучении газообмена в системе водоем–атмосфера.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено в рамках научно-исследовательских работ кафедры гидрологии суши Географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (тема ГЗ I.10, ЦИТИС: 121051400038-1).

Подготовка статьи выполнена при поддержке Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР.

Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. 2000. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: корреляционные связи между гидрофизическими факторами и продуктивностью фито планктона // Биология внутр. вод. № 3. С. 42.

Гончаров А.В., Гречушникова М.Г., Пуклаков В.В. 2018. Новые возможности классического метода: автоматизированное определение первичной продукции и деструкции органического вещества в водоеме // Биология внутр. вод. № 4. С. 107. https://doi.org/10.1134/S0320965218040083

Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Вайновский П.А. 2012. О роли фитопланктона в формировании кислородного режима водоема в связи с климатическими вариациями. Вода: Химия и экология. № 12. С. 68.

Минеева Н.М. 2009. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус.

Минеева Н.М., Корнева Л.Г., Соловьева В.В. 2016. Фотосинтетическая активность фитопланктона водохранилищ р. Волги // Биология внутр. вод. № 2. С. 11. https://doi.org/10.7868/S0320965216020121

Пуклаков В.В., Даценко Ю.С., Гончаров А.В. и др. 2015. Гидроэкологический режим водохранилищ Подмосковья (наблюдения, диагноз, прогноз). Москва: Изд-во “Перо”.

Belova S.L., Kremenetskaya E.R. 2010. The effect of water level variations on production destruction processes in the Mozhaisk reservoir // Water Res. V. 34. № 1. P. 70. https://doi.org/10.1134/S0097807810060060

Depew D., Smith R., Guildford S., 2006. Production and Respiration in Lake Erie Plankton Communities // J. Great Lakes Res. V. 32. Issue 4. P. 817.

Goncharov A.V. 2007. Comparison of reservoirs in the Moskva-Vazuza water system in terms of phytoplankton abundance and eutrophication degree // Water Res. V. 34. № 1. P. 78. https://doi.org/10.1134/S0097807807010071

Hanson P.C., Pollard D.L., Bade K. et al. 2004. A model of carbon evasion and sedimentation in temperate lakes // Global Change Biol. V. 10. P. 1285. https://doi.org/10.1111/J.1529-8817.2003.00805.X

Hanson P.C., Carpenter S.R., Kimura N. et al. 2008. Evaluation of metabolism models for free-water dissolved oxygen methods in lakes // Limnol., Oceanogr. Methods 6: P. 454. https://doi.org/10.4319/lom.2008.6.454

Hoellein T.J., Bruesewitz D.A., Richardson D.C. 2013. Revisiting Odum (1956): A synthesis of aquatic ecosystem metabolism // Limnol., Oceanogr. V. 58. № 6. P. 2089. https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.6.2089

LaBuhn S., Klump J.V. 2016. Estimating summertime epilimnetic primary production via in situ monitoring in a eutrophic freshwater embayment, Green Bay, Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research. V. 42. Issue 5. P. 1026. https://doi.org/10.1016/J.JGLR.2016.07.028

McNair J., Sesselmann M., Kendall S. et al. 2015. Alternative approaches for estimating components of lake metabolism using the free-water dissolved-oxygen (FWDO) method // Fundamental and Applied Limnology. V. 186 (1–2). P. 21. https://doi.org/10.1127/fal/2015/0626

Odum E.P. 1983. Basic ecology. USA: Philadelphia Saunders College Publ.

Staehr P.A., Sand-Jensen K. 2007. Temporal dynamics and regulation of lake metabolism // Limnol., Oceanogr. V. 52 (1). P. 108. https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0108

Staehr P.A., Bade D., Van de Bogert M.C. et al. 2010. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science // Limnol., Oceanogr. Methods 8. P. 628. https://doi.org/10.4319/lom.2010.8.0628

Staehr P.A., Testa J.M., Kemp W.M. et al. 2011. The metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges // Aquat. Sci. V. 74. P. 15. https://doi.org/10.1007/s00027-011-0199-2

Vinçon-Leite B., Casenave C. 2019. Modelling eutrophication in lake ecosystems: A review // Science of The Total Environment. V. 651. Part 2. P. 2985. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.320

Wetzel R.G. 2001. Limnology. Lake and River Ecosystems. San Diego: Acad. Press.

Wetzel R.G., Likens G.E. 2000. Limnological analyses. New York: Springer.

Williams P., Jle B., Thomas D.N., Reynolds C.S. 2002. Phytoplankton Productivity. Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems. Oxford: Blackwell Science.

Features of Plankton Metabolism: Results of Automated Measurements in the Mozhaisk Reservoir

A. V. Goncharov[1, *], V. V. Puklakov[1], M. G. Grechushnikova[1], and N. M. Yumina[1]

[1]Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

**e-mail: mama15333@mail.ru*

Plankton metabolism determines fluctuations in the oxygen concentrations of a water body, its ecological condition, and exchange of CO_2 with the atmosphere. We used an automated device that allowed us to make mass measurements of intraday values of the gross primary production (GPP) and respiration (R) of plankton. During our studies of the Mozhaisk reservoir (Russia) in the summer of 2017, we established an important fact: the maximum values of GPP are observed essentially earlier in the daytime than those of R. This is explained by the fact that GPP is related to solar radiation (the maximum values are observed at noon), whereas R is related to the temperature of water, which reaches its maximum several hours after in the afternoon. As a result, the maximum value of dissolved oxygen is observed in the second half of the day, when GPP and R become even. The device we have designed may be used for continuous monitoring of metabolism of plankton and of its responses to various hydrometeorological, hydrochemical and anthropogenic impacts.

Keywords: primary production, respiration of plankton, intraday changes, automated measurement, dissolved oxygen, Mozhaisk reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 35–43

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.586+574.587

СОСТАВ И СТРУКТУРА АЛЬГОЦЕНОЗОВ БЕНТАЛИ КРУПНОЙ ЭВТРОФИРОВАННОЙ РЕКИ (НА ПРИМЕРЕ р. ОКА, РОССИЯ). СООБЩЕНИЕ 2. ПОКАЗАТЕЛИ ОБИЛИЯ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ

© 2023 г. Т. Хедаириа[a], *, А. Г. Охапкин[a], В. Н. Якимов[a]

[a] *Институт биологии и биомедицины, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия*

**e-mail: khedairia.ta@gmail.com*

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.
После доработки 06.05.2022 г.
Принята к публикации 06.09.2022 г.

Охарактеризовано количественное (численность, биомасса) развитие и пространственная неоднородность видовой структуры (видовое разнообразие, выровненность, доминирование) альгоценозов бентали устья крупной эвтрофно-гипертрофной реки после спада половодья. Продемонстрировано сходство и различие видовой структуры в разных типах сообществ бентали с более сложной организацией эпилитона и эпифитона на начальной стадии колонизации субстрата. Выявлены связи этих показателей с определяющими факторами среды обитания в условиях отсутствия биогенного лимитирования.

Ключевые слова: альгоценозы бентали, численность и биомасса, видовое разнообразие сообществ, факторы среды, пространственная неоднородность, устье р. Ока

DOI: 10.31857/S0320965223010072, **EDN:** KSFLFY

ВВЕДЕНИЕ

Альгоценозы бентали – важнейший компонент водных экосистем, определяющий их разнообразие и продуктивность. Важнейшие характеристики любых биотических сообществ – их видовое богатство и видовое разнообразие (Maguarran, 2004), определяющие через показатели обилия и продуцирования органического вещества устойчивость водных сообществ (Алимов, 2017), а также способность водоемов поддерживать тот или иной уровень продуктивности и через динамику функциональных характеристик биоценозов – качество воды и экологическое состояние водных объектов. Изучение структурных особенностей видового разнообразия при взаимодействии со средой обитания – фундаментальная задача водной экологии. Закономерности формирования и поддержания разнообразия сообществ привлекают внимание исследователей со второй половины XX в., в том числе и при изучении альгоценозов бентали (Ács, Kiss, 1993; Sabater, 2000; Щербак, Козийчук, 2016). Мониторинг экологического состояния водных объектов невозможен без определения базовых характеристик водных сообществ, в том числе и биоценозов дна, на основе которых можно выделить антропогенную составляющую общей изменчивости их структурных и функциональных показателей. Альгоценозы бентали крупнейшего водотока Европейской части России – р. Ока до сих пор находятся на начальной стадии изучения, поскольку основное внимание при исследовании водорослей уделяли фитопланктону (Rivers..., 2021). Для устьевого участка реки имеются сведения о составе и индикационных свойствах диатомовых микрофитобентоса, перифитона и прибрежно-водных растений (Охапкин, Хедаириа, 2019; Хедаириа, 2019, 2021; Хедаириа, Охапкин, 2020, 2021; Хедаириа и др., 2022а). Динамика состава, обилия, и их связи с факторами внешней среды не изучены.

Цель работы – охарактеризовать количественные параметры и основные компоненты видовой структуры альгоценозов, оценить пространственную неоднородность этих показателей в устьевом участке эвтрофно-гипретрофной р. Ока в мае 2019 г. в зависимости от факторов среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы фитобентоса (66) отбирали на 10 станциях, расположенных в рипали устьевого участка р. Ока в пределах г. Нижний Новгород в третьей

Таблица 1. Общая численность (*N*, млн кл./10 см^2) и биомасса (*B*, мг/10 см^2) различных альгоценозов бентали

Показатель обилия	Тип альгоценоза	Ст. 1–5		Ст. 6–10		Все станции	
		N	*B*	*N*	*B*	*N*	*B*
Min	Эпипелон	22.1	7.47	39.9	32.8	22.1	7.47
	Эпилитон	18.8	1.38	14.9	1.58	14.9	1.38
	Эпифитон	0.37	0.23	0.23	0.31	0.23	0.23
Max	Эпипелон	196.5	96.7	280.8	379.1	280.8	379.1
	Эпилитон	153.2	30.9	70.8	31.8	154.2	31.8
	Эпифитон	1.38	1.45	8.29	4.92	8.29	4.92
Mean	Эпипелон	69.7 ± 32.6 / 105	33.03 ± 16.3 / 111	162.8 ± 46.7 / 64	142.2 ± 62.8 / 9	116.2 ± 31.0 / 84	87.6 ± 35.5 / 128
	Эпилитон	61.3 ± 24.2 / 90	11 ± 5.1 / 105	33.6 ± 9.8 / 65	12.9 ± 5.7 / 98	47.4 ± 13.3 / 89	11.9 ± 3.6 / 96
	Эпифитон	0.91 ± 0.2 / 43	0.94 ± 0.2 / 54	2.65 ± 1.4 / 123	1.68 ± 0.8 / 112	1.78 ± 1.06 / 134	1.31 ± 0.61 / 104
Median	Эпипелон	40.2	19.4	202.8	127.6	65.6	36.4
	Эпилитон	46.8	6.66	24.8	10.3	29.4	8.26
	Эпифитон	0.98	0.87	1.07	1.04	1.07	0.95

Примечание. Здесь и в табл. 2 над чертой – среднее по станциям значение и его ошибка; под чертой – коэффициент вариации, %.

декаде мая 2019 г. Станции 1–5 располагались вдоль правого берега на расстоянии 4.0 км от впадения реки в р. Волга, остальные – вдоль левого берега на расстоянии 6.6 км. Методические подходы к отбору и обработке проб приведены ранее (Охапкин и др., 2019). В период отбора проб температура воды (Temp) колебалась от 17.5 до 21.8°C, прозрачность (Transp) была стабильно низкой (0.4–0.8 м), электропроводность (Elect) изменялась в пределах 522–568 μS/cm, а pH варьировала от 8.3 до 8.7.

Грунты изученного участка рипали р. Ока представлены в основном илами и сильно заиленными песками с вкраплением каменистого субстрата, сформированного преимущественно известняками. Высшая водная и прибрежно-водная растительность весной была развита слабо и сформирована отдельными экземплярами стрелолиста и немногочисленными особями кубышки и рдеста.

Подходы к отбору проб и их камеральной обработке приведены ранее (Хедаириа и др., 2022а, 2022б). Численность (*N*) фитобентоса подсчитывали в камере Учинская высотой 0.1 мм и выражали в млн клеток на 10 см^2, рассчитывая по формуле:

$$N = ((AV_0 \times 40)/(V_1 nS)) \times 10,$$

где A – общее количество подсчитанных при количественном учете клеток; n – число просчитанных полос камеры; V_0 – начальный объем образца, образованного из водорослей (мл); V_1 – объем просмотренной пробы; S – общая поверхность субстрата, обработанного при взятии пробы.

Биомассу (мг/10 см^2) подсчитывали счетно-объемным методом по работам (Комулайнен, 2003; Метелева, 2013). Доминирующими считали таксоны, биомасса или численность которых превышала или была равна 10% суммарных величин.

Для оценки структурного разнообразие альгоценозов использовали индексы видового разнообразия Шеннона–Уивера (H_b), доминирования Симпсона (D) и выровненности Пиелу (E) (Одум, 1975; Песенко, 1982; Шитиков и др., 2003). Полученные данные обрабатывали в среде R – открытой программной среде для статистических вычислений и моделирования (R Core Team, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Численность альгофлоры бентали устьевого р. Ока на различных субстратах изменялась от 0.23 до 280.8 млн кл./10 см^2, биомасса – от 0.23 мг до 379.1 мг/10 см^2. Наибольшие средние показатели количественного развития отмечены для эпипелона, наименьшие – для эпифитона. Интенсивность развития обрастаний эпилитона была ниже по численности в среднем в 2.5 раза, по биомассе – в 7.3 раз, чем эпипелона (табл. 1).

Плотность водорослей эпипелона значительно превышала таковую в альгоценозах, развивающихся на левом берегу (162.7 ± 46.7 млн/10 см^2), чем на правом (69.7 ± 32.6), хотя ее различия меж-

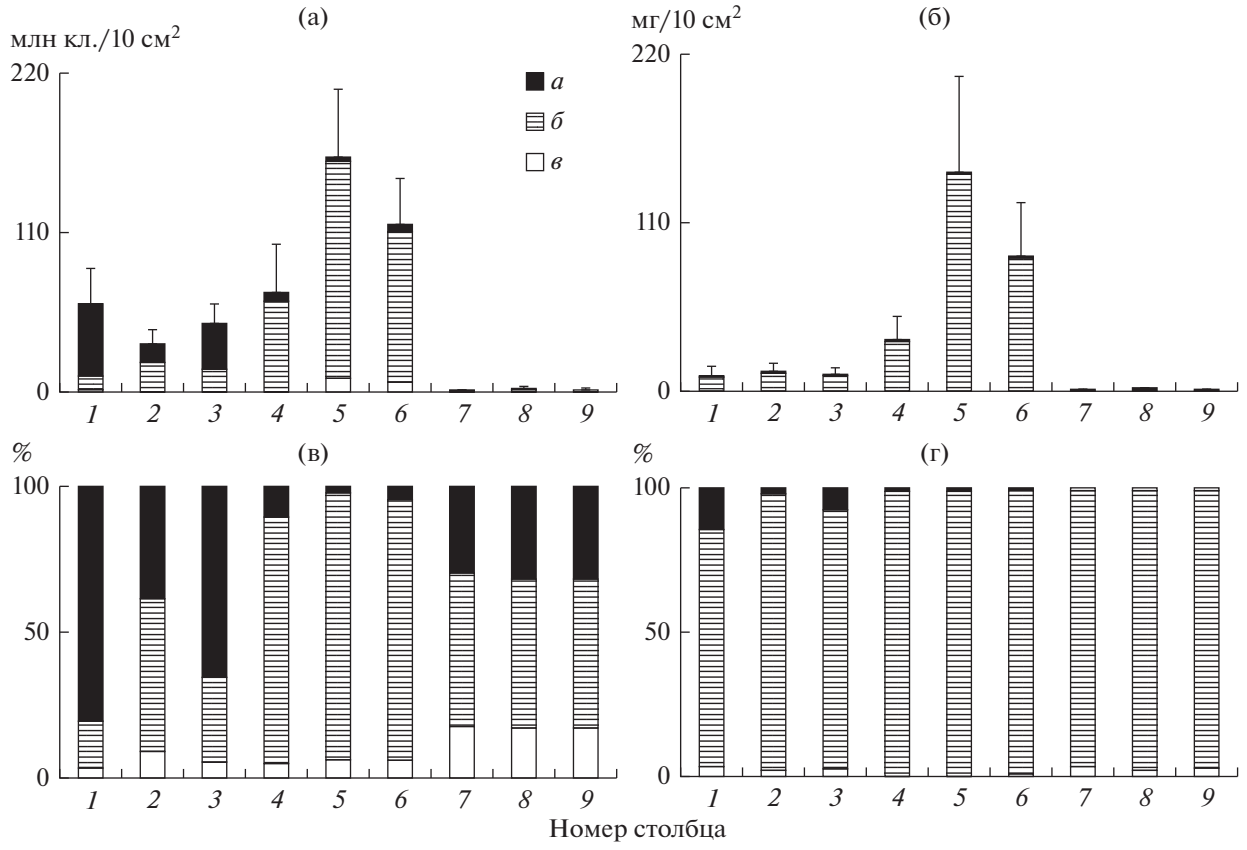

Рис. 1. Общая (млн кл./10 см^2 и относительная (%) численность (а, б) и биомасса, мг/10 см^2 (б, г) альгоценозов бентали: *а* – Cyanoprokaryota, *б* – Bacillariophyta, *в* – Chlorophyta; *1–3* – эпилитон; *4–6* – эпипелон; *7–9* – эпифитон; *1, 4, 7* – ст. 1–5; *2, 5, 8* – ст. 6–10; *3, 6, 9* – ст. 1–10.

ду типами субстратов по берегам (TukeyHSD, $p > 0.05$) не были статистически значимыми. Средний показатель биомассы на правом берегу (33.0 ± 16.3 мг/10 см^2) был достоверно ниже, чем на левом 142.1 ± 62.8 ($p < 0.05$). Для эпилитона наблюдали противоположную тенденцию. Численность сообществ на левом берегу реки (33.6 ± ± 9.8 млн/10 см^2) в среднем была меньше, чем на правом (61.2 ± 24.5), однако биомасса оказалась почти одинакова (12.9 ± 5.7 и 11.0 ± 5.1 мг/10 см^2 соответственно). По числу клеток и биомассе (0.91 ± 0.18 млн/10 см^2, 0.94 ± 0.22 мг/10 см^2) правобережные альгоценозы эпифитона уступали левобережным (2.65 ± 1.40 и 1.68 ± 0.84 соответственно). Таким образом, для эпипелона зарегистрированы достоверные различия показателей количественного развития вдоль берегов, а для эпилитона и эпифитона они не выявлены (TukeyHSD, $p > 0.05$).

Численность диатомовых и зеленых водорослей была выше в эпипелоне и эпилитоне, чем в эпифитоне. Цианопрокариоты численно лидировали на камнях, особенно на правобережных станциях, в эпипелоне они уступали диатомовым и зеленым (рис. 1). Динамика биомассы диатомовых и зеленых была сходна и повторяла таковую для общих показателей обилия. Биомасса цианопрокариот, максимальная в сообществах эпилитона правобережья, оказалась много ниже таковой диатомовых, а для эпипелона и эпифитона – и зеленых водорослей.

Оценка структурного разнообразия альгоценозов бентали (табл. 2) показала, что наиболее просто организованы сообщества эпипелона левобережных станций реки, продемонстрировавшие минимальные величины индекса Шеннона, более высокие показатели доминирования при пониженной выровненности видов в сообществах по обилию. Эпифитон в структурном отношении отличался низкими величинами доминирования и максимальными выровненности и видового разнообразия, особенно в левобережной зоне рипали реки. Сообщества эпилитона незначительно отличались от таковых эпифитона, и, как правило, их биоценотические характеристики статистически не различались. Для каменистого и растительного субстратов биоценотическая организация альгоценозов была более сложной в левобережье реки, а для эпипелона –

Таблица 2. Средние значения показателей разнообразия Шеннона (H), Симпсона (D) и Пиелу (E) по численности (*N*) и биомассе (*B*) фитобентоса естественных субстратов левобережных и правобережных участков р. Ока

Тип адьгоценоза	H_N	H_B	D_N	D_B	E_N	E_B
Станции 1–5						
Эпипелон	2.19 ± 0.20 / 26	2.28 ± 0.10 / 12	2.41 ± 0.10 / 29	0.35 ± 0.02 / 18	0.42 ± 0.04 / 24	0.49 ± 0.02 / 11
Эпилитон	1.91 ± 0.10 / 35	2.91 ± 0.13 / 14	0.45 ± 0.06 / 44	0.20 ± 0.02 / 31	0.42 ± 0.05 / 35	0.64 ± 0.02 / 13
Эпифитон	3.02 ± 0.13 / 18	2.29 ± 0.20 / 5	0.21 ± 0.02 / 46	0.34 ± 0.05 / 60	0.69 ± 0.02 / 14	0.51 ± 0.03 / 29
Станции 6–10						
Эпипелон	1.79 ± 0.35 / 64	1.34 ± 0.30 / 72	0.57 ± 0.09 / 48	0.67 ± 0.07 / 34	0.33 ± 0.06 / 62	0.25 ± 0.05 / 68
Эпилитон	2.98 ± 0.25 / 27	3.01 ± 0.18 / 19	0.23 ± 0.04 / 57	0.21 ± 0.03 / 43	0.61 ± 0.04 / 22	0.62 ± 0.03 / 15
Эпифитон	3.33 ± 0.11 / 11	2.97 ± 0.12 / 12	0.17 ± 0.02 / 30	0.21 ± 0.02 / 32	0.70 ± 0.02 / 10	0.63 ± 0.02 / 12

наоборот, что свидетельствует о неоднородности средовых факторов формирования структуры сообществ и ее заметном воздействии на различные компоненты биоценозов бентали.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Заметные различия в составе, обилии и биоценотических показателях альгоценозов небольшого по протяженности участка устья реки (~7 км от места впадения в р. Волга) отразили его четко выраженную биотопическую неоднородность. Эти различия определяются неоднородностью распределения основных средовых факторов, влияющих на структурные и продукционные показатели альгоценозов бентали, – температуры, гидродинамики, рельефа дна, субстрата, выедания травоядными животными и др.) (Allan, Castillo, 2007). К важнейшим лимитирующим факторам, определяющим обилие и сложность организации биотических сообществ, относятся частота и сила внешних нарушений среды, оцениваемая динамикой расхода воды (Ács, Kiss, 1993; Biggs, Smith, 2002). Ранее неоднократно отмечали, что именно расход воды часто контролирует пространственно-временные изменения состава и структуры альгоценозов бентали в водотоках, как в целом, так и отдельных их таксоценозов, например, диатомовых водорослей (Martínez de Fabricius et al., 2003; Комулайнен, 2005; Boix et al., 2010; Tang, Dudgeon, 2013).

Левобережные станции (6–8), расположенные в протоке, отделенной от основного русла островом (Гребневские пески), защищены от влияния высоких скоростей течения, интенсивного волнения и ветрового перемешивания водных масс. Кроме того, известно, что в рипали скорость потока много меньше, чем в медиали (Левадная, 1986). В этой части исследованной акватории устья наблюдается стагнация циркуляции водных масс, что оптимизирует среду обитания. В период отбора проб скорость течения и волнение на этих станциях не определяли, а температура воды (20.94 ± 0.29°C) и ее прозрачность (75.0 ± 2.24 см) были выше, чем на правобережных (18.38 ± 0.46°C и 62.5 ± 8.4 см соответственно). При этом, судя по коэффициентам вариации (C_v), температура и электропроводность воды оказались более выравненными у правого берега (C_v = 6 и 11%), чем у левого (31 и 19% соответственно), а прозрачность и активная реакция среды – наоборот (30 и 27% и 7 и 24% соответственно).

Увеличение прозрачности и температуры воды при снижении циркуляции водных масс привели к заметному росту обилия эпипелона (численности в среднем в 2.3 раза, биомассы в 4.3 раза) и увеличению доли планктонной составляющей (до 88 и 85% соответственно) в левобережье по сравнению с правобережными станциями. Все это, несомненно, свидетельствует о преимущественно планктоногенном происхождении эпипелона рипали реки в начале вегетационного сезона (последняя декада мая). В этот период в р. Ока наблюдается бурное развитие фитопланктона за счет вегетации Centrophyceae, особенно *Stephanodiscus hantzschii* (Okhapkin et al., 2014), который был отмечен и в составе доминантов донных альгоценозов. Автохтонная составляющая в микрофито-

бентосе (истинно донные и донно-планктонные компоненты альгофлоры) сильно уступала (в среднем на 9–16% численности и 15–31% биомассы) аллохтонной, особенно у левого берега. Роль автохтонной (связанной с субстратом) составляющей в структуре эпипелона оказалась минимальной по сравнению с эпилитоном (88–93% средних значений численности и 87–88% биомассы) и эпифитоном (70–73 и 78–80% соответственно). При этом относительные показатели обилия (доля той или иной группы водорослей в общей численности и общей биомассе) для эпипелона и эпифитона были сильно выровнены вдоль берегов (рис. 1). Для эпилитона эти различия четче проявились по численности в отличие от биомассы, средние значения которой вдоль берегов были почти одинаковы (табл. 1). Это связано с неоднородностью структуры количественных показателей альгоценозов эпилитона с участием цианобактерий, абсолютные и относительные показатели значимости которых в сообществах, формирующихся на каменистом субстрате, сильно варьировали.

Роль планктона в формировании альгоценозов бентали отмечают все исследователи перифитона и микрофитобентоса (Волга..., 1978; Макаревич, 2003; Komulainen, 2005; Kasperovičiene, Karosene, 2005; Rusanov et al., 2009, 2012; Клоченко и др., 2013; Метелева, 2013 и др.). Так, Левадная (1986) при характеристике микрофитобентоса р. Енисей указывает максимальную численность сообщества для псаммореофильных группировок (11 985.0 млрд кл./м^2), причем на 92% ее формировали осевшие планктонные диатомеи.

Более низкие значения численности и биомассы сообществ обрастателей водных макрофитов по сравнению с каменистым субстратом зарегистрированы и для альгоценозов бентали р. Ствиги (Корнейчук, Киричук, 2017), что характерно для начальных стадий первичной сукцессии перифитона. Время существования этого фитоперифитона к моменту отбора проб (примерно 3–4 нед) было много меньше, чем у сообществ эпилитона и эпипелона. Минимальная роль планктонных водорослей в формировании эпилитона может быть следствием воздействия придонных гидродинамических явлений, способствующих их смыву, а также из-за особенностей растительного субстрата. В отличие от поверхности камней, листовая поверхность растений покрыта выделяемой ими слизью, к которой, по-видимому, могут лучше “приклеиваться” организмы планктона.

Обилие и видовое разнообразие эпифитона имели недостоверно выраженную тенденцию к росту у левого берега, где четче проявилась пространственная неоднородность численности и биомассы (табл. 1), в то время как видовое разнообразие варьировало меньше (табл. 2). Для эпилитона проявилась аналогичная тенденция, но пространственная неоднородность количественных характеристик оказалась несколько выше на ст. 1–5, тогда как варьирование индексов разнообразия, оцененное по разным показателям обилия, не проявило четких различий вдоль берегов. Для эпипелона, как и эпилитона, различия обилия между станциями более четко выражены в правобережной рипали при достоверном росте численности и биомассы в застойной левобережной части устья. Видовое разнообразие левобережных сообществ мягких грунтов при этом изменялось сильнее, чем в сообществах вдоль правого берега.

Меньшее варьирование количественных характеристик населения неживых субстратов (мягкие грунты и камни) на левобережных станциях (C_v = 64–65% численность и 98–99% биомасса) может быть показателем более благоприятных условий обитания в сравнении с правобережьем (90–105 и 105–111% соответственно). В отличие от неживых субстратов, первые стадии сукцессии фитоперифитона характеризовались большей неоднородностью показателей обилия водорослей (C_v =112–123% в левобережье против 43–54% на ст. 1–5) при снижении интенсивности внешних нарушений, что можно связать со спецификой растения как поверхности для обитания перифитона и наличием биотических взаимоотношений, четче выраженных в более стабильной среде. Известно (Шевченко и др., 2009; Корнейчук, Киричук, 2017), что на разных видах водных растений в одном водоеме формируются разные по составу и продуктивности сообщества эпифитона, что связано со степенью сформированности водной растительности, а также может являться следствием биотических взаимодействий водоросль – растение-форофит.

Видовая структура биотических сообществ – фундаментальная характеристика, которая, наряду с обилием, служит чутким индикатором степени благоприятствования среды обитания, мерилом их устойчивости, наличия и степени влияния негативных факторов (Magurran, 2004; Алимов, 2017). Компоненты видовой структуры сообществ (видовое богатство, видовое разнообразие) отразили разрушающее воздействие режима паводков на сообщества фитоперифитона р. Дунай (Ács, Kiss, 1993) и небольших олиготрофных низкотемпературных водотоков Новой Зеландии (Biggs, Smith, 2002), продемонстрировали заметную связь микрофитобентоса водоемов Килийской дельты р. Дунай с типом донных отложений, скоростью течения и соленостью воды (Щербак, Козийчук, 2016). Видовое разнообразие и выровненность в сообществах альгоценозов бентали четче других показателей продемонстрировали воздействие тяжелых металлов (Cu, Pb, Zn и др.) на эко-

Таблица 3. Значимые ($p < 0.05$) коэффициенты корреляции некоторых биоценотических характеристик альгоценозов бентали и факторов водной среды

N	*B*	*S*	S_d	H_b	D	E
			Эпипелон			
B (0.81) S_d (−0.71) *S* (0.58) Temp (0.47)	*N* (0.81) S_d (−0.52) D (0.78) E (−0.77)	*N* (0.58) Temp (0.61) Transp (0.62)	*N* (−0.71) *B* (−0.52) H_b (0.56) D (−0.67) E (0.62) Temp (0.59) Elect (−0.51)	*B* (−0.73) S_d (0.56) Elect (0.65)	*B* (0.78) S_d (−0.67) Elect (0.72) Temp (0.52)	*B* (−0.77) S_d (0.62) Temp (0.51) Elect (−0.70)
			Эпилитон			
B (0.77)	*N* (0.77) S_d (−0.59) Transp (0.47)	H_b (0.58) Transp (0.47)	*B* (−0.59) D (−0.65) E (0.55)	*S* (0.58)	S_d (−0.65)	S_d (0.55)
			Эпифитон			
–	*S* (0.39)	*B* (0.39) H_b (0.68) D (−0.55) E (0.40) Temp (0.56)	H_b (0.73) D (−0.77) E (0.76)	S_d (0.73) *S* (0.68) Temp (0.61)	S_d (−0.77) *S* (−0.55) Temp (0.50)	S_d (0.76) *S* (0.40) Temp (0.54)
			Все альгоценозы			
B (0.80) S_d (−0.46) *S* (0.48)	*N* (0.80) H_b (−0.57) D (0.67) E (−0.64) S_d (−0.47) *S* (0.40)	*N* (0.48) *B* (0.40) Transp (0.26) Temp (0.55) Elect (0.26)	*N* (−0.46) *B* (−0.42) H_b (0.68) D (−0.73) E (0.73) pH (0.27)	*B* (−0.57) S_d (0.68)	*B* (0.67) S_d (−0.73)	*B* (−0.64) S_d (0.73)

Примечание. Условные обозначения даны в тексте.

систему р. Гуадамар (Испания) (Sabater, 2000). Оценка качества воды и экологического состояния небольшого притока р. Волга (Тверская обл.) охарактеризовала определяющее влияние гидрохимических параметров (электропроводности, pH и цветности) на основные параметры видовой структуры таксоценозов Bacillariophyta (Schletterer et al., 2011).

Корреляционный анализ связи основных биоценотических показателей сообществ с обилием и некоторыми факторами среды обитания (табл. 3) показал, что численность и биомасса альгоценозов бентали сильно коррелируют друг с другом, хотя у сообществ эпилитона ($r = 0.69$) и эпипелона (0.76) левобережных станций эта связь менее тесная, чем в правобережных (0.93 и 0.99 соответственно). Это косвенно свидетельствует о более сложной размерной структуре исследованных сообществ в более застойных условиях среды. Оба показателя достаточно слабо связаны с видовым богатством в целом ($r = 0.40–0.48$), и с числом доминирующих видов (−(0.46–0.47)), хотя для эпипелона и эпилитона отрицательная связь с разнообразием доминантов выражена четче (−(0.52–0.71)). Для фитобентоса мягких грунтов и обрастаний каменистых субстратов в отдельно взятых районах вдоль берегов выявлены отрицательная средняя связь обилия с электропроводностью (r = (−0.64–0.78), ст. 1–5) и положительная с pH (0.71) и прозрачностью (0.73) воды (ст. 6–10). Биомасса эпифитона, слабо ($r = 0.39$) связанная с общим видовым богатством сообществ, имела тенденцию к росту в более стабильной и прогретой части левобережья (коэффициенты корреляции численности и биомассы с температурой воды были 0.64 для обоих показателей). С ростом биомассы сообществ формировалась слабо выраженная тенденция снижения разнообразия и упрощение структуры альгоценозов при доминировании немногочисленных видов водорослей.

Параметры видовой структуры сообществ прикрепленных водорослей (видовое разнообразие, выровненность) отрицательно коррелировали с биомассой и определялись, главным образом, числом доминирующих видов (табл. 3). В олиго-полидоминантных альгоценозах уровень

количественного развития и показатели доминирования снижаются, а выровненность видов растет (Одум, 1975). Для эпифитона и эпипелона более значимы параметры видового богатства (число доминантов и общее количество видов), зависимость сложности организации сообществ с биомассой очень четко прослеживалась только для эпипелона (табл. 3). Для этой группы альгоценозов связь видового разнообразия с числом ценозообразующих таксонов в сравнении с другими сообществами выражена несколько слабее. Среди факторов внешней среды у эпипелона и эпифитона проявилась зависимость от электропроводности (первого типа альгоценозов) и температуры воды (у обоих типов).

Таким образом, параметры видовой структуры альгоценозов бентали в условиях, формирующихся после окончания половодья при прогрессирующем прогревании водных масс и отсутствии биогенного лимитирования, определялись величинами их биомассы и числом доминирующих видов и, в меньше степени, зависели от общего их видового богатства. При отсутствии сильно выраженных нарушений среды обитания сложность организации сообществ, как правило, возрастала с ростом температуры и электропроводности (минерализации), а в правобережье – pH водных масс. Таким образом, высокие разнообразие состава, показатели количественного развития альгоценозов бентали, их значимые индикационные свойства дают основания для получения надежных и адекватных оценок экологического состояния и качества воды исследованной водной экосистемы.

Выводы. Видовое богатство и количественное развитие альгоценозов бентали определяют диатомовые и зеленые водоросли; в эпилитоне правобережья заметнее численное развитие цианопрокариот. Снижение интенсивности внешних нарушений (гидродинамика) на фоне роста температуры и прозрачности воды при достаточном количестве элементов минерального питания способствует увеличению не только видового богатства бентосных альгоценозов, но и росту их продуктивности и усложнению структуры сообществ, что приводило к их заметным пространственным различиям вдоль берегов. Эта неоднородность четче выражена для индексов видового разнообразия и более сглажена для показателей обилия (больше для численности, чем для биомассы). В начале вегетационного периода (весна) ценозы микрофитобентоса почти полностью определяются структурой планктона и его количественным развитием, доля автохтонных компонентов (истинно бентосных, планктонно-бентосных и обрастателей) не превышает 12–22% показателей обилия. Первые стадии сукцесии эпифитона при высоком видовом богатстве альгоценозов (131 вид, из них 21 преобладают по обилию) отличались самыми низкими величинами численности и биомассы и незначительным уровнем доминирования. Минимальные значения количественного развития эпифитона по сравнению с эпилитоном определялись меньшим на момент исследования временем его существования (возрастом), а высокие показатели разнообразия и видового богатства – активной миграцией водорослей из микрофитобентоса и планктона и сильной конкуренции за ресурсы (биогены, площадь субстрата). Обилие (численность, биомасса), в основном, общим видовым богатством донных альгоценозов и снижалось с увеличением количества доминант, а для отдельных типов сообществ – прозрачностью, температурой и электропроводностью. Параметры видовой структуры в первую очередь зависели от величины биомассы альгоцеозов и числа доминирующих в них видов и, в меньшей степени, от видового богатства. Сложность организации сообществ возрастала с ростом температуры и минерализации (электропроводности), а в правобережье – pH водных масс.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках выполнения НИР Института биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского: “Исследование структуры и динамика растительного покрова Нижегородского Поволжья в условиях антропогенной трансформации территории и изменения климата (34.29.35, 2019-2023)”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. 2017. Стабильность и устойчивость водных экосистем // Гидробиол. журн. Т. 53. № 1. С. 3.

Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.

Касперовичене Ю., Каросене Ю. 2005. Структурно-функциональная характеристика эпифитона и фитопланктона литоральной зоны оз. Спера (Литва) // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. № 5. С. 70.

Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Харченко Г.В. 2013. Структурная организация фитопланктона и фитоэпифитона озер г. Киева // Гидробиол. журн. Т. 49. № 2. С. 50.

Комулайнен С.Ф. 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.

Комулайнен С.Ф. 2005.Структура и функционирование фитоперифитона в малых реках Восточной Фенноскандии: Дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 257 с.

Корнейчук Н.Н., Киричук Г.Е. 2017. Структурно-функциональная организация фитомикроперифитона трансграничной р. Ствиги // Гидробиол. журн. Т. 53. № 5. С. 3.

Левадная Г.Д. 1986. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука.

Макаревич Т. А. 2003. Таксономическая структура альгофлоры планктона и перифитона небольшого димиктического озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. II Междунар. конф. Минск, Нарочь, 22–26 сентября. 2003 г. Минск: Изд-во Белорус. ун-та. С. 305.

Метелева Н.Ю. 2013. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок.

Одум Ю. 1975. Основы экологии. Москва: Мир. (*Odum E.P., Odum H.T.* 1959. Fundamentals of Ecology. London: Saunders.)

Охапкин А.Г., Воденеева Е.Л., Старцева Н.А., Хедаириа Т. 2019. Экологический мониторинг. Методы изучения фитобентоса пресных водоемов пособие. Нижний Новгород: Нижегород. гос. ун-т.

Охапкин А.Г., Хедаириа Т. 2019. Диатомовые водоросли как компонент донных альгоценозов устьевого участка реки Оки // Вопросы современной альгологии. № 2(20). С. 60.

Хедаириа Т. 2019. К характеристике фитобентоса реки Оки // Биосистемы. Нижний Новгород: Нижегород гос. ун-т. С. 235.

Хедаириа Т. 2021. Экологическая характеристика состава диатомовых водорослей бентосных альгоценозов устья р. Оки // Вопросы современной альгологии. № 1(25). С. 131. URL: http://algology.ru/1650

Хедаириа Т., Охапкин А.Г. 2020. Состав диатомовых водорослей устьевого участка реки Оки // Биосистемы. Нижний Новгород: Нижегородский гос. университет. С. 218.

Хедаириа Т.М., Охапкин А.Г. 2021. Диатомовые водоросли альгоценозов бентали как показатели качества воды устья р. Оки (Россия) // Принципы экологии. № 3. С. 99.

Хедаириа Т., Охапкин А.Г., Генкал С.И. и др. 2022а. Состав и экологическая характеристика диатомовых водорослей альгоценозов бентали устья крупной эвтрофно-гипертрофной реки (р. Ока, Россия) // Биология внутр. вод. № 4. С. 372. https://doi.org/10.1134/S1995082922040320

Хедаириа Т., Охапкин А.Г., Фукина Д.Г. 2022б. Состав и структура альгоценозов бентали крупной эфтрофированной реки (р. Ока, Россия). Сообщение 1. Таксономическая характеристика и доминирующие виды сообществ // Биология внутр. вод. № 5. С. 493. https://doi.org/10.31857/S0320965222050151 https://doi.org/10.1134/S1995082922050121

Песенко И.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука.

Шевченко Т.Ф., Харченко С.В., Клоченко П.Д. 2009. Ценологический анализ фитоэпифитона водоемов г. Киева // Гидробиол. журн. Т. 45. № 5. С. 47.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.

Щербак В.И., Козийчук Э.Ш. 2016. Динамика микрофитобентоса разнотипных водных объектов Килийской дельты Дуная в зависимости от некоторых экологических факторов // Гидробиол. журн. Т. 53. № 1. С. 3.

Ács É., Kiss K. 1993. Effects of water discharge on periphyton abundance and diversity in a large river, River Danube, Hangary // Hydrobiologia. V. 249. P. 125.

Allan J.D., Castillo M.M. 2007. Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. New York: Chapman and Hall. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5583-6

Biggs B.G.F., Smith R. 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients // Limnol., Oceanogr. V. 47. № 4. P. 1175.

Boix D., Garcia-Berthou E., Gascon S. et al. 2010. Response of community structure to sustained drought in Mediterranean rivers // J. Hydrol. V. 383. P. 135.

Magurran A.E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publishing.

Martinez de Fabricius A.L., Maidana N., Gomez N., Sabater S. 2003. Distribution patterns of benthic diatoms in a Pampean river exposed to seasonal floods: the Cuarto River (Argentina) // Biodiversity and Conservation. V. 12. P. 2443.

Okhapkin A.G., Genkal S.I., Sharagina E.M., Vodeneeva E.L. 2014. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21th century // Inland Water Biol. V. 7. № 4. P. 357. https://doi.org/10.1134/S1995082914040142

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org.

Rivers of Europe. 2021. Netherlands: Elsevier.

Rusanov A.G., Stanislavskaya E.V., Ács É. 2009. Distribution of periphytic diatoms in the rivers of the Lake Ladoga basin (Northwestern Russia) // Acta Botanica Croatica. V. 68. P. 301.

Rusanov A.G., Stanislavskaya E.V., Ács É. 2012. Periphytic algal assemblages along environmental gradients in the rivers of the Lake Ladoga basin, Northwestern Russia: implication for the water quality assessment // Hydrobiologia. V. 695. P. 305.

Sabater S. 2000. Diatom communities as indicators of environmental stress in the Guadiamar River, S-W. Spain, following a major mine tailings spill // J. Appl. Phycol. V. 12. P. 113.

Schletterer M., Schönhuber M., Füreder L. 2011. Biodiversity of diatoms and macroinvertebrates in an east European lowland river, the Tudovka River (Tver Region, Russia) // Boreal Environment Research. V. 16. P. 79.

Tang T.S., Niu S.Q., Dudgeon D. 2013. Responses of epibenthic algal assemblages to water abstraction in Hong Kong streams // Hydrobiologia. V. 703. P. 225.

Composition and Structure of Benthal Algocenoses of a Large Eutrophic River (Example of the Oka River, Russia) II. Abundance Indicators and Species Diversity of Communities

T. Khedairia[1], *, A. G. Okhapkin[1], and B. N. Yakimov[1]

[1]*Department of Botany and Zoology, Lobachevsky University, Institute of Biology and Biomedicine, Nizhny Novgorod, Russia*

**e-mail: khedairia.ta@gmail.com*

The indicators of quantitative development (abundance, biomass) and spatial heterogeneity of the characteristics of the species structure (species diversity, evenness, dominance) of the benthal algocenoses of the mouth of a large eutrophic-hypertrophic river in the period after the recession of the flood are characterized. The similarity and difference in the species structure in different types of benthal communities with a more complex organization of epilithon and epiphyton at the initial stage of substrate colonization was demonstrated. Relationships of these indicators with the determining factors of the environment in the absence of biogenic limitation were revealed.

Keywords: benthal algocenoses, abundance and biomass, species diversity of communities, environmental factors, spatial heterogeneity, mouth of the Oka River

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 44–52

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.34.579.222.579.6

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ (ОБЗОР)

© 2023 г. Ю. М. Поляк[a], *, В. И. Сухаревич[a]

[a]Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук – Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

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

Поступила в редакцию 08.02.2022 г.
После доработки 07.07.2022 г.
Принята к публикации 11.07.2022 г.

Настоящий обзор посвящен цианобактериям и их метаболитам с полезными для человека свойствами. Метаболиты цианобактерий отличаются уникальным многообразием. Многие из них проявляют антибактериальную, антифунгальную, противоопухолевую, иммуносупрессивную и антиоксидантную активность. Обсуждаются проблемы и перспективы использования цианобактерий и биологически активных продуктов их метаболизма. Рассматриваются вопросы получения лекарственных препаратов и других ценных продуктов (пигментов, ферментов, аминокислот, витаминов, разлагаемого пластика), оценивается потенциал цианобактерий как источника биотоплива.

Ключевые слова: биологически активные соединения, биосинтез, антимикробная активность, цианотоксины, биомасса, биотопливо

DOI: 10.31857/S032096522301014X, **EDN:** KTGCOC

Цианобактерии широко распространены в пресноводных и морских экосистемах, и известны, прежде всего, как продуценты сильнодействующих токсинов, опасных для человека и других организмов. На протяжении длительного времени внимание ученых было сосредоточено на изучении токсигенных видов цианобактерий, выделении и идентификации токсинов, создании методов и систем очистки воды, как питьевой, так и используемой в рекреационных и других целях (Поляк, Сухаревич, 2017; Белых и др., 2020; Burford et al., 2020).

В последние годы цианобактерии все чаще становятся предметом еще одного направления исследований. Их рассматривают в качестве источника полезных биологически активных соединений, важных, а иногда просто необходимых, в разных сферах человеческой деятельности (Mi et al., 2017; Немцева и др., 2019; Jodlbauer et al., 2021). Многие из продуктов метаболизма цианобактерий имеют коммерческую ценность.

В процессе своего метаболизма цианобактерии образуют аминокислоты, жирные кислоты, макролиды, амиды и другие соединения. При анализе 670 публикаций, посвященных метаболитам цианобактерий (Demay et al., 2019), установлено, что представители >90 родов цианобактерий образуют вещества с потенциально полезными свойствами.

Цель настоящего обзора – анализ современных данных о разнообразии цианобактерий (продуцентов биологически активных соединений), химическом разнообразии веществ, образуемых цианобактериями, возможности их использования в различных областях.

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМАТИКИ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И РАЗНООБРАЗИЕ ИХ МЕТАБОЛИТОВ

В настоящее время известно >400 родов и 5000 видов цианобактерий, обитающих в пресноводных водоемах, морях, океанах, соленых и щелочных озерах, наземных экосистемах (Komarek et al., 2014; Hauer, Komarek, 2021). Систематика цианобактерий традиционно опиралась на морфологические признаки вида, однако в последние десятилетия, с активным развитием молекулярно-биологических методов исследований, систематическое положение цианобактерий подвергается ревизии. Цианобактерии – продуценты биологически активных соединений – могут иметь несколько разных названий, что затрудняет систематизацию новых данных. Например, некоторые цианобактерии, известные на протяжении

многих лет, как представители рода *Oscillatoria*, впоследствии были отнесены к родам *Limnothrix, Planktothrix, Phormidium* (Mühlsteinová et al., 2018). Род *Limnospira*, представители которого широко распространены и активно используются в биотехнологии и сельском хозяйстве, ранее был известен как *Arthrospira* (Hicks et al., 2021; Макеева, Осипова, 2022).

Кроме того, многие биологически активные соединения могут быть образованы представителями различных родов и, таким образом, встречаются у цианобактерий разных таксономических групп. Так, продуцентом циклического пептида анабенопептина (ABPN) считали пресноводную цианобактерию *Dolichospermum flos-aquae* (Brébisson ex Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & J. Komárek (*Anabaena flos-aquae*), у которой он был обнаружен впервые (Harada et al., 1995). В настоящее время выделено >100 анабенопептинов у представителей различных родов цианобактерий, включая морские виды.

Демей с соавт. (Demay et al., 2019) выделяют 260 семейств метаболитов цианобактерий в соответствии с их химическим классом. Наибольшее количество различных метаболитов образуют виды, относящиеся к порядкам Oscillatoriales (153 группы метаболитов) и Nostocales (98 групп). Значительное число биологически активных метаболитов выявлено и у представителей других родов. Например, у цианобактерий рода *Synechococcus* обнаружены метаболиты, относящиеся к >30 разным группам.

По химическому строению и свойствам выделяют десять основных классов соединений: алкалоиды, терпены, пептиды, депсипептиды, липопептиды, макролиды, лактоны, полисахариды, липиды и поликетиды. По биологической активности метаболиты цианобактерий относят к четырнадцати классам на основании их летальности, гепатотоксичности, дерматотоксичности, цитотоксичности, невротического действия, противовоспалительной, антиоксидантной, антивирусной, противоводорослевой, антибактериальной, антифунгальной, антипротозойной активности, ингибирующего действия на ферменты (Demay et al., 2019).

БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

Метаболиты цианобактерий могут быть использованы в различных сферах человеческой деятельности, включая фармакологию, где нетоксичные для человека антимикробные вещества необходимы для создания безопасных лекарственных препаратов, и пищевую промышленность, где их применяют для защиты продуктов от порчи (Abushelaibi et al., 2012; Sung et al., 2013).

Антибактериальная и антифунгальная активность. Среди биологически активных соединений цианобактерий, обладающих антибактериальной активностью, – алкалоиды, терпены, пептиды (табл. 1). Большинство этих соединений проявляет активность не только по отношению к бактериям, но и по отношению к другим микроорганизмам. Многие продукты метаболизма цианобактерий имеют высокую антифунгальную активность (табл. 1). Некоторые группы таких соединений, например, хассаллидины, обладают специфической активностью против грибов, не проявляя антибактериальной активности (Demay et al., 2019). Метаболиты цианобактерий с антифунгальными свойствами имеют особое значение, поскольку природных средств борьбы с грибами в настоящее время известно немного. В значительной степени это связано с повышенной устойчивостью грибов к действию неблагоприятных факторов, их способностью к быстрому и интенсивному размножению.

Специфической антифунгальной активностью обладают многие биологически активные соединения, выделенные из цианобактерий, относящихся к родам *Nostocales* и *Lyngbya* (Kulik, 1995). Идентифицированы и запатентованы метаболиты цианобактерий, подавляющие развитие грибов – патогенов сельскохозяйственных культур (Prasanna et al., 2010). Особенно высокой активностью против фитопатогенных грибов отличаются продукты метаболизма цианобактерии *Fischerella muscicola* Gomont.

Антиводорослевая активность. Образование соединений, обладающих антиводорослевой активностью, позволяет цианобактериям вступать в аллелопатические взаимоотношения в альгоценозах. Метаболиты цианобактерий действуют против общих механизмов фотосинтеза и могут подавлять активность фотосистемы II, как у других цианобактерий, так и у представителей эукариотических микроводорослей. В морской среде, благодаря включению галогенов в синтез биологически активных соединений водорослей, их аллелопатическое действие носит более специфичный характер, чем в пресной (Андреева и др., 2020).

Антивирусная активность цианобактерий в настоящее время мало изучена, однако известно, что метаболиты цианобактерий могут оказывать антивирусное действие (Vijayakumar, Menakha, 2015; Thuan et al., 2019). Такой активностью обладают алкалоиды, продуцируемые некоторыми представителями рода *Oscillatoria, Lyngbya majuscula* и другими цианобактериями.

Противоопухолевая активность. Для оценки противоопухолевой активности метаболитов цианобактерий изучают, прежде всего, их цитотоксичность. Цитотоксическим действием обладают продукты метаболизма цианобактерий родов

Таблица 1. Антимикробная активность метаболитов цианобактерий

Соединения	Продуценты	Активность	Литературный источник
Алкалоиды (аналоги гапалиндола)	*Westiellopsis* sp., *Fischerella musicola, F. ambigua*	Антибактериальная, антифунгальная, антиводорослевая, цитотоксическая	Kim et al., 2012; Hillwig et al., 2014
Терпены (абиетиновые кислоты)	*Chroococcidiopsis* sp., *Leptolyngbya ectocarpi, Nodosilinea nodulosa, Nostoc* sp., *Plectonema radiosum, Synechocystis salina*	Антибактериальная, цитотоксическая (не проявляют антифунгальной активности)	Costa et al., 2016
Депсипептиды (аналоги кулолида)	*Lyngbya majuscula, Moorea producens, Okeania* sp., *Oscillatoria margaritifera, Symploca hydnoides*	Антибактериальная, цитотоксическая (не проявляют антифунгальной активности)	Almaliti et al., 2017; Iwasaki et al., 2017
Гликолипопептиды (хассаллидины)	*Aphanizomenon gracile, Cylindrospermopsis raciborskii, Anabaena* sp., *Nostoc* sp., *Tolypothrix* sp., *Planktothrix serta*	Антифунгальная (не проявляют антибактериальной активности)	Vestola et al., 2014; Pancrace et al., 2017
Липопептиды (лингбиабеллины)	*Lyngbya majuscula, Lyngbya polychroa*	Антифунгальная, цитотоксическая, иммуносупрессивная	Meickle et al., 2009; Tan et al., 2010
Производные гуанидина (микрогуанидины)	*Microcystis aeruginosa, Microcystis* sp.	Антифунгальная, ингбирование протеаз (не проявляют цитотоксичности)	Gesner-Apter, Carmeli, 2008; Adiv, Carmeli, 2013

Anabaena, Nostoc, Lyngbya, Scytonema и другие (Demay et al., 2019). Цианобактерия *Symploca* sp. Kützing ex Gomont образует ларгазол, который индуцирует цитотоксические процессы в раковых клетках и может быть использован как антираковый агент (табл. 2).

Для лечения рака могут использоваться и некоторые цианотоксины (Немцева и др., 2019). Цианотоксины обладают многими опасными для человека свойствами: воздействуют на дыхательную систему, вызывают патологию желудочно-кишечного тракта и кожи, обладают тератогенным и канцерогенным действием. Однако в последнее время при изучении физико-химических свойств цианотоксинов, обращают внимание и на их полезные свойства, в частности, на мощный противораковый потенциал. Среди токсинов цианобактерий, которые могут обладать фармакологической активностью, – анатоксин-а, цилиндроспермопсин, микроцистины, липополисахариды (Chorus et al., 2000; El-Deeb, 2016). В настоящее время изучают возможность применения цианотоксинов в малых дозах в качестве противоопухолевых препаратов (Zahra et al. 2020).

Пигменты с антиоксидантной активностью. Цианобактерии продуцируют пигменты, обладающие антиоксидантной активностью, – фикобилипротеины и каротиноиды (Saini et al., 2018). По своей биологической природе, они безвредны для человека и могут заменить химические красители в пищевых продуктах, фармацевтических препаратах и косметических средствах (табл. 2). Пигменты цианобактерий защищают клетки от УФ-излучения и фотоокисления (Поляк, 2015). Потребность в антиоксидантных пигментах достаточно велика, что указывает на большой биотехнологический потенциал этой группы метаболитов цианобактерий.

Значительная часть (20% сухой массы) биомассы многих цианобактерий представлена фикобилипротеинами (Prasanna et al., 2007). Наряду с хлорофиллом *a* фикобилипротеины относятся к основным фотосинтетическим пигментам цианобактерий. Среди различных факторов среды, наибольшее влияние на синтез фикобилипротеинов оказывает свет, который можно использовать для увеличения выхода пигментов. Способность цианобактерий адаптировать метаболические пути в ответ на изменения окружающей среды определяет пластичность их метаболизма, их уникальную способность адаптироваться к условиям среды обитания (Polyak, Sukharevich, 2020).

В фармакологических и медицинских исследованиях (например, в исследованиях иммунной системы) при изучении биологических процессов на молекулярном уровне фикобилипротеины ис-

Таблица 2. Возможные способы применения метаболитов цианобактерий

Область применения	Соединения	Назначение	Продуценты	Литературный источник
Лекарственные и косметические средства	Депсипептиды (ларгазол, хойамид)	Противоопухолевые агенты	*Symploca* sp., *Moorea producens, Phormidium gracile*	Hong, Luesch 2012; Li et al., 2016
	Алкалоиды (сцитонемин)	Защита от ультрафиолетового излучения	*Nostoc, Scytonema, Calothrix, Lyngbya* и др.	Pathak et al., 2020
	Аминокислоты (микоспорино-подобные аминокислоты)		*Anabaena, Lyngbya* и др.	Jain et al., 2017
	Фикобилипротеины (фикоцианин, фикоэритрин)	Альтернатива химическим красителям	Все цианобактерии	Prasanna et al., 2010
Продукты питания	Витамины (B_{12}, B_1, B_2, C)	Пищевые добавки	*Anabaena, Arthrospira, Nostoc, Oscillatoria* и др.	Nandagopal et al., 2021
	Полиненасыщенные жирные кислоты (ω-3, ω-6)		*Arthrospira*	Conde et al., 2021
Растениеводство	Ауксины (β-индолилуксусная кислота)	Гормоны роста растений	*Anabaena, Calothrix, Plectonema, Nostoc* и др.	Prasanna et al., 2010
	Ферменты (гидролитические ферменты)	Защита растений от патогенных грибов	*Anabaena* и др.	Gupta et al., 2011
Биотопливо	Водород	Экологически чистый, возобновляемый ресурс	*Anabaena, Calothrix, Oscillatoria, Nostoc* и др.	Sadvakasova et al., 2020
Биопластик	Полигидрокси-бутират	Быстро разлагаемый пластик	*Synechocystis* sp. PCC 6803	Koch et al., 2020

пользуют в качестве флуоресцентных меток (Кучмий и др., 2012). Красители на основе пигментов цианобактерий могут применяться в производстве шампуней, пены для ванн, при изготовлении косметических средств, в том числе, губной помады. Получен ряд патентов на применение пигментов цианобактерий в косметической промышленности (Prasanna et al., 2010).

Среди ценных натуральных продуктов цианобактерий – липидорастворимый желто-коричневый пигмент сцитонемин, обладающий защитными свойствами от ультрафиолетового излучения (Pathak et al., 2020). Сцитонемин найден только у цианобактерий и, благодаря своей антиоксидантной активности, может быть использован как косметическое средство для защиты от УФ лучей (табл. 2).

Ферменты. Большого внимания заслуживает способность цианобактерий синтезировать ферменты, в том числе, целлюлазы, амилазы, галактозидазы, протеазы, липазы, лактазы, антиоксидантные и др. ферменты, катализирующие множество самых разных реакций (Dos Santos Alves Figueiredo Brasil et al., 2017). Цианобактерии образуют протеазы различного типа, классификация которых основана на особенностях механизма гидролиза. Гидролитические ферменты, обладающие потенциальной антифунгальной активностью, синтезируют цианобактерии рода *Anabaena* (табл. 2) (Gupta et al., 2011).

Хотя потребность в ферментах постоянно растет, процесс их получения с использованием цианобактерий недостаточно изучен и пока не реализован. В перспективе, ферменты цианобактерий могут быть использованы в пищевой, химической, фармацевтической промышленности и других областях, однако для этого необходима оптимизация процессов их получения, увеличение масштабов производства, развитие новых стратегий и методов.

Аминокислоты. Среди полезных продуктов метаболизма цианобактерий заслуживают внимания аминокислоты и витамины. Аминокислоты образуют все цианобактерии, как азотфиксирующие, так и не обладающие способностью фиксировать азот. Например, во внеклеточной среде *Anabaena cylindrical* Lemmermann, *Nostoc* sp. и *Oscillatoria planctonica* Woloszynska, помимо аланина

и глютаминовой кислоты, выявлены глицин, серин, лейцин, треонин и валин, а биомасса *Calothrix brevissima* G.S.West содержит большое количество аланина, аспаргиновой и глютаминовой кислот (Prasanna et al., 2010). Максимальное количество аминокислот высвобождается в среду в стационарной фазе роста цианобактерий.

Витамины. Многие цианобактерии образуют витамины групп A, B, C, D и E, в том числе, витамин B_{12}, который считается особенно ценным продуктом. Он не синтезируется растениями, но необходим для стабильной работы нервной системы человека (Prasanna et al., 2010; Zahra et al., 2020). Количество витаминов зависит от генотипа, стадии роста цианобактерий, интенсивности освещения и других факторов, оказывающих влияние на их рост и обмен веществ. Хотя продуктивность таких процессов может быть достаточно высокой, сведения о коммерческом использовании цианобактерий в производстве витаминов отсутствуют.

Цианобактерии рода *Arthrospira* считаются перспективным источником полиненасыщенных жирных кислот омега-3- и омега-6, которые необходимы для нормального функционирования сердечно-сосудистой системы, мозга и желудочно-кишечного тракта (Conde et al., 2021). Некоторые цианобактерии, например, представители рода *Synechocystis*, обладают способностью синтезировать полигидроксиалканоаты, и благодаря этому свойству могут быть использованы для получения полигидроксибутирата (табл. 2). Полигидроксибутират представляет собой естественную форму пластика, он быстро разлагается в окружающей среде и может заменить полипропилен (Koch et al., 2020).

Достаточно сложно перечислить все известные продукты метаболизма цианобактерий в силу их многочисленности и разнообразия химического строения и характера биологического действия. Кроме того, метаболиты цианобактерий исследованы в разной степени. Значительное число биологически активных соединений пока не идентифицировано, и еще большее их количество пока не удалось выделить. К сожалению, связь между химическим классом метаболитов и типом их биологической активности также до конца не ясна.

БИОМАССА ЦИАНОБАКТЕРИЙ

В природных условиях цианобактерии способны накапливать огромную биомассу и имеют ряд преимуществ перед многими видами водных организмов (Сухаревич, Поляк, 2020). По сравнению с другими водорослями, клетки цианобактерий имеют значительно большее соотношение поверхности к объему, это позволяет им более эффективно использовать питательные вещества. Цианобактерии образуют сложные колонии, что дает возможность снизить негативное воздействие на отдельную клетку. Они могут развиваться при повышенной концентрации CO_2; используют дополнительные пигменты при интенсивном освещении; способны активно расти при температуре, неблагоприятной для роста других водорослей, в том числе диатомовых (Huang, Zimba, 2019). Все эти и многие другие свойства создают им дополнительное преимущество в конкурентной борьбе.

Биомасса цианобактерий может быть использована в пищевой промышленности. Цианобактерии родов *Anabaena, Nostoc, Aphanizomenon, Arthrospira* используют в пищу в Китае, Индии, Чили, Мексике, Перу, США, на Филиппинах (Кокшарова, 2008; Barka, Blecker, 2016). Препараты на основе цианобактерий, выпускаемые в виде порошков, таблеток и гранул, получили широкое распространение на рынке благодаря высокой усвояемости и ценному составу, включающему, помимо белков, липиды, углеводы, каротиноиды, витамины и минеральные элементы (Дидович и др., 2017). Содержание белка у цианобактерий рода *Arthrospira* выше, чем у продуктов животного и растительного происхождения.

Используя CO_2 и солнечную энергию, цианобактерии могут преобразовывать в биомассу ~25 гигатонн углерода ежегодно, что указывает на их высокий потенциал как источника сырья для производства продуктов питания и многих других веществ (Pisciotta et al., 2010). Следует отметить, что реализация таких процессов предполагает огромный объем научных исследований и значительные затраты на создание технологии и оборудование (Rajneesh et al., 2017). Необходимость выделения цианобактерий из больших объемов воды существенно повышает стоимость и снижает рентабельность процесса.

Определенные трудности связаны не только с экономическими, но и с экологическими проблемами. Многие цианобактерии обладают способностью синтезировать токсины. Совместное развитие цианобактерий, используемых для получения биомассы, с продуцирующими токсины видами приводит к загрязнению биомассы цианотоксинами и ставит под удар качество и безопасность получаемого продукта (Zahra et al., 2020).

БИОТОПЛИВО

Среди ценных микробных продуктов отдельное место занимает биотопливо. Проблеме получения биотоплива с помощью цианобактерий посвящены многие исследования, при этом особое внимание уделяется ее экономическим аспектам (Gupta et al., 2013).

Запасы ископаемого топлива (нефти, каменного угля, природного газа и др.), обеспечивающие в настоящее время большую часть мирового потребления энергии, не бесконечны, значит необходим поиск альтернативных, возобновляемых источников энергии. Преимущества получения биотоплива с использованием цианобактерий заключаются в высокой скорости их роста, высокой продуктивности, непритязательности по отношению к источникам питания и условиям культивирования. К этому следует добавить легкость, с которой цианобактерии поддаются генетическим манипуляциям. Учитывая эти свойства, многие авторы считают целесообразным и даже необходимым создание технологий получения биотоплива на основе цианобактерий (Farrokh et al., 2019; Zahra et al., 2020).

В настоящее время большой интерес проявляется к такому источнику энергии, как биоводород (табл. 2). Многие цианобактерии синтезируют водород в условиях стресса, например, при отсутствии в среде серы. Недостаток соединений серы блокирует синтез белков фотосинтетического аппарата, что приводит к снижению активности фотосистемы II, индукции синтеза фермента гидрогеназы и выделению водорода (Melis et al., 2000).

Перспективными продуцентами биоводорода считаются гетероцистные цианобактерии. Они образуют и выделяют водород как побочный продукт нитрогеназной активности, и являются идеальной системой, поскольку процессы выделения водорода и кислорода происходят в разных клетках (Kosourov et al., 2009). Более 14 родов цианобактерий, включая *Anabaena, Calothrix, Oscillatoria, Nostoc* и другие, проявляли способность образовывать водород при определенных условиях культивирования (Дидович и др., 2017). Так, клетки цианобактерии *Anabaena* выделяли самое большое количество водорода (30 мл H_2/ч) на свету при недостатке азота. Цианобактерии можно использовать и для получения метана.

Для эффективного проведения процессов биосинтеза необходимо улучшение целевых свойств цианобактерий, повышение активности продуцентов по сравнению с исходными штаммами. С этой точки зрения, чрезвычайно перспективны генетические манипуляции с клетками цианобактерий с использованием экспрессии или инактивации собственных генов. Штаммы цианобактерий, созданные методами генной инженерии, способны синтезировать многие химические вещества: спирты, диолы, липиды, водород и другие соединения (Oliver et al., 2016; Rajneesh et al., 2017).

При модификации цианобактерий для получения биотоплива, в том числе, экологически чистых возобновляемых ресурсов, используют также экспрессию чужеродных генов (Angermayr et al., 2009). В процессе фотосинтеза модифицированные клетки цианобактерий поглощают из окружающей среды углекислоту и трансформируют ее в один из видов биотоплива (алканы – гептадекан и пентадекан, бутанол, этанол, изопреноиды). Интерес к биотопливу, полученному с помощью цианобактерий, настолько велик, что, несмотря на чрезмерно высокую стоимость конечного продукта, в некоторых странах (например, в Бразилии) цианобактерии уже используют для его производства (De Oliveira et al., 2020).

Следует отметить, что создание эффективных и экономичных производств на основе цианобактерий требует дополнительных исследований. Процессы сбора биомассы цианобактерий и получения из нее биотоплива, как и других соединений, чрезвычайно сложны. В настоящее время предложены различные методы отделения биомассы, включая центрифугирование, флокуляцию, мембранную фильтрацию, ультразвуковое разделение. Разрушение клеток цианобактерий может быть достигнуто физическими, химическими и ферментативными методами, однако многие методы оказываются неприемлемы из-за высоких расходов на их реализацию (Parmar et al., 2011, Sheng et al., 2012). Наиболее экономичны при широкомасштабном производстве физические методы.

ИММОБИЛИЗАЦИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

В природных условиях цианобактерии существуют в тесном взаимодействии с другими организмами, в сообществе с которыми они часто образуют морфологические агрегаты (кластеры, хлопья, гранулы), а также еще более сложные структуры – маты. Таким образом, в природе цианобактерии, в основном, находятся в прикрепленном состоянии, которое можно рассматривать как естественную иммобилизованную форму их существования. При этом в сообществе формируются различные типы связей – трофические, защитные и другие, как это показано на примере цианобактериальных матов (Поляк, Сухаревич, 2019). Важное преимущество иммобилизованных клеток – простота сбора биомассы цианобактерий.

О перспективности использования иммобилизованных клеток цианобактерий для получения различных продуктов свидетельствуют многие данные. Так, выявлена принципиальная возможность получения аммиака с использованием иммобилизованных на алюмоборосиликатном волокне клеток мутантов *Anabaena variabilis* Kützing ex Bornet & Flahault, выделяющих в среду в процессе роста ионы аммония (Кокшарова, 2008). Клетки *Aphanocapsa* MN-II, иммобилизованные в альгинатных гранулах и покрытые светорассеивающим оптическим волокном, выделяют в значительных количествах сульфатирован-

ные полисахариды (Matsunaga et al., 1996); клетки *Anabaena* N-7363, иммобилизованные в 2%-ном геле каррагинана, выделяют водород, причем в количестве в 2.4 раза бóльшем, чем свободные клетки. Иммобилизация не только делает более простым сбор биомассы цианобактерий и выделение продуктов их метаболизма, но и требует менее сложного аппаратурного обеспечения для проведения процессов культивирования, способствует повышению устойчивости культур цианобактерий к стрессовым воздействиям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Продукты метаболизма цианобактерий отличаются уникальным многообразием, многие из них обладают ценными для человека свойствами. Количество известных в настоящее время метаболитов таково, что сложно учесть все идентифицированные соединения, не говоря уже о выделенных, но еще не идентифицированных метаболитах, и тем более о тех, выделить которые пока не удалось. Изучение полезных для человека свойств цианобактерий сфокусировано на соединениях, обладающих антибактериальной, антифунгальной, противоопухолевой активностью, в которых остро нуждается фармакологическая, пищевая и другие отрасли промышленности. Особенно важно решение проблемы перехода на экологически чистое топливо, которое уже получают с использованием цианобактерий в небольших объемах в некоторых странах (например, в Бразилии).

В настоящее время, производство биологически активных веществ с использованием цианобактерий в силу недостаточной изученности и высокой стоимости является скорее потенциальным и перспективным направлением, чем реальностью. Соответственно, выявление новых природных соединений – продуктов метаболизма цианобактерий, и новых путей их биосинтеза, попрежнему остается важной задачей. В последние годы осуществляется ревизия таксономического положения цианобактерий, синтезирующих биологически активные соединения с полезными свойствами, но геномы многих штаммов-продуцентов пока не определены. Имеющиеся данные свидетельствуют об актуальности дальнейших многоплановых исследований, учитывающих огромный потенциал цианобактерий и необходимость снижения стоимости процессов получения их биомассы и метаболитов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Минобрнауки России (тема FFZF-2022-0011).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Н.А., Мельников В.В., Снарская Д.Д. 2020. Роль цианобактерий в морских экосистемах // Биология моря. Т. 46. № 3. С. 161.

Белых О.И., Тихонова И.В., Кузьмин А.В. и др. 2020. Токсин-продуцирующие цианобактерии в озере Байкал и водоемах Байкальского региона // Теор. и прикл. экология. № 1. С. 21.

Дидович С.В., Москаленко С.В., Темралеева А.Д. и др. 2017. Биотехнологический потенциал почвенных цианобактерий (обзор) // Вопросы соврем. альгологии. № 2(14). http://algology.ru/1170

Кокшарова О.А. 2008. Цианобактерии: перспективные объекты научного исследования и биотехнологии // Успехи соврем. биологии. Т. 128. № 1. С. 3.

Кучмий А.А., Ефимов Г.А., Недоспасов С.А. 2012. Методы молекулярной визуализации *in vivo* // Биохимия. Т. 77. № 12. С. 1603.

Макеева Е.Г., Осипова Н.В. 2022. Водоросли соленого оз. Алтайское (Республика Хакасия): таксономический состав и экологические особенности // Биология внутр. вод. № 2. С. 118. https://doi.org/10.31857/S0320965222020073

Немцева Н.В., Мамедова Э.И., Немцева Е.К. 2019. Противоопухолевая активность некоторых метаболитов цианобактерий и перспективы их практического использования // Бюллетень Оренбургского науч. центра УрО РАН. № 2. С. 1. https://doi.org/10.24411/2304-9081-2019-12002

Поляк Ю.М. 2015. Азольные соединения как фактор воздействия на массовые виды цианобактерий // Вода: химия и экология. № 12. С. 10.

Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. 2017. Токсигенные цианобактерии: распространение, регуляция синтеза токсинов, способы их деструкции // Вода: химия и экология. № 11–12. С. 125.

Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. 2019. Бентосные цианобактерии: особенности роста, физиологии и токсинообразования // Регион. экология. № 2(56). С. 57.

Сухаревич В.И., Поляк Ю.М. 2020. Глобальное распространение цианобактерий: причины и последствия (обзор). Биология внутр. вод. № 6. С. 562. https://doi.org/10.31857/S0320965220060170

Abushelaibi A.A., Al Shamsi M.S., Afifi H.S. 2012. Use of antimicrobial agents in food processing systems // Recent Pat. Food. Nutr. Agric. V. 4. P. 2.

Adiv S., Carmeli S. 2013. Protease inhibitors from *Microcystis aeruginosa* bloom material collected from the Dalton reservoir, Israel // J. Nat. Prod. V. 76. P. 2307.

Almaliti J., Malloy K.L., Glukhov E. et al. 2017. Antiparasitic cyclic depsipeptides from the marine cyanobacterium *Moorea producens* // J. Nat. Prod. V. 80. P. 1827.

Angermayr S.A., Hellingwerf K.J., Lindblad P. et al. 2009. Energy biotechnology with cyanobacteria // Curr. Opin. Biotech. V. 20. № 3. P. 257.

Barka A., Blecker C. 2016. Microalgae as a potential source of single-cell proteins. A review // Biotechnol. Agron. Soc. Environ. V. 20. № 3. P. 427.

Burford M.A., Carey C.C., Hamilton D.P. et al. 2020. Perspective: Advancing the research agenda for improving

understanding of cyanobacteria in a future of global change // Harmful Algae. V. 910. 101601.

Chorus I., Falconer I.R., Salas H.J., Bartram J. 2000. Health risks caused by freshwater cyanobacteria in recreational waters // J. Toxicol. Environ. Health B Crit. Rev. V. 3. P. 323.

Conde T.A., Neves B.F., Couto D. et al. 2021. Microalgae as sustainable bio-factories of healthy lipids: Evaluating fatty acid content and antioxidant activity // Mar. Drugs. V. 19. № 7. 357.

Costa M.S., Rego A., Ramos V. et al. 2016. The conifer biomarkers dehydroabietic and abietic acids are widespread in Cyanobacteria // Sci. Rep. V. 6. 23436.

De Oliveira D.T., da Costa A.A.F., Costa F.F. et al. 2020. Advances in the biotechnological potential of Brazilian marine microalgae and cyanobacteria // Molecules. V. 25. 2908.

Demay J., Bernard C., Reinhardt A., Marie B. 2019. Natural products from cyanobacteria: Focus on beneficial activities // Mar. Drugs. V. 17. № 6. 320.

Dos Santos Alves Figueiredo Brasil B., de Siqueira F.G., Chan Salum T.F. et al. 2017. Microalgae and cyanobacteria as enzyme biofactories // Algal Res. V. 25. P. 76.

El-Deeb N.M. 2016. Cyanobacterial toxin cylindrospermopsin: It's possible pathway from poisoning to cancer curing // Austin Biomol Open Access. V. 1. № 2. 1009.

Farrokh P., Sheikhpour M., Kasaeian A. et al. 2019. Cyanobacteria as an eco-friendly resource for biofuel production: A critical review // Biotechnol. Prog. V. 35. № 5. e2835.

Gesner-Apter S., Carmeli S. 2008. Three novel metabolites from a bloom of the cyanobacterium *Microcystis* sp. // Tetrahedron V. 64. P. 6628.

Gupta V., Natarajan C., Kumar K. et al. 2011. Identification and characterization of endoglucanases for fungicidal activity in *Anabaena laxa* (Cyanobacteria) // J. Appl. Phycol. V. 23. P. 73.

Gupta V., Ratha S.K., Sood A. et al. 2013. New insights into the biodiversity and applications of cyanobacteria (blue-green algae) – prospects and challenges // Algal Res. V. 2. № 2. P. 79.

Harada K., Fujii K., Shimada T. et al. 1995. Two cyclic peptides, anabaenopeptins, a third group of bioactive compounds from the cyanobacterium *Anabaena flos-aquae* NRC 525-17 // Tetrahedron Lett. V. 36. № 9. P. 1511.

Hauer T., Komarek J. 2021. CyanoDB 2.0 – On-line database of cyanobacterial genera. World-wide electronic publication, Univ. of South Bohemia & Inst. of Botany AS CR, http://www.cyanodb.cz.

Hicks M., Tran-Dao T.-K., Mulroney L., Bernick D.L. 2021. De-novo assembly of *Limnospira fusiformis* using ultra-long reads // Front. Microbiol. V. 12. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.657995

Hillwig M.L., Zhu Q., Liu X. 2014. Biosynthesis of ambiguine indole alkaloids in cyanobacterium *Fischerella ambigua* // ACS Chem. Biol. V. 9. P. 372.

Hong J., Luesch H. 2012. Largazole: from discovery to broad-spectrum therapy // Nat. Prod. Rep. V. 29. № 4. P. 449.

Huang I.S., Zimba P.V. 2019. Cyanobacterial bioactive metabolites – A review of their chemistry and biology // Harmful Algae. V. 83. P. 42.

Iwasaki A., Shiota I., Sumimoto S. et al. 2017. Kohamamides A, B, and C, Cyclic depsipeptides from an *Okeania* sp. marine cyanobacterium // J. Nat. Prod. V. 80. P. 1948.

Jain S., Prajapat G., Abrar M. et al. 2017. Cyanobacteria as efficient producers of mycosporine-like amino acids. J // Basic Microbiol. V. 57(9). P. 715.

Jodlbauer J., Rohr T., Spadiut O., Mihovilovic M.D., Rudroff F. 2021. Biocatalysis in green and blue: Cyanobacteria // Trends Biotechnol. https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2020.12.009

Kim H., Lantvit D., Hwang C.H. et al. 2012. Indole alkaloids from two cultured cyanobacteria, *Westiellopsis* sp. and *Fischerella muscicola* // Bioorg. Med. Chem. V. 20. P. 5290.

Koch M., Bruckmoser J., Scholl J. et al. 2020. Maximizing PHB content in *Synechocystis* sp. PCC 6803: a new metabolic engineering strategy based on the regulator PirC // Microb. Cell Fact. V. 19. P. 231.

Komarek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach // Preslia. V. 86. P. 295.

Kosourov S., Seibert M. 2009. Hydrogen photoproduction by nutrient deprived *Chlamydomonas reinhardtii* cells immobilized within thin alginate films under aerobic and anaerobic conditions // Biotech. Bioeng. V. 102. № 1. P. 50.

Kulik M.M. 1995. The potential for using cyanobacteria (blue-green algae) and algae in the biological control of plant pathogenic bacteria and fungi // Eur. J. Plant Pathol. V. 101. № 6. P. 585.

Li M., Han P., Mao Z.Y. et al. 2016. Studies toward asymmetric synthesis of hoiamides A and B // Tetrahedron Lett. V. 57. P. 5620.

Matsunaga T., Sudo H., Takemasa H. et al. 1996. Sulfated extracellular polysaccharide production by the halophilic cyanobacterium *Aphanocapsa halophytia* immobilized on light-diffusing optical fibers // Appl. Microbiol. Biotech. V. 45. № 1–2. P. 24.

Meickle T., Matthew S., Ross C., Luesch H., Paul V. 2009. Bioassay-guided isolation and identification of desacetylmicrocolin B from *Lyngbya cf. polychroa* // Planta Med. V. 75. P. 1427.

Melis A., Zhang L., Forestier M. et al. 2000. Sustained photobiological hydrogen gas production upon reversible inactivation of oxygen evolution in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* // Plant Physiol. V. 122. № 1. P. 127.

Mi Y., Zhang, J., He S., Yan X. 2017. New peptides isolated from marine cyanobacteria, an overview over the past decade // Mar. Drugs V. 15. P. 132.

Mühlsteinová R., Hauer T., De Ley P., Pietrasiak N. 2018. Seeking the true *Oscillatoria*: a quest for a reliable phylogenetic and taxonomic reference point // Preslia. V. 90. P. 151.

Nandagopal P., Steven A.N., Chan L.W. et al. 2021. Bioactive metabolites produced by cyanobacteria for growth adaptation and their pharmacological properties // Biology (Basel). V. 10. № 10. P. 1061.

Oliver N.J., Rabinovitch-Deere C.A., Carroll A.L. et al. 2016. Cyanobacterial metabolic engineering for biofuel and chemical production // Curr. Opin. Chem. Biol. V. 35. P. 43.

Pancrace C., Jokela J., Sassoon N. et al. 2017. Rearranged biosynthetic gene cluster and synthesis of hassallidin in *Planktothrix serta* PCC 8927 // ACS Chem. Biol. V. 12. P. 1796.

Parmar A., Singh N.K., Pandey A. et al. 2011. Cyanobacteria and microalgae: a positive prospect for biofuels // Bioresour. Technol. V. 102. № 22. P. 10163.

Pathak J., Pandey A., Maurya P.K. et al. 2020. Cyanobacterial secondary metabolite scytonemin: A potential photoprotective and pharmaceutical compound // Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B Biol. Sci. V. 90. P. 467.

Pisciotta J.M., Zou Y., Baskakov I.V. 2010. Light-dependent electrogenic activity of cyanobacteria // PloS ONE. V. 5. № 5. e10821.

Prasanna R., Sood A., Suresh A., Nayak S., Kaushik B. 2007. Potentials and applications of algal pigments in biology and industry // Acta Botanica Hungarica. V. 49(1–2). P. 131.

Prasanna R., Sood A., Jaiswal P. et al. 2010. Rediscovering cyanobacteria as valuable sources of bioactive compounds (Review) // Appl. Biochem. Microbiol. V. 46. P. 119.

Polyak Yu.M., Sukharevich V.I. 2020. Role of cyanobacteria in producing of the odor compounds and their impact on organoleptic properties of water // Hydrobiol. J. (Engl. Transl.). V. 56. № 5. P. 51.

Rajneesh R., Singh S.P., Pathak J., Sinha R.P. 2017. Cyanobacterial factories for the production of green energy and value-added products: An integrated approach for economic viability // Renewable Sustainable Energy Rev. V. 69. P. 578.

Sadvakasova A.K., Kossalbayev B.D., Zayadan B.K. et al. 2020. Bioprocesses of hydrogen production by cyanobacteria cells and possible ways to increase their productivity // Renewable Sustainable Energy Rev. V. 133. 110054.

Saini D.K., Pabbi S., Shukla P. 2018. Cyanobacterial pigments: Perspectives and biotechnological approaches // Food Chem. Toxicol. V. 120. P. 616.

Sheng J., Vannela R., Rittmann B. 2012. Disruption of *Synechocystis* PCC 6803 for lipid extraction // Water Sci. Technol. V. 65. № 3. P. 567.

Sung S.Y., Sin L.T., Tee T.T. et al. 2013. Antimicrobial agents for food packaging applications // Trends Food Sci. Technol. V. 33. P. 110.

Tan L.T., Goh B.P.L., Tripathi A. et al. 2010. Natural antifoulants from the marine cyanobacterium *Lyngbya majuscule* // Biofouling. V. 26. P. 685.

Thuan N.H., An T.T., Shrestha A. et al. 2019. Recent advances in exploration and biotechnological production of bioactive compounds in three cyanobacterial genera: *Nostoc, Lyngbya* and *Microcystis* // Front. Chem. V. 7. P. 604.
https://doi.org/10.3389/fchem.2019.00604

Vestola J., Shishido T.K., Jokela J. et al. 2014. Hassallidins, antifungal glycolipopeptides, are widespread among cyanobacteria and are the end-product of a nonribosomal pathway // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 111. E1909–E1917.

Vijayakumar S., Menakha M. 2015. Pharmaceutical applications of cyanobacteria – A review // J. Acute Medicine. V. 5. № 1. P. 15.

Zahra Z., Choo D.H., Lee H., Parveen A. 2020. Cyanobacteria: review of current potentials and applications // Environments. V. 7. P. 13.

Problems and Prospects of Applications of Cyanobacteria (Review)

Yu. M. Polyak[1, *] and V. I. Sukharevich[1]

[1]Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia

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

This review focuses on cyanobacteria and their metabolites with beneficial properties for humans. Cyanobacteria metabolites are uniquely diverse. Many of them exhibit antibacterial, antifungal, anti-carcinogenic, immunosuppressive, antioxidant types of activity, etc. The problems and prospects of using biologically active products of cyanobacteria metabolism are discussed. The issues of obtaining pharmaceuticals and other valuable products (pigments, enzymes, amino acids, vitamins, biodegradable plastic) are considered, and the potential of cyanobacteria as a source of biofuels is evaluated.

Keywords: bioactive compounds, biosynthesis, antimicrobial activity, cyanotoxins, biomass, biofuels

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 53–64

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 556.551+574.583(28):581

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ИХ РОЛЬ В РАЗВИТИИ ФИТОПЛАНКТОНА НИЖНЕЙ ВОЛГИ

© 2023 г. Н. М. Минеева[a], *, С. А. Поддубный[a], И. Э. Степанова[a], А. И. Цветков[a]

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

**e-mail: mineeva@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 18.01.2022 г.
После доработки 22.04.2022 г.
Принята к публикации 28.06.2022 г.

По данным полевых наблюдений в период летней межени в годы с разными термическими условиями и водностью (2015–2020 гг.) рассмотрена межгодовая изменчивость абиотических характеристик и содержания хлорофилла Нижней Волги. Температура, прозрачность, цветность и электропроводность воды характеризуются небольшой вариабельностью и демонстрируют изменения с севера на юг согласно зональным особенностям волжского каскада. Среднее содержание биогенных веществ (0.81–0.99 мг/л $N_{общ}$ и 101–134 мкг/л $P_{общ}$) незначительно меняется в Саратовском и Волгоградском водохранилищах, но снижается на незарегулированном нижнем участке р. Волги. Содержание $N\text{-}NO_3^-$ и $P\text{-}PO_4^{3-}$ в общем фонде азота и фосфора достигает 4–9 и 69–74% соответственно, отношение $N_{общ}/P_{общ} < 10$ указывает на возможное азотное лимитирование фитопланктона. Содержание Хл *a* соответствует мезотрофной категории в Саратовском и Волгоградском водохранилищах (5.3 ± 0.6 и 7.2 ± 0.9 мкг/л) и эвтрофной на нижнем участке (13.9 ± 1.5 мкг/л). Трофический статус Нижней Волги не изменился по сравнению с последним десятилетием XX в. Установлено, что абиотические факторы оказывают слабое влияние на содержание Хл *a* в Саратовском водохранилище, умеренное в Волгоградском и почти полностью контролирует развитие фитопланктона незарегулированного нижнего участка р. Волги ($R^2 = 0.21$, 0.59 и 0.91 соответственно). Полученные данные дополняют наблюдения предыдущих лет и составляют основу многолетнего мониторинга экосистем крупных искусственных водоемов.

Ключевые слова: хлорофилл, фитопланктон, гидрологические и гидрохимические факторы, Нижняя Волга

DOI: 10.31857/S0320965223010114, **EDN:** KSSTUE

ВВЕДЕНИЕ

Развитие биологических сообществ тесно связано с условиями внешней среды, влияние которой по-разному проявляется в водоемах разного типа. Для анализа состояния водоемов, формирования их биологической продуктивности и изменения трофического статуса необходимо изучение взаимосвязи биотических и абиотических факторов, которое становится особенно актуальным при климатических изменениях, затронувших водные экосистемы мира (Adrian et al., 2009; Bertani et al., 2016; Özkan et al., 2016). Повышение температуры воды установлено и для водохранилищ р. Волги. Средняя температура воды в Рыбинском водохранилище в период 1976–2010 гг. увеличивалась со скорость 0.74°C за 10 лет (Структура..., 2018), летняя температура воды в Волгоградском водохранилище за 40-летний период стала выше на 1°C (Шашуловский, Мосияш, 2010). В условиях глобального потепления (Второй..., 2014) происходит изменение структуры сообществ и скорости метаболизма планктона, режима стратификации и потока питательных веществ, расширяется бескислородная зона (Hallstan et al., 2013; Lewandowska et al., 2014; Структура..., 2018; Xiao et al., 2018). В водохранилищах р. Волги, как и в других крупных водоемах, основной фонд автохтонного органического вещества создается при фотосинтезе фитопланктона (Романенко, 1985; Минеева, 2009). Универсальным показателем развития и функционирования водорослей, а также экологического

Сокращения: БЭ – биогенные элементы; Хл *a* – хлорофилл *a*; C_v – коэффициент вариации, F – критерий Фишера, $N_{общ}$ – общий азот; $N\text{-}NO_3^-$ – азот нитратов; p – уровень значимости, $P_{общ}$ – общий фосфор; $P\text{-}PO_4^{3-}$ – фосфор фосфатов; r – коэффициент корреляции Пирсона; r_s – коэффициент корреляции Спирмена, R^2 – коэффициент детерминации.

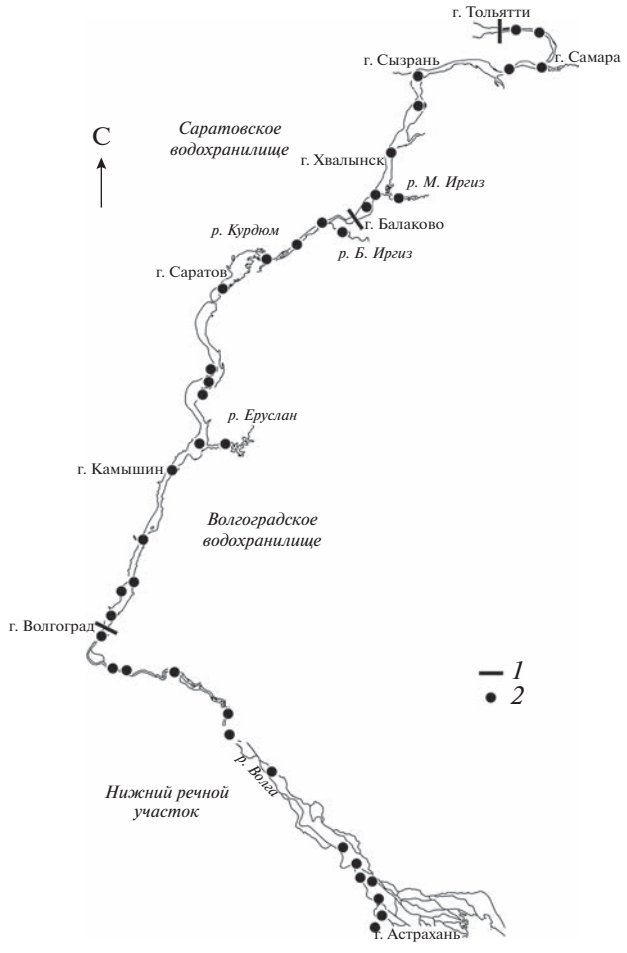

Рис. 1. Карта-схема Нижней Волги. *1* – границы водохранилищ, *2* – станции наблюдения.

состояния водной экосистемы служит содержание основного пигмента зеленых растений Хл *a*.

На водохранилищах Нижней Волги ведутся многолетние исследования гидрологического и гидрохимического режима (Шашуловская и др., 2016а, 2016б, 2019, 2021; Беспалова, 2019; Селезнева, 2019; Селезнева и др., 2020), развития фитопланктона (Герасимова, 1996; Попченко, 2001; Фитопланктон..., 2003; Далечина и др., 2012; Далечина, Джаяни, 2012; Корнева, 2015; Зеленевская, 2016, 2018–2020), содержания растительных пигментов и связи продуктивности фитопланктона этих водоемов с абиотическими факторами (Паутова, Номоконова, 1994; Минеева, 2004; Номоконова, 2012; Номоконова, Паутова, 2013; Беспалова, 2018; Шашуловская и др., 2021). В последние годы в ходе комплексных волжских экспедиций Института биологии внутренних вод РАН получены новые данные, которые дополняют наблюдения предыдущих лет и составляют основу многолетнего мониторинга экосистем крупных искусственных водоемов. Результаты исследований водохранилищ Верхней и Средней Волги с анализом влияния факторов среды на продуктивность фитопланктона представлены в наших предыдущих публикациях (Минеева и др., 2021, 2022а).

Цель работы – проанализировать связь содержания Хл *a* с факторами среды в водоемах Нижней Волги в современных условиях глобальных климатических изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в августе на 8–11 станциях Саратовского водохранилища (2015, 2017–2020 гг.), 10–16 станциях Волгоградского водохранилища (2017–2020 гг.), 18 станциях незарегулированного участка р. Волги от плотины Волжской ГЭС до г. Астрахань (2019, 2020 гг.), а также на всех станциях в июне 2016 г. (рис. 1). Хл *a* определяли стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966; Jeffrey, Humphrey, 1975) на спектрофотометре Lambda25 PerkinElmer в пробах воды, отобранных батометром длиной 1 м интегрировано от поверхности до дна. Прозрачность воды измеряли диском Секки, цветность – по стандартной хром-кобальтовой шкале. Температуру и электропроводность определяли многопараметрическим зондом YSI ProPlus (YSI Inc., USA, 2016) по всей водной толще с дискретностью 1 м. Содержание БЭ определяли в пробах воды из верхнего 0.5-метрового слоя, согласно методикам, описанным ранее (Минеева и др., 2021, 2022а). Данные по притоку взяты с сайта РусГидро http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date; данные по температуре воздуха и количеству осадков – из архива погоды https://rp5.ru/. Средние многолетние климатические, гидрофизические и гидрохимические характеристики водохранилищ приведены по материалам монографий (Гидрометеорологический..., 1978; Герасимова, 1996; Попченко, 2001). Для статистической обработки данных, корреляционного и регрессионного анализа, построения графиков использовали стандартные компьютерные программы MS Excel 2007 и Statistica 12. Вариабельность признаков оценивали с помощью коэффициента вариации (C_v), значения которого <0.3, 0.3–0.7 и >0.7 отражали соответственно слабую, умеренную или сильную степень изменчивости.

Исследованный участок протяженностью ~1350 км (от 53°28′ с.ш., 49°42′ в.д. до 46°23′ с.ш., 48°02′ в.д.) расположен в умеренно-континентальной и континентальной климатических зонах: Саратовское водохранилище – в юго-восточной подобласти атлантико-континентальной лесной области, Волгоградское – в восточной подобласти атлантико-континентальной степной области (Алисов, 1956). Правый берег Саратовского водохранилища относится к лесостепной, левый берег и

большая часть Волгоградского водохранилища – к степной зоне, а в левобережной части последнего ниже впадения р. Еруслан начинается полупустыня. Оба водохранилища очень крупные (площадь зеркала 1831 и 3117 км^2 соответственно, полный объем 12.87 и 31.45 км^3), неглубокие (средняя глубина 7 и 10 м), проточные (коэффициент условного водообмена 19.1 и 8.0 год$^{-1}$) (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998). Основу приходной части водного баланса составляет сток р. Волги, лишь 2.3% поступления в Саратовском водохранилище (Гидрометеорологический..., 1978) и <1% в Волгоградском (Государственный..., 1985) приходится на долю боковых притоков, <0.5% – на долю атмосферных осадков (Литвинов, 2000). По морфометрическим признакам и гидрологическому режиму водохранилища подразделяют на верхний, средний и нижний участки, выделяя русло и поймы, расположенные в основном в левобережье. Площади зарастания макрофитами достигают ~6% в Саратовском и 7.5% в Волгоградском. Незарегулированный участок р. Волги ниже плотины Волжской ГЭС характеризуется меньшей глубиной и высокой скоростью течения. Вода Нижней Волги относится к гидрокарбонатному типу кальциевой группы со сходным соотношением основных компонентов ионного состава (Волга..., 1978; Rivers..., 2021). Оба водохранилища, замыкающие Волжский каскад, расположены в индустриально развитом регионе и служат аккумуляторами широкого спектра химических веществ природного и антропогенного происхождения (Шашуловская и др., 2016а).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Годы наблюдения различались региональными погодными условиями, что обусловило различия климатических характеристик, а также гидрологических и гидрохимических показателей водохранилищ. Средняя за вегетационный сезон (май–октябрь) температура воздуха, которая определяет прогрев водной массы, в 2017 и 2019 гг. была ниже многолетнего для исследованного региона показателя (16.9°С) и выше нормы или близка к ней в остальные периоды. Количество осадков превышало норму на 30% в районе водохранилищ в 2017 и 2019 гг., на 50% – в низовье р. Волги в 2016 г. и не достигало среднего значения в остальные годы. Средний за май–октябрь объем притока оценивается в 138.97 км^3 для Саратовского и 146.33 км^3 для Волгоградского водохранилища, в период исследований он достигал 85–94% нормы в 2015 и 2019 гг., был близок к ней в 2016 г. и на 4–16% выше в остальные годы. На период половодья (май) приходилось в основном 25–32% притока, поступившего за май–октябрь, а в 2016 и 2018 гг. этот показатель увеличился до 36–41%.

Средняя температура воды в Саратовском и Волгоградском водохранилищах в августе колебалась в пределах 18.8–22.5 и 19.3–23.1°С, в июне 2016 г. была ниже (16.9 и 18.1°С). Максимальный прогрев в обоих водохранилищах отмечен в 2017 и 2018 гг., минимальный – в 2019 г. Во все сроки наблюдения температура увеличивалась вниз по течению р. Волги (R^2 = 0.69) (рис. 2а). Прозрачность (в среднем 1.7–2.4 м) и цветность воды (25–40 град) в обоих водохранилищах изменялись в близких пределах. Прозрачность >2 м при цветности <30 град отмечена в 2015 и 2020 гг. в Саратовском и в 2019 г. в обоих водохранилищах. В каждый период наблюдения эти показатели снижались вниз по течению (R^2 = 0.70–0.74) и характеризовались минимальными значениями на нижнем незарегулированном участке (рис. 2б, 2в). Средняя электропроводность в трех водных объектах в годы исследования была 287–446, 318–621, 300–381 μСм/см соответственно и изменялась немонотонно (R^2 = = 0.18). В Волгоградском водохранилище она увеличивалась, по сравнению с Саратовским, а ниже плотины Волжской ГЭС снижалась (рис. 2г). Максимальная величина зарегистрирована в 2020 г. в Волгоградском водохранилище.

Основные БЭ по-разному распределены на Нижней Волге. Содержание $N_{общ}$ на станциях изменялось от 0.40 до 2.30 мг/л, средние для водохранилищ в отдельные периоды – от 0.71 до 1.33 мг/л; более высокие величины (1.10–1.33 мг/л) наблюдали в 2016 и 2018 гг., более низкие (0.84 и 0.91 мг/л) – в 2019 и 2020 гг. (рис. 3а). При этом среднее количество $N_{общ}$ сохранялось на относительно стабильном уровне в Саратовском и Волгоградском водохранилищах, но снижалось на незарегулированном нижнем участке (R^2 = 0.14) (табл. 1). Количество $N\text{-}NO_3^-$, изменявшееся от аналитического нуля до 0.19 мг/л, составляло небольшую часть общего фонда азота в разгар лета (в среднем от 13 до 19%) и было значительно выше в июне 2016 г. (30–40% $N_{общ}$).

Концентрация $P_{общ}$ (38–275 мкг/л) существенно менялась в отдельные годы, достигая максимальной в 2018 г. Средние для сроков наблюдения величины в Саратовском водохранилище (86–209 мкг/л) различались в 2.4 раза, в Волгоградском водохранилище (95–155 мкг/л) и на нижнем участке (88–124 мкг/л) – в меньшей степени. Осредненный за период наблюдения показатель незначительно менялся в двух водохранилищах и снижался ниже плотины Волжской ГЭС (табл. 1, рис. 3б). В пуле $P_{общ}$ преобладали $P\text{-}PO_4^{3-}$ – в среднем 90–97% $P_{общ}$ в водохранилищах и 74% на нижнем участке. Отношение $N_{общ}/P_{общ}$ характеризовалось сходным диапазоном и близкими средними величинами (7–12), свидетельствую-

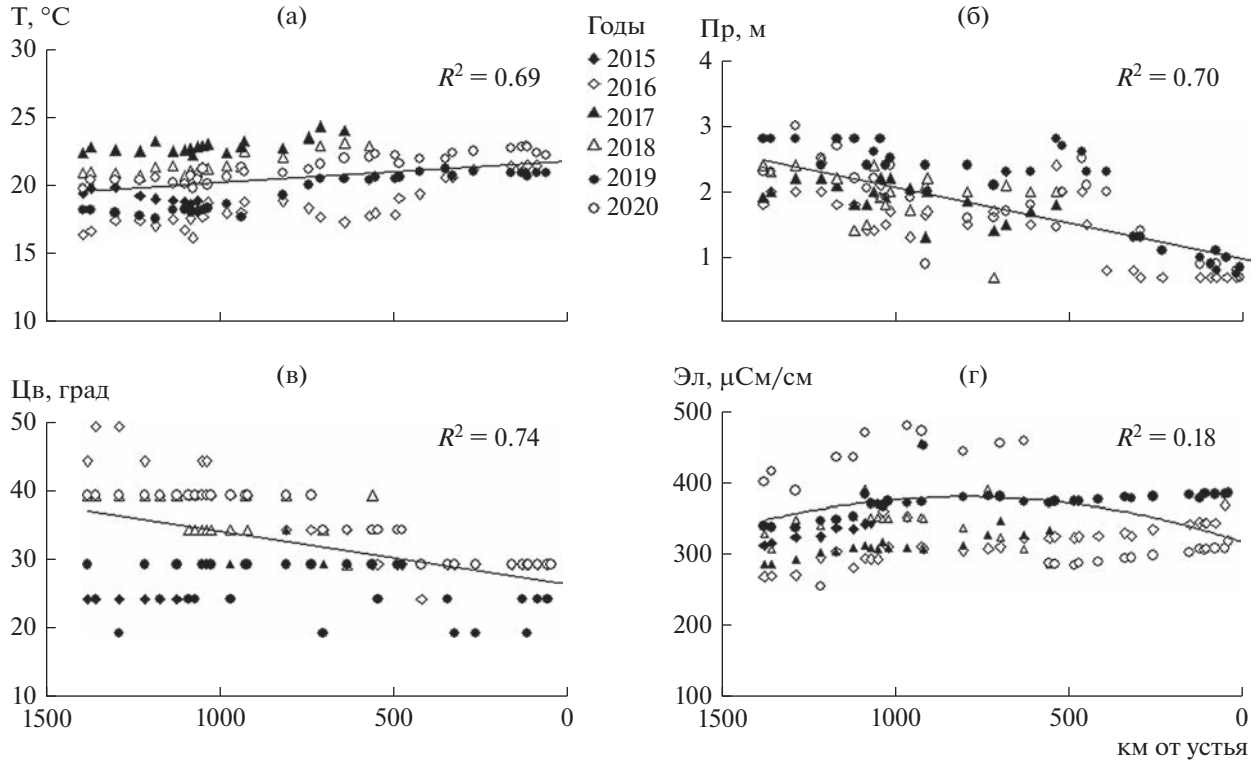

Рис. 2. Изменение температуры воды (а), прозрачности (б), цветности (в) и электропроводности (г) в водоемах Нижней Волги в годы исследования. Сплошная линия – линия тренда для усредненного за 2015–2020 гг. показателя.

щими о возможном азотном лимитировании фитопланктона Нижней Волги.

Вариабельность гидрологических характеристик на всем участке невелика, коэффициенты вариации в основном меняются в пределах 10–22%, лишь для электропроводности в Волгоградском водохранилище и прозрачности на нижнем участке C_v увеличиваются до 38 и 47% соответственно. Коэффициенты вариации БЭ (22–66%) в основном соответствуют низкой и умеренной степени их изменчивости, при этом содержание общих форм, а также $P\text{-}PO_4^{3-}$ более стабильно, а

Таблица 1. Содержание хлорофилла и абиотические характеристики водохранилищ Нижней Волги в период исследований

Показатель	Саратовское водохранилище			Волгоградское водохранилище			Незарегулированный нижний участок Волги		
	пределы	среднее	C_v	пределы	среднее	C_v	пределы	среднее	C_v
Хлорофилл, мкг/л	0.9–25.5	5.3 ± 0.6	75	2.0–36.9	7.2 ± 0.9	83	3.0–29.5	13.9 ± 1.5	56
Температура, °C	16.1–23.1	19.7 ± 0.3	10	17.6–24.2	21.2 ± 0.3	8	20.3–22.8	21.5 ± 0.2	4
Прозрачность, м	1.4–3.0	2.2 ± 0.1	18	0.7–2.8	2.0 ± 0.1	22	0.7–2.7	1.4 ± 0.1	47
Цветность, град	20–50	36 ± 1	20	20–40	34 ± 1	14	20–35	29 ± 1	14
Электропроводность, мкСм/см	255–754	345 ± 11	22	286–770	424 ± 25	38	284–386	340 ± 8	12
$N\text{-}NO_3^-$, мг/л	0.02–0.19	0.09 ± 0.01	50	0.00–0.14	0.06 ± 0.01	65	0.00–0.07	0.03 ± 0.00	66
$N_{общ}$, мг/л	0.40–2.20	0.99 ± 0.07	45	0.68–2.31	0.98 ± 0.04	28	0.40–1.22	0.81 ± 0.03	22
$P\text{-}PO_4^{3-}$, мкг/л	29–172	88 ± 5	37	7–206	100 ± 7	43	35–119	71 ± 5	36
$P_{общ}$, мкг/л	38–274	127 ± 9	43	71–275	134 ± 7	35	60–149	101 ± 5	26
$N_{общ}/P_{общ}$	3–21	8 ± 1	42	4–20	8 ± 1	44	4–16	9 ± 1	40

$N\text{-}NO_3^-$ – наиболее изменчиво (табл. 1). Согласно результатам дисперсионного анализа, в Саратовском водохранилище выявлены значимые межгодовые различия абиотических характеристик, в Волгоградском водохранилище они отсутствуют для $N_{общ}$ и отношения $N_{общ}/P_{общ}$, на Нижней Волге – для прозрачности (табл. 2).

Содержание Хл *a* на всем участке изменялось от 1–3 до 25.5–36.9 мкг/л при коэффициентах вариации 75 и 83% в Саратовском и Волгоградском водохранилищах, 56% – ниже плотины Волжской ГЭС (табл. 1). Предельные концентрации Хл *a* в Саратовском водохранилище различались в 3–4 раза в 2015, 2018, 2020 гг., в 5–9 раз в 2016, 2017, 2019 гг.; в Волгоградском водохранилище – в 2–5 раз в 2017, 2018 и 2020 гг., в 6–9 раз в 2016 и 2019 гг.; на нижнем участке разница была пятикратной во все периоды наблюдения. Количество Хл *a* в Саратовском водохранилище снижалось вниз по течению в 2015, 2016 гг., незначительно менялось на всем его протяжении в 2019 и 2020 гг. и характеризовалось локальными подъемами в 2017 и 2018 гг. В Волгоградском водохранилище оно оставалось неизменным на всей акватории в 2017 и 2020 гг., локально увеличивалось в его нижней части в 2016 и 2019 гг. и было повышенным в верхней части в 2018 г. Увеличение Хл *a* отмечено в притоках – реках Еруслан, Малый Иргиз, Курдюм. В обоих водохранилищах получены близкие средние концентрации Хл *a*, лишь в 2020 г. в Волгоградском водохранилище они выросли в 1.5 раза по сравнению с Саратовским. Ниже плотины Волжской ГЭС содержание Хл *a* в 2.3–4.2 раза выше, чем в Волгоградском водохранилище, и существенно возрастало вниз по течению, начиная с расстояния 120 км (2019 г.) или 300–400 км (2016, 2020 гг.) от устья р. Волги. Распределение Хл *a* на всем исследованном участке оставалось сходным и в отдельные годы, и при осреднении данных за весь период наблюдения (R^2 = 0.77) (рис. 3в).

Наиболее часто встречаемые концентрации Хл *a* в Саратовском и Волгоградском водохранилищах (5–10 мкг/л) служат показателем мезотрофных вод, достигают 80 и 68% общей выборки соответственно. На нижнем участке по концентрации Хл *a* преобладают показатели умеренно эвтрофных и эвтрофных вод (10–15 мкг/л в 2019 г., 15–20 мкг/л в 2016 и 2020 гг.). Такой трофический статус отражают и средние для сроков наблюдения величины (рис. 4). По результатам дисперсионного анализа межгодовые различия средних концентраций Хл *a* в водохранилищах не значимы, лишь на нижнем участке в августе 2019 и 2020 гг. они достоверны (табл. 2).

Теснота связи содержания Хл *a* с факторами среды, меняющаяся в разные годы, в большинстве случаев умеренная и только с прозрачностью

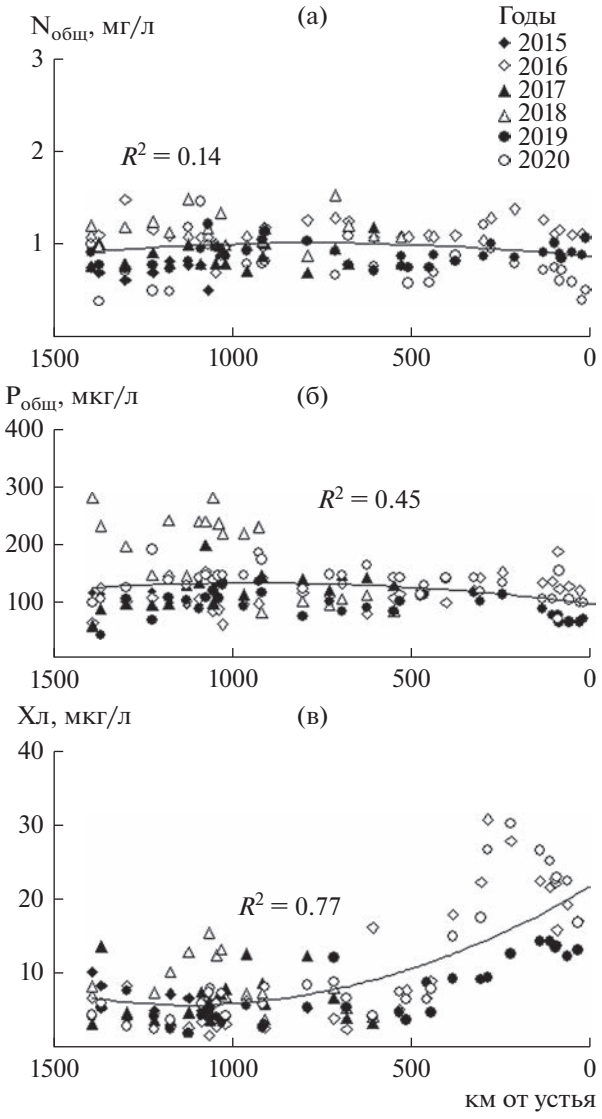

Рис. 3. Содержание $N_{общ}$ (а), $P_{общ}$ (б) и хлорофилла (в) в водоемах Нижней Волги в годы исследования. Сплошная линия – линия тренда для осредненного за 2015–2020 гг. показателя.

воды – высокая (рис. 5а–5е). Парный корреляционный анализ показал, что самое большое число достоверных коэффициентов корреляции Хл *a* с абиотическими параметрами получено в 2016, 2019 и 2020 гг. В четырех случаях из пяти Хл *a* отрицательно связан с прозрачностью воды, в трех случаях – отрицательно с цветностью, положительно – с температурой и электропроводностью. Для всех лет наблюдения выявлена зависимость Хл *a* от $N\text{-}NO_3^-$, для двух лет – от $P\text{-}PO_4^{3-}$. В 2016 г. Хл *a* положительно коррелировал с $N_{общ}$ и $P_{общ}$; в 2019 и 2020 гг. – отрицательно с $P_{общ}$. По совокупности пятилетних данных сопряженность Хл *a* с абиотическими факторами в основном сла-

Таблица 2. Оценка межгодовых различий содержания хлорофилла и абиотических характеристик Нижней Волги с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA

Показатель	Саратовское водохранилище ($F_{кр} = 2.65$)		Волгоградское водохранилище ($F_{кр} = 3.32$)		Незарегулированный нижний участок р. Волги ($F_{кр} = 3.24$)	
	F	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*
Хлорофилл	0.83	0.52	2.12	0.11	5.25	0.01
Температура	10.3	0.00	5.15	0.01	22.6	0.00
Прозрачность	7.38	0.00	52.1	0.00	1.19	0.31
Цветность	104	0.00	20.6	0.00	5.30	0.01
Электропроводность	4.97	0.01	16.7	0.00	262	0.00
$N\text{-}NO_3^-$	13.4	0.00	3.49	0.04	1117	0.00
$N_{общ}$	6.83	0.00	1.21	0.31	30.1	0.00
$P\text{-}PO_4^{3-}$	28.2	0.00	11.5	0.00	16.6	0.00
$P_{общ}$	24.6	0.00	4.87	0.01	9.36	0.00
$N_{общ}/P_{общ}$	3.85	0.02	1.52	0.23	14.9	0.00

бая или умеренная ($r < 0.70$) (рис. 5ж, рис. 5з). В обоих водохранилищах развитие фитопланктона положительно связано с $N_{общ}$, в Волгоградском водохранилище отрицательно с прозрачностью. Самое большое количество достоверных зависимостей получено для нижнего незарегулированного участка, где Хл *a* отрицательно коррелирует с прозрачностью, электропроводностью, содержанием $N\text{-}NO_3^-$ и положительно с температурой воды.

Результаты множественного регрессионного анализа и пошаговой регрессии выявили слабое влияние рассмотренных абиотических показателей на фитопланктон в Саратовском водохранилище ($R^2 = 0.21$), умеренное в Волгоградском ($R^2 = 0.59$) и наиболее сильное на нижнем участке ($R^2 = 0.91$). В число приоритетных факторов в Волгоградском водохранилище входят прозрачность, $N\text{-}NO_3^-$ и $P_{общ}$, на незарегулированном участке – прозрачность, $N\text{-}NO_3^-$ и температура воды.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По климатическим условиям и гидрографии Нижнее Поволжье значительно отличается от северо-запада волжского бассейна. Регион расположен в южной части Приволжской возвышенности, переходящей в Прикаспийскую низменность, относится к аридной области. В пределах протяженного исследованного участка во все сроки наблюдения температура воды монотонно увеличивается вниз по течению с севера на юг, несмотря на межгодовые температурные различия, обусловленные региональными погодными особенностями. В водохранилищах Средней Волги, относящихся к разным природным зонам и различающихся характеристиками водосборной территории, плавного изменения температуры не наблюдали (Минеева и др., 2022а). Показатели подводного светового режима – прозрачность и цветность воды – в двух водохранилищах характеризуются близкими величинами. В масштабах волжского каскада прозрачность увеличивается от Верхней к Нижней Волге с ростом глубины водохранилищ, что препятствует взмучиванию седиментов, ухудшающему оптические свойства водной среды. Обратная связь прозрачности и хлорофилла указывает на значительное влияние водорослевой взвеси на подводные световые условия. Прозрачность заметно снижается ниже плотины Волжской ГЭС – на неглубоком участке с транзитным стоком и скоростью течения 1.0–1.7 м/с (Кривошей, 2015).

Ряд абиотических характеристик Нижней Волги связан с объемом водного стока, а также с гидрологическими и метеорологическими условиями бассейна. Это относится к ионному стоку рек и изменениям общей минерализации (Волга..., 1978; Rivers..., 2021), цветности воды, содержанию органического вещества и БЭ (Герасимова, 1996; Головатых, Галушкина, 2014; Шашуловская и др., 2016а). Цветность воды в каскаде в целом снижается по направлению с севера на юг с уменьшением объема боковой приточности и с изменением условий водосборного бассейна, высокая заболоченность которого и присутствие окрашенных вод характерны для Верхней Волги. Более низкие величины цветности отмечены в годы с пониженным объемом притока в половодье (май) и за сезон (май–октябрь). На Средней Волге цветность увеличилась в дождливом 2017 г. (Минеева и др.,

2022а) за счет выноса с водосборной площади окрашенных органических веществ, что подтверждает связь ее межгодовых изменений с климатическими условиями (Pace, Cole, 2002). Электропроводность воды исследованного участка меняется немонотонно, хотя компоненты солевого состава, определяемого особенностями геохимии водосборного бассейна, характеризуются стабильностью и равномерным распределением по продольной оси водохранилищ (Шашуловская и др., 2019). Электропроводность увеличивается в годы с повышенной водностью, ее рост в Волгоградском водохранилище, по сравнению с Саратовским, связан с локальными условиями. Максимальная электропроводность в 2020 г. получена за счет учета вод притоков, высокую минерализацию которых отмечали и предыдущие исследователи (Селезнев и др., 1999; Горохова, 2018).

Содержание БЭ относится к азональным факторам. Как и в других водохранилищах каскада (Минеева и др., 2021, 2022а), $N_{общ}$ и $P_{общ}$ характеризуются высокими величинами, типичными для эвтрофных водоемов (Китаев, 2007). Несмотря на межгодовые колебания, среднее количество $N_{общ}$ и $P_{общ}$ сохраняется на относительно стабильном уровне в Саратовском и Волгоградском водохранилищах, но снижается на незарегулированном нижнем участке. По сравнению с началом 1990-х годов (Минеева, 2004), в обоих водохранилищах отмечено увеличение среднего содержания $P_{общ}$ и сохранение на прежнем уровне содержания $N_{общ}$. БЭ более вариабельны, чем гидрологические показатели, особенно – $N\text{-}NO_3^-$, потребляемый водорослями. На $N\text{-}NO_3^-$ приходится небольшая доля $N_{общ}$ (в среднем 13–19%), но она выше, чем в водохранилищах Верхней и Средней Волги (2–8%) (Минеева и др., 2021, 2022а). Повышенное содержание $N\text{-}NO_3^-$, отмечаемое в начале вегетационного сезона, сохраняется в июне, когда еще не полностью использован их запас в трансформированных зимних водах и терригенном паводковом стоке. В разгар лета в августе содержание всех форм азота снижается за счет потребления гидробионтами. По многолетним данным, средняя концентрация $N\text{-}NO_3^-$ в Саратовском водохранилище изменяется незначительно, а ее колебания в двух водохранилищах происходят синхронно (Шашуловская и др., 2016а, 2019, 2021).

Содержание $P_{общ}$ и высокий (~70%) вклад в его фонд $P\text{-}PO_4^{3-}$ на Нижней Волге выше, чем на Верхней Волге, и сопоставим с таковыми в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах (Минеева и др., 2021, 2022а). Концентрация $P\text{-}PO_4^{3-}$ в Саратовском и Волгоградском водохранилищах колеблется в близких пределах. При этом размах

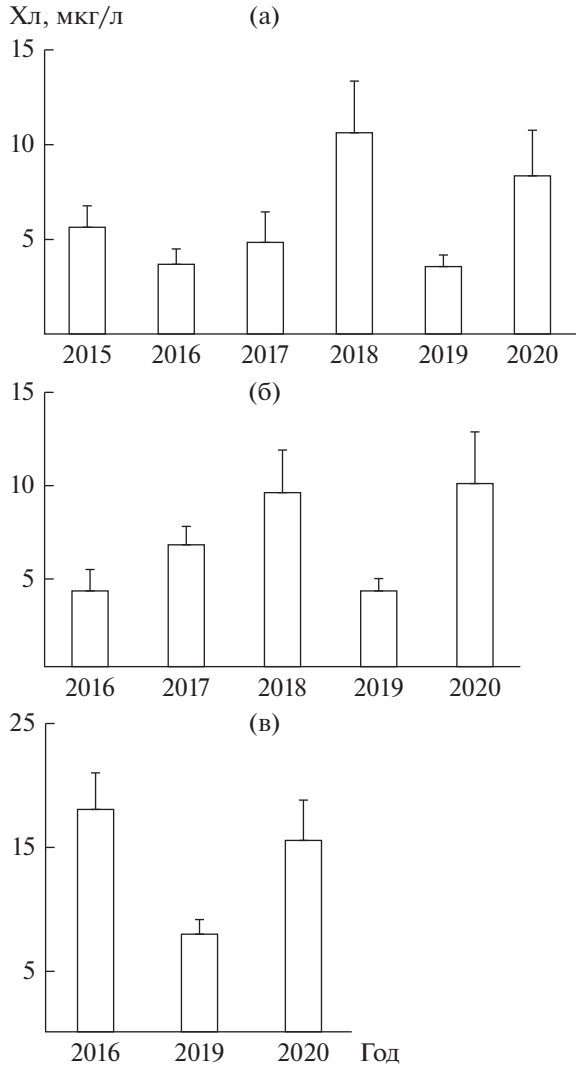

Рис. 4. Содержание хлорофилла в Саратовском (а), Волгоградском (б) водохранилищах и на незарегулированном нижнем участке р. Волги (в) в годы исследования. Даны средние величины со стандартной ошибкой.

величин шире, чем приводится в публикациях, в которых отмечен отрицательный тренд в многолетней динамике $P\text{-}PO_4^{3-}$ (Шашуловская и др., 2016а, 2021). Содержание $P\text{-}PO_4^{3-}$ снижается в годы с высокой водностью и возрастает при уменьшении водного стока, что позволяет считать основным фактором генезиса фосфора в двух водохранилищах внутриводоемные процессы (Шашуловская и др., 2016а).

Для нормального функционирования водных экосистем важны не только концентрации азота и фосфора, но и их соотношение, которое служит показателем биогенного лимитирования фитопланктона, а также самостоятельным фактором, регулирующим развитие водорослей (Булгаков,

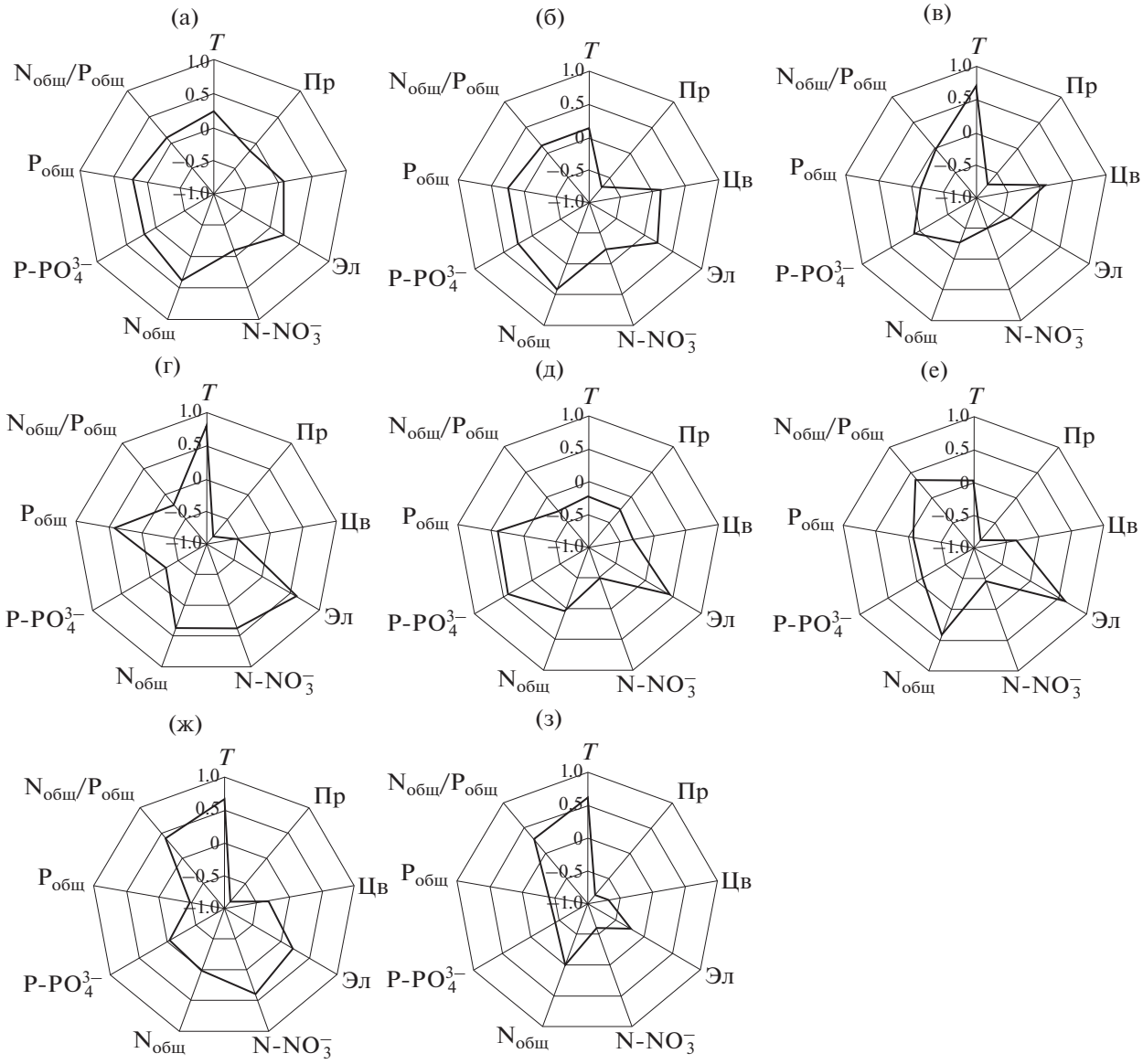

Рис. 5. Коэффициенты корреляции содержания хлорофилла с факторами среды в водоемах Нижней Волги: а – Саратовское водохранилище, б – Волгоградское, в – незарегулированный нижний участок за весь период исследования, г–з – все водные объекты в отдельные годы (2016–2020 гг. соответственно). *T* – температура, Пр – прозрачность, Цв – цветность, Эл – электропроводность.

Левич, 1995; Claesson, 1978). Величины $N_{общ}/P_{общ}$ <10 соответствуют дефициту азота, >15 – дефициту фосфора, промежуточные, близкие к соотношению элементов в клетках, – отсутствию биогенного лимитирования (Sakamoto, 1966). На всем исследованном участке, как и в сопредельном Куйбышевском водохранилище, средние величины $N_{общ}/P_{общ}$ <10 указывают на возможный дефицит азота. В эти же годы нами отмечено отсутствие биогенного лимитирования фитопланктона в эвтрофных Иваньковском, Угличском, Чебоксарском водохранилищах и смена лимитирующего элемента в умеренно эвтрофных Рыбинском и Горьковском водохранилищах (Минеева и др., 2021, 2022а).

Для характеристики состояния водных экосистем показательно развитие летних планктонных сообществ. В Саратовском и Волгоградском водохранилищах содержание Хл *a*, отражающее развитие фитопланктона, в период исследования было таким же, как в начале 70-х, а также 90-х гг. XX в., – с самыми низкими для каскада значениями (Минеева, 2004). В настоящее время в обоих водохранилищах по-прежнему преобладают концентрации Хл *a*, типичные для мезотрофных вод и отмеченные даже в аномально жарком и мало-

водном 2010 г. (Номоконова, 2012; Селезнева, 2019). Такому трофическому типу соответствуют и средние для периодов наблюдения концентрации Хл *a*. Средние для двух водохранилищ величины, полученные в 1989, 1990, 2016–2020 гг., меняются синхронно (r_s = 0.86, $p < 0.05$), но связь становится незначимой с учетом данных многоводных 1988 и 1991 гг., когда содержание Хл *a* превышало границу мезотрофии в одном из водохранилищ. На этом основании сделан вывод о неустойчивом состоянии экосистем водохранилищ, замыкающих каскад и зависимых от стока р. Волги (Паутова, Номоконова, 1994). Однако развитие фитопланктона за весь период существования обоих водохранилищ, включая годы наших исследований, остается типичным для мезотрофных водоемов (Герасимова, 1996; Попченко, 2001; Далечина, Джаяни, 2012; Корнева, 2015; Зеленевская, 2016, 2018–2020), а в отдельные годы в Саратовском – для олиготрофных (Шашуловская и др., 2021). В многолетней динамике фитопланктона Волгоградского водохранилища выявлены периодические изменения, связанные с колебаниями водности и циклами солнечной активности (Шашуловский, Мосияш, 2010), отмеченные также для альгоценозов Рыбинского водохранилища (Структура..., 2018).

Учитывая морфометрические особенности Саратовского и Волгоградского водохранилищ, сохраняющих речной характер на всем своем протяжении, можно было бы ожидать, что фитопланктон равномерно распределяется по их акватории. Распределение Хл *a* чаще характеризуется умеренной неоднородностью (C_v 40–60%), но в отдельные годы (Саратовское в 2017, 2020; Волгоградское в 2016, 2018) степень дискретности возрастает, что может быть связано с локальными условиями. Так, для верхнего участка Саратовского водохранилища выявлены изменения естественного динамического режима за счет взаимодействия попусков ГЭС и вод притоков, что обусловливает краткосрочные изменения водных характеристик и их пространственную неоднородность (Рахуба, 2009). Содержание Хл *a* незначительно варьирует на русловых станциях, но, как и в других водохранилищах каскада, увеличивается в устьевых участках рек, прибрежных мелководьях и заливах (Минеева, 2004; Номоконова, 2012). Для этих же акваторий характерны высокие величины биомассы фитопланктона (Герасимова, 1996; Попченко, 2001).

Результаты регрессионного анализа показали, что в разгар лета фитопланктон двух сопредельных замыкающих каскад водохранилищ, которые имеют много общих черт, по-разному реагирует на внешнее воздействие. В обоих водоемах формируются устойчивые автотрофные сообщества с близкими показателями обилия, но рассмотренные абиотические факторы оказывают умеренное влияние на содержание Хл *a* в Волгоградском водохранилище и слабое в Саратовском. Это водохранилище с высоким коэффициентом условного водообмена предназначено для недельного регулирования стока, не накапливает запаса воды и по своей конфигурации напоминает медленно текущую реку (Волга..., 1978). По-видимому, его высокая проточность – основной фактор, регулирующий развитие фитопланктона, что показано для волжского каскада в целом (Минеева и др., 2022б).

К особенностям незарегулированного нижнего участка р. Волги относится неоднородность химического состава воды (Шашуловская и др., 2016б). Снижение содержания БЭ вниз по течению обусловлено их потреблением фитопланктоном, об увеличении обилия которого свидетельствует рост Хл *a*. Содержание Хл *a* характеризуется невысокой изменчивостью, распределение мало меняется год от года, на всем участке, как и ранее, превалируют показатели умеренно эвтрофных и эвтрофных вод. При этом содержание Хл *a* нижнего участка р. Волги в значительной мере зависит от рассматриваемых абиотических факторов, совместное действие которых почти полностью контролирует развитие фитопланктона.

Выводы. В водохранилищах Нижней Волги, относящихся к умеренно-континентальной и континентальной аридной области, в годы с разными термическими условиями и водностью температура, прозрачность, цветность и электропроводность воды характеризуются небольшой вариабельностью и демонстрируют изменения с севера на юг, согласно зональным особенностям волжского каскада. Содержание $N_{общ}$ и $P_{общ}$ незначительно меняется в Саратовском и Волгоградском водохранилищах, но снижается на незарегулированном нижнем участке. БЭ более вариабельны, чем гидрологические показатели, особенно – $N\text{-}NO_3^-$, потребляемый водорослями. Доля минеральных форм в фонде общего азота и фосфора выше, чем в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Отношение $N_{общ}/P_{общ} < 10$ указывает на возможный дефицит азота для фитопланктона Нижней Волги. Межгодовые изменения гидрологических и гидрохимических показателей связаны с объемом водного стока и метеорологическими условиями бассейна. Содержание Хл *a*, которое не изменилось по сравнению с 70-ми и 90-ми гг. XX в., соответствует мезотрофной категории в Саратовском и Волгоградском водохранилищах и эвтрофной категории на нижнем участке р. Волги. Распределение Хл *a* по акватории водохранилищ чаще характеризуется умеренной неоднородностью, незначительно варьирует на русловых станциях, но, как и во всем каскаде, увеличивается в устьевых участках рек, в прибрежных мелководьях и заливах. Фитопланктон двух сопредельных

водохранилищ, замыкающих каскад, по-разному реагирует на внешнее воздействие. Рассмотренные абиотические факторы оказывают слабое влияние на содержание Хл *a* в Саратовском водохранилище, умеренное в Волгоградском и почти полностью контролируют развитие фитопланктона незарегулированного нижнего участка р. Волги.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 121051100099-5 и 121051100104-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян А.Б., Салтанкини В.П., Шарапов В.А. 1987. Водохранилища. Москва: Мысль.

Алисов Б.П. 1956. Климат СССР. Москва: Наука.

Беспалова К.В. 2018. Анализ экологического состояния Саратовского и Куйбышевского водохранилищ // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики: Матер. XV Межд. науч.-практ. конф. Т. 1. Тольятти: Волжский ун-т им. В.Н. Татищева. С. 150.

Беспалова К.В. 2019. Сезонная изменчивость качества воды Саратовского водохранилища // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 28. № 2. С. 258.

Булгаков Н.Г., Левич А.П. 1995. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: соотношение азота и фосфора как самостоятельный фактор регулирования структуры альгоценоза // Успехи соврем. биологии. Т. 115. № 1. С. 13.

Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. Москва: Росгидромет.

Герасимова Н.А. 1996. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.

Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Куйбышевское и Саратовское водохранилища. 1978. Ленинград: Гидрометеоиздат.

Головатых Н.Н., Галушкина Н.В. 2014. Сток биогенных веществ Волги в 2000–2012 гг. // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 1. № 2 (2). С. 27.

Горохова О.Г. 2018. Показатели альгофлоры планктона для характеристики равнинных рек бассейна Средней и Нижней Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-6: Матер. междунар. конф., приуроченной к 35-летию Института экологии Волжского бассейна РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции. Тольятти: Анна. С. 83.

Государственный водный кадастр. 1985. Т. 1. Поверхностные воды. Сер. 3. Многолетние данные. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т. 1. РСФСР. Вып. 24. Бассейны рек Волги (среднее и нижнее течение) и Урала. Ленинград: Гидрометеоиздат.

Далечина И.Н., Джаяни Е.А. 2012. Фитопланктон Саратовского водохранилища в 2000–2008 гг. // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. матер. докл. участников Всерос. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок. Ижевск: Издатель Пермяков С.А. С. 57.

Далечина И.Н., Мосияш С.А., Филимонова И.Г. 2012. Фитопланктон и биогены Волгоградского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. матер. докл. участников Всерос. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок. Ижевск: Издатель Пермяков С.А. С. 54.

Зеленевская Н.А. 2016. Сезонная динамика фитопланктона Саратовского водохранилища в 2015 году // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики: Матер. XIII Междунар. науч.-практ. конф. Т. 2. Тольятти: Волжский ун-т им. В.Н. Татищева. С. 44.

Зеленевская Н.А. 2018. Фитопланктон Волгоградского водохранилища в 2017 году // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики: Матер. XV Междунар. науч.-практ. конф. Т. 1. Тольятти: Волжский ун-т им. В.Н. Татищева. С. 133.

Зеленевская Н.А. 2019. Динамика развития фитопланктона Волгоградского водохранилища в 2018 году // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики: Матер. XVI Междунар. науч.-практ. конф. Т. 1. Тольятти: Волжский ун-т им. В.Н. Татищева. С. 214.

Зеленевская Н.А. 2020. Особенности развития фитопланктона Саратовского водохранилища в 2019 году // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики: Матер. XVII Междунар. науч.-практ. конф. Т. 2. Тольятти: Волжский ун-т им. В.Н. Татищева. С. 230.

Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.

Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатной дом.

Кривошей В.А. 2015. Река Волга (проблемы и решения). Москва: ООО “Журнал РТ”.

Литвинов А.С. 2000. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Ярослав. гос.-техн. ун-т.

Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.

Минеева Н.М. 2009. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус.

Минеева Н.М., Степанова И.Э., Семадени И.В. 2021. Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 1. С. 24. https://doi.org/10.31857/S0320965221010095

Минеева Н.М., Поддубный С.А., Степанова И.Э., Цветков А.И. 2022а. Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона Волги. Водохранилища средней Волги // Биология внутр. вод. № 6. С. 640. http://doi.org/10.31857/S0320965222060158

Минеева Н.М., Семадени И.В., Соловьева В.В., Макарова О.С. 2022б. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ Волги (2019–2020 гг.) // Биология внутр. вод. № 4. С. 357.
https://doi.org/10.31857/S0320965222040210

Номоконова В.И. 2012. Динамика содержания хлорофилла *a* в водных массах и донных отложениях нижневолжских водохранилищ // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. матер. докл. участников Всерос. конф. Институт биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок. Ижевск: Изд. Пермяков С.А. С. 197.

Номоконова В.И., Паутова В.Н. 2013. Первичная продукция фитопланктона в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах в летние сезоны 2009–2011 гг. // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 15. № 3. С. 185.

Паутова В.Н., Номоконова В.И. 1994. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.

Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовье реки. 2003. Санкт-Петербург: Наука.

Попченко И.И. 2001. Видовой состав и динамика фитопланктона Саратовского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.

Рахуба А.В. 2009. Суточная изменчивость качества вод водохранилища в зоне неустановившегося динамического режима // Водн. хоз-во России: проблемы, технологии, управление. № 2. С. 15.

Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Ленинград: Наука.

Селезнев В.А., Рубцов М.Г., Купер В.Я., Розенберг Г.С. 1999. Оценка пространственной неоднородности качества вод Саратовского водохранилища // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 1. № 2. С. 204.

Селезнева А.В. 2019. Концентрация фосфатов в волжской воде в условиях антропогенного эвтрофирования водохранилищ // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 28. № 2. С. 262.

Селезнева А.В., Беспалова К.В., Селезнев В.А. 2020. Формирование качества воды крупных водохранилищ Волги в условиях роста биогенной нагрузки // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Качество воды и водные биоресурсы. VII Любищевские чтения: Мат. межд. науч. чтений. Тольятти: Анна. С. 167.

Структура и функционированием экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. Москва: РАН.

Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Филимонова И.Г. и др. 2016а. Гидрохимические основы биологической продуктивности в замыкающих водохранилищах Волжского каскада // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 320. № 3. С. 367.

Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Орлов А.А., Фокина Л.Н. 2016б. Многолетние изменения качества воды участков Нижней Волги, различающихся по гидрологическому режиму // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 18. № 5–2. С. 382.

Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Филимонова И.Г. и др. 2019. Особенности многолетней динамики гидрохимических показателей водохранилищ Нижней Волги и реки Урал (на примере Саратовского, Волгоградского и Ириклинского водохранилищ) // Вод. хоз-во России: проблемы, технологии, управление. № 3. С. 72.

Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Джаяни Е.А. 2021. Биогенные элементы и фитопланктон Саратовского водохранилища в современных условиях // Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции. Ярославль: Филигрань. С. 198.

Шашуловский В.А., Мосияш С.С. 2010. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.

Эдельштейн К.К. 1998. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. Москва: ГЕОС.

Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. 2009. Lakes as sentinels of climate change // Limnol., Oceanogr. V. 54. № 6. Pt 2. P. 2283.

Bertani I., Primicerio R., Rossetti G. 2016. Extreme climatic event triggers a lake regime shift that propagates across multiple trophic levels // Ecosystems. V. 19. Is 1. P. 16.
https://doi.org/10.1007/s10021-015-9914-5

Claesson A. 1978. Research on recovery of polluted lakes. Algal growth potential and the availability of limiting nutrients // Acta University Uppsala. № 461. P. 1.

Hallstan S., Trigal C., Johansson K.S.L., Johnson R.K. 2013. The impact of climate on the geographical distribution of phytoplankton species in boreal lakes // Oecologia. V. 173. № 4. P. 1625.
https://doi.org/10.1007/s00442-013-2708-6

Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a, b,* c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. Bd 167. P. 191.

Lewandowska A.M., Boyce D.J., Hofmann M. et al. 2014. Effect of sea surface warming on marine plankton // Ecology Letters. V. 17. № 5. P. 614.
https://doi.org/10.1111/ele.12265

Özkan K., Jeppesen E., Davidson T.A. et al. 2016. Long-term trends and temporal synchrony in plankton richness, diversity and biomass driven by re-oligotrophication and climate across 17 Danish Lakes // Water. V. 8. № 10. P. 427.
https://doi.org/10.3390/w8100427

Pace M.L., Cole J.J. 2002. Synchronous variation of dissolved organic carbon and color in lakes // Limnol., Oceanogr. V. 47. № 2. P. 333.

Rivers of Europe. 2021. Amsterdam: Elsevier.

Sakamoto M. 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // Arch. Hydrobiol. V. 62. № 1. P. 1.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095757

SCOR-UNESCO Working Group № 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanographic Methodology. 1966. Montreux: UNESCO. P. 9.

Xiao W., Liu X., Irwin A.J. et al. 2018. Warming and eutrophication combine to restructure diatoms and dinoflagellates // Water Res. V. 128. № 1. P. 206.
https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.10.051

Abiotic Factors and Their Role in the Development of Phytoplankton in the Lower Volga

N. M. Mineeva[1], *, S. A. Poddubny[1], I. E. Stepanova[1], and A. I. Tsvetkov[1]

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

**e-mail: mineeva@ibiw.ru*

Based on field observations carried out during the 2015–2020 summer low water period, the interannual variability of abiotic characteristics and chlorophyll content in the Lower Volga is considered. In years with different thermal conditions and water content, the temperature, transparency, color and electrical conductivity of water are characterized by small variability and demonstrate changes from north to south, according to the zonal features of the Volga cascade. The average nutrient content (0.81–0.99 mg/L N_{tot} and 101–134 μg/L P_{tot}) changes insignificantly in the Saratov and Volgograd reservoirs, but decreases in the unregulated lower part of the Volga. The content of $N\text{-}NO_3^-$ and $P\text{-}PO_4^{3-}$ in the total nitrogen and phosphorus pool respectively, is 4–9 and 69–74%, the ratio $N_{tot}/P_{tot} < 10$ indicates a possible nitrogen limitation of phytoplankton. The Chl *a* content corresponds to the mesotrophic category in the Saratov and Volgograd reservoirs (5.3 ± 0.6 and 7.2 ± 0.9 μg/L), and eutrophic in the lower section (13.9 ± 1.5 μg/L). The trophic status of the Lower Volga has not changed in comparison with the last decade of the 20th century. It was found that abiotic factors have a weak effect on the Chl *a* content in the Saratov reservoir, moderate in the Volgograd reservoir and almost completely control the development of phytoplankton in the unregulated lower part of the Volga ($R^2 = 0.21$, 0.59, and 0.91). The data obtained supplement the observations of previous years and form the basis for long-term monitoring of ecosystems of large artificial reservoirs.

Keywords: chlorophyll, phytoplankton, hydrological and hydrochemical factors, Lower Volga

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 65–71

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 581.526.323(477.75)

ИНВАЗИЯ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА *Bonnemaisonia hamifera* Hariot В ПРИБРЕЖНЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ У ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА (ЧЕРНОЕ МОРЕ, РОССИЯ)

© 2023 г. С. Е. Садогурский[a], *, Т. В. Белич[a], С. А. Садогурская[a]

[a] *Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия*

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

Поступила в редакцию 20.04.2022 г.
После доработки 18.07.2022 г.
Принята к публикации 24.07.2022 г.

По результатам гидроботанических исследований 2015–2021 гг. установлено, что глобальная экспансия нитчатой спорофитной стадии *Bonnemaisonia hamifera* Hariot к 2017 г. достигла южного берега Крыма (ЮБК). В настоящее время у ЮБК вселенец зарегистрирован во всех горизонтах фитали. Массово развиваясь в эпифитоне аборигенных видов, он угнетает их развитие и местами становится одним из доминантов. Это изменяет облик, структуру и продукционные показатели растительных сообществ (вплоть до их деградации на отдельных участках), что позволяет отнести этот инвазионный вид к категории трансформеров. Показано, что инвазия развивается стремительно, ее вектор совпадает с направлением Основного черноморского течения. Стимулирующую роль может играть эвтрофирование. Предположительно ныне вид уже присутствует у юго-западных и западных берегов Крымского п-ова и в ближайшие год–два заселит западный и северо-западный районы Черного моря; экспансия в акваторию Азовского моря также вероятна. Инвазия *B. hamifera* угрожает биологическому разнообразию всего Азово-Черноморского бассейна, что в условиях его относительной изоляции может привести к экологической катастрофе, которая затронет все страны региона.

Ключевые слова: Черное море, Южный берег Крыма, макрофитобентос, *Bonnemaisonia hamifera*, биологическая инвазия

DOI: 10.31857/S0320965223010175, **EDN:** KTHKMM

Одна из острых проблем современности – экспансия биологических видов на новые территории, в новые экосистемы и биотопы. На фоне и вследствие глобальных климатических и социально-экономических изменений процессы биологической инвазии расширяют географию и ускоряются. В большинстве случаев они вызывают негативные последствия, поскольку сопровождаются сокращением уровня и трансформацией структуры биоразнообразия, экономическим ущербом, ухудшением качества жизни населения и пр. Нередко инвазии чужеродных видов приводят к экологическим катастрофам различного масштаба на суше и в водной среде. Поэтому своевременное выявление (в идеале предупреждение) биологических инвазий – одна из актуальных задач, стоящих перед исследователями. В этом ключе чрезвычайно велика роль долгосрочных мониторинговых наблюдений, позволяющих на начальных этапах выявлять малейшие изменения в составе и структуре биоты. Они наиболее эффективны в условиях ООПТ, где сохранились экосистемы и биотопы, служащие эталонами для определенных регионов и природных зон. Территориально-аквальный комплекс у м. Мартьян, расположенный на ЮБК, в 1973 г. получил статус государственного природного заповедника (ныне по факту находится в статусе природного парка). Из общей площади 240 га половина приходится на прибрежную акваторию Черного моря, где отдельные альгофлористические исследования выполнены еще во второй половине XIX–начале XX вв., а с момента создания ООПТ организован мониторинг фитобентоса, поскольку здесь локализованы типичные (эталонные) для ЮБК донные биотопы (Крайнюк, Маслов, 2012). Номенклатурно-таксономическая ревизия показала, что среди территориально-аквальных заповедников Крыма (и Северного Причерноморья) ООПТ “Мыс Мартьян” занимает второе место по уровню разнообразия и лидирует по уровню раритетности морской макрофитобиоты (Sadogurskiy et al., 2019). В ходе мониторинга фитобентоса этого объекта авторы продолжают регистрировать представителей

Сокращения: ООПТ – особо охраняемые природные территории; пгт – поселок городского типа; ЮБК – южный берег Крымского п-ова.

черноморской флоры, которые ранее здесь не отмечали. Теперь в заповедной акватории и в прилегающих районах ЮБК нами зафиксировано появление и стремительное распространение нового чужеродного таксона *Bonnemaisonia hamifera* Hariot.

Первичный ареал *B. hamifera* охватывает северо-западную часть Тихого океана, включая Японский архипелаг. В конце XIX в. интенсификация судоходства и международной торговли способствовала проникновению вида в Северную Атлантику, после чего произошло его быстрое распространение вдоль побережий Северной Америки и Европы, включая островные архипелаги (Boudouresque, Verlaque, 2002; Streftaris et al., 2005). Судя по количеству и датам имеющихся сообщений, в последнее десятилетие наблюдается взрывное распространение *B. hamifera* во всех морях планеты, в том числе на юг вдоль побережий Африки и Южной Америки, а также в границах Средиземноморского бассейна (Guiry M.D., Guiry G.M., 2022). Парадоксально, но вид включен в Красную книгу Приморского края как уязвимый (Красная..., 2008). Важно, что *B. hamifera* имеет жизненный цикл с гетероморфной сменой поколений (Simon-Bichard-Breaud, 1972; Перестенко, 1980). Слоевища гаметофитов, крупные и несколько напоминающие перистые вайи папоротников, встречаются довольно редко, за глобальную экспансию ответственна в основном нитчатая спорофитная стадия, которую ранее считали отдельным видом *Trailliella intricata* Batters, а ныне часто именуют “trailliella-phase” (Guiry M.D., Guiry G.M., 2022).

Цель работы – зафиксировать факт и установить время инвазии *Bonnemaisonia hamifera* в прибрежно-морские акватории у ЮБК, показать характер и степень ее влияния на бентосный растительный покров, дать прогноз дальнейшей динамики процесса.

Гидроботанические пробы и материалы фотофиксации, использованные в работе, получены в ходе самостоятельных погружений, выполненных в 10 прибрежно-морских акваториях ЮБК (рис. 1) в 2015–2021 гг. с использованием легководолазного снаряжения по общепринятой методике (Калугина-Гутник, 1975). Количественные пробы макрофитобентоса отбирали на глубинах/станциях 0(±0.25); 0.5, 1.0, 3.0, 5.0 и 8 м вдоль перпендикулярных береговой линии профилей: в псевдолиторали на каждой станции по 10 проб рамкой площадью 0.01 м^2, в сублиторали – по пять рамкой площадью 0.04 м^2. Для каждого вида определяли среднее значение биомассы ± (сырая масса), ярусы в сообществах выделяли по аспективным видам с учетом биомассы. Более детально современная ситуация охарактеризована для двух прилегающих друг к другу пунктов, схожих по комплексу природно-климатических условий, но контрастных по уровню антропогенной трансформации и эвтрофирования: № 8 у пгт Гурзуф (вблизи аварийного канализационного коллектора; координаты в точке пересечения уреза воды 44°31′41.7″ с.ш., 34°16′23.8″ в.д.), и № 9 у м. Мартьян (в границах ООПТ; 44°30′20.3″ с.ш., 34°14′40.4″ в.д.): проанализированы материалы, отобранные в указанном выше интервале глубин (до 12.0 м визуально). Объект исследования – бентосный макроскопический растительный покров. Его подводную фотофиксацию осуществляли с помощью камеры Olympus TG-835, временные препараты водорослей изучали методом световой микроскопии с использованием микроскопа Leica DM2500, для захвата изображений применяли камеру Flexacam C1. Номенклатура макрофитов дана по “AlgaeBase” (Guiry M.D., Guiry G.M., 2022).

Вероятно, наиболее ранним свидетельством появления *B. hamifera* в Черном море следует считать ее обнаружение (предположительно в виде отдельных нитей) в эпибиозе крабов-пауков из Севастопольской бухты в 2011 г. (Spiridonov et. al., 2020). Но на тот момент внедрения в естественные фитоценозы не зафиксировано ни в одном из районов моря, поскольку упоминание вида в специальных публикациях отсутствует (в том числе и в районе г. Севастополь), а также по собственным гидроботаническим наблюдениям. Первым свидетельством начала широкой экспансии *B. hamifera* в Черное море стали результаты научно-исследовательских работ 2016–2017 гг., выполненных у Кавказского побережья, и уже тогда специалисты предупреждали о серьезности ситуации (Симакова, Смирнов, 2017; Kolyuchkina et al., 2018). Впервые на массовое развитие нитчатых багрянок мы обратили внимание 04–06.07.2018 г. при проведении гидроботанического обследования у м. Итальянка в границах пгт Партенит. Но лишь анализ фотоматериалов и камеральный разбор проб, отобранных в границах пгт Гурзуф (25.07.2020 г.) и в акватории у м. Мартьян (28.08.2019 и 28.06.2020 г.) позволили убедиться, что мы имеем дело с новым для региона видом.

Пересмотр более ранних коллекционных сборов и материалов фотофиксации, повторяемых у м. Мартьян несколько раз в год, показал, что первые немногочисленные талломы *B. hamifera* в акватории появились в 2017 г. (28.08.2017) (рис. 1). При этом, например, в урочище Батилиман, расположенном западнее на 50 км, в это же время (31.07.2017) они не были зафиксированы. Более ранние материалы 2015–2016 гг. не выявили талломов *B. hamifera* ни у м. Мартьян, ни в других пунктах ЮБК вплоть до м. Ай-Фока у с. Морское, расположенного наоборот восточнее на 60 км (рис. 1). Это, однако, не исключает вероятность присутствия *B. hamifera* в виде отдельных незарегистрированных нитей и их незначительных

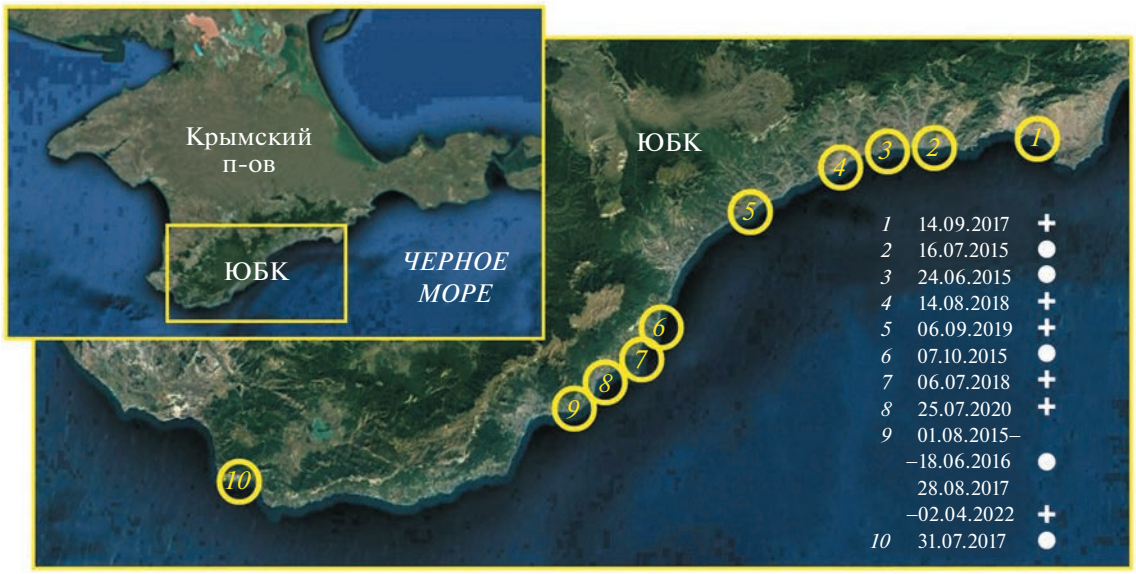

Рис. 1. Находки *Bonnemaisonia hamifera* в прибрежно-морских акваториях у южного берега Крыма (ЮБК) с 2015 г. по настоящее время. Пункты: *1* – м. Француженка, *2* – м. Ай-Фока, *3* – м. Чобан-Куле, *4* – ур. Камышлы, *5* – б. Голубая (подножье хаоса Тузлух), *6* – подножье Кучук-Ламбатского хаоса, *7* – м. Итальянка (пгт Партенит), *8* – пгт Гурзуф (р-н выпускного коллектора), *9* – м. Мартьян (ООПТ "Мыс Мартьян"), *10* – ур. Батилиман; + – вид выявлен, О – вид не выявлен.

скоплений (lag-фаза). Сопоставление литературных данных и результатов собственных наблюдений, не претендующих на исчерпывающую полноту, свидетельствует, что ныне продвижение вида вдоль побережья происходит с востока на запад и чрезвычайно быстро. В таком случае вектор инвазии совпадает с направлением Основного черноморского течения и его локальных вдольбереговых ответвлений, которые совокупно перемещают воды из Прибосфорского района к кавказскому, а затем к крымскому берегам, причем после 2010 г. эти течения заметно интенсифицировались (Экологический..., 2019). Скорость инвазии позволяет предполагать, что вид уже внедрился в природные фитоценозы у юго-западных и западных берегов Крымского п-ова, и в ближайшие год–два заселит западный и северо-западный районы Черного моря. Распространение *B. hamifera* в акватории еще более опресненного Азовского моря также не исключено, поскольку, например, у берегов Новой Зеландии массовое развитие зафиксировано в устьевой области реки (Garbary et al., 2020).

Более детальный анализ современной ситуации в прилегающих друг к другу пунктах № 8 (пгт Гурзуф) и № 9 (ООПТ "Мыс Мартьян") дал следующие результаты. Растительный покров в их границах в общих чертах схож. На твердых скальных грунтах в псевдолиторали его основу формируют различные полидоминантные альгоценозы, в сублиторали вплоть до границы песков (расположенной на глубине 6 м у пгт Гурзуф и 6–12 м у м. Мартьян) господствуют олигодоминантные сообщества цистозир (*Cystoseira* s.l.). Глубже рыхлые грунты в районе м. Мартьян фрагментарно занимает монодоминантное сообщество взморника (*Zostera* Linnaeus), в акватории Гурзуфа они лишены постоянного растительного покрова. Установлено, что ныне в обоих пунктах талломы спорофитов *B. hamifera* встречаются на всем обследованном спектре глубин и во всех пробах. При этом в псевдолиторали (±0.25 м) и в относительно мелководных (0.5–2 м) участках сублиторали отмечены отдельные или многочисленные нити, развивающиеся в эпифитоне любых макрофитов. Часто они заметны лишь при микроскопировании, а их биомасса крайне мала (<0.05 г в пробе). И если у м. Мартьян такая картина сохраняется вплоть до глубины 3–3.5 м, то в акватории Гурзуфа на этой глубине уже присутствуют отдельные характерные макроскопические экземпляры *B. hamifera*, формирующие общую биомассу 9.5 г/м^2. Они напоминают небольшие (2–3 см) рыхлые "ватные" шарики, цвет которых изменяется от красного в более затененных участках до светло-бежевого в более освещенных (рис. 2а). Глубже в обоих пунктах биомасса *B. hamifera* существенно возрастает. Но если на глубине 5 м у м. Мартьян она составляет 76.17 ± 10.06 г/м^2 (1.74% общей биомассы сообщества в 4378.25 г/м^2), то в Гурзуфе достигает 632.17 ± 232.99 г/м^2 (13.35% от 4736.49 г/м^2). При этом у м. Мартьян вплоть до границы песков

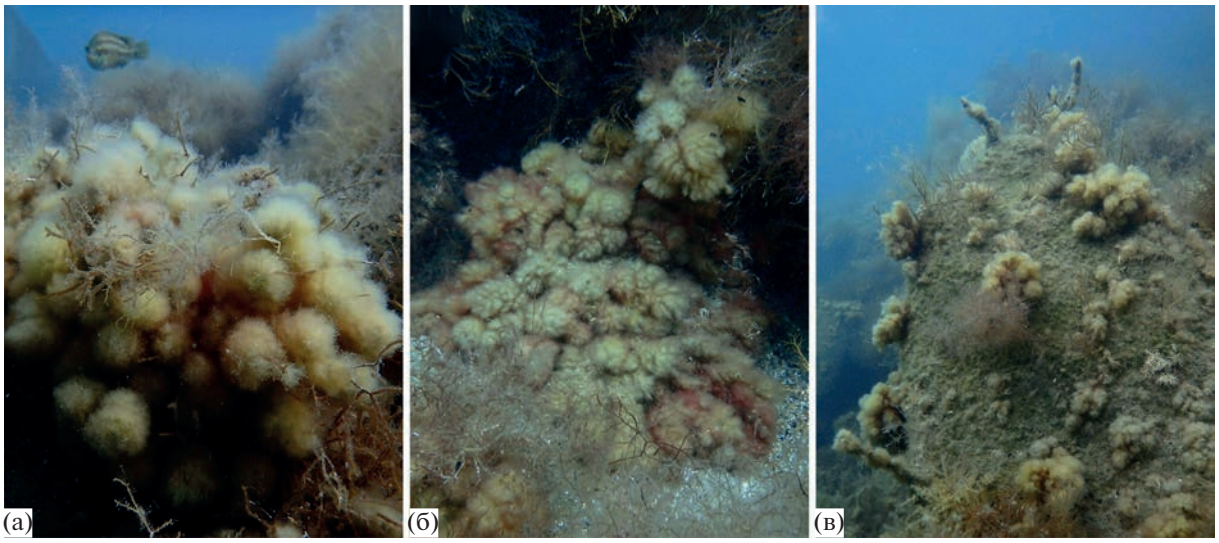

Рис. 2. Развитие *Bonnemaisonia hamifera* в сообществах Cystoseira s.l. в акваториях у южного берега Крыма (ЮБК) (глубина 5–6 м): а – типичный облик отдельных талломов (ООПТ "Мыс Мартьян", 28.06.2020 г.); б – общий вид разрастания площадью ~0.6 × 0.8 м (ООПТ "Мыс Мартьян", 28.06.2020 г.); в – участок деградировавших зарослей: видны остатки стволов Cystoseira s.l., покрытые *Bonnemaisonia hamifera* (пгт Гурзуф, 25.07.2020 г.).

отдельные эпифитные разрастания *B. hamifera* имеют от 20–30 до 50–80 см в поперечнике (рис. 2б), а в акватории Гурзуфа они кое-где объединяются в почти сплошные маты площадью до 2–3 м^2. Под ними цистозира и прочие макрофиты угнетены, а представители рода *Ceramium* Roth, которые всегда были одними из наиболее характерных и массовых видов, почти исчезли. Местами растительный покров деградирует (рис. 2в), чего ранее в этом районе на таких глубинах мы не наблюдали (повреждения, нередкие на мелководье, связаны с механическим воздействием либо прибойных волн, перемещающих гальку, либо с вытаптыванием рекреантами). На освободившемся месте *B. hamifera* относительно слабо развивается в эпилитоне, предпочитая обломки стволов *Cystoseira* s.l. По-видимому, ситуацию в акватории Гурзуфа может усугублять постоянное эвтрофирование из аварийного коллектора, на которое спорофиты *B. hamifera*, из-за морфофункциональных особенностей обладающие колоссальной удельной поверхностью (Миничева, 1998), реагируют интенсивным разрастанием.

Таким образом, *B. hamifera*, успешно конкурируя за ресурсы, теснит аборигенные виды и становится одним из доминантов первого (местами и второго) яруса сообществ *Cystoseira* s.l. на глубинах ≥5. Это изменяет их облик, структуру и продукционные показатели, что позволяет отнести инвазионный вид к категории трансформеров (Richardson et al., 2000). В сообществе взморника незначительное количество (1.50 ± 1.25 г/м^2 или 0.27% общей биомассы сообщества) мелких талломов *B. hamifera* отмечено на обнажающихся из грунта участках корневищ, но микроскопирование соскобов с листьев обнаруживает многочисленные нити во всех препаратах.

В целом, талломы спорофитов *B. hamifera*, развивающиеся в прибрежных водах у ЮБК, соответствуют диагнозу вида (Перестенко, 1980). Добавим лишь несколько деталей, которые важны для уверенной идентификации вселенца. Талломы сформированы псевдодихотомически и латерально разветвленными прямыми или несколько изогнутыми однорядными нитями. Клетки нитей цилиндрические или бочонкообразные, с довольно тонкими оболочками, их ширина 20–40 мкм, длина равна ширине или до 1.5 (реже до 2–2.5) раз больше ее. Вершины апикальных клеток округлые. При относительно небольшом увеличении (×50) талломы имеют вид беспорядочного скопления нитей (рис. 3а), при большем увеличении (×100–200) хорошо различимы железистые клетки, служащие ключевым диагностическим признаком вида. Расположенные латерально, они вклиниваются между соседними клетками нити, отчего на двумерных изображениях выглядят треугольными с несколько выпуклой внешней стороной (рис. 3б), но реально в объеме имеют форму сферического двуугольника. Спорангии не выявлены; вероятно, в условиях ЮБК основной способ размножения – деление нитчатых талломов, которые чрезвычайно легко фрагментируются, что дает дополнительный потенциал для стремительного распространения.

Выводы. Результаты проведенного исследования показали, что глобальная экспансия нитчатой спорофитной стадии *Bonnemaisonia hamifera*

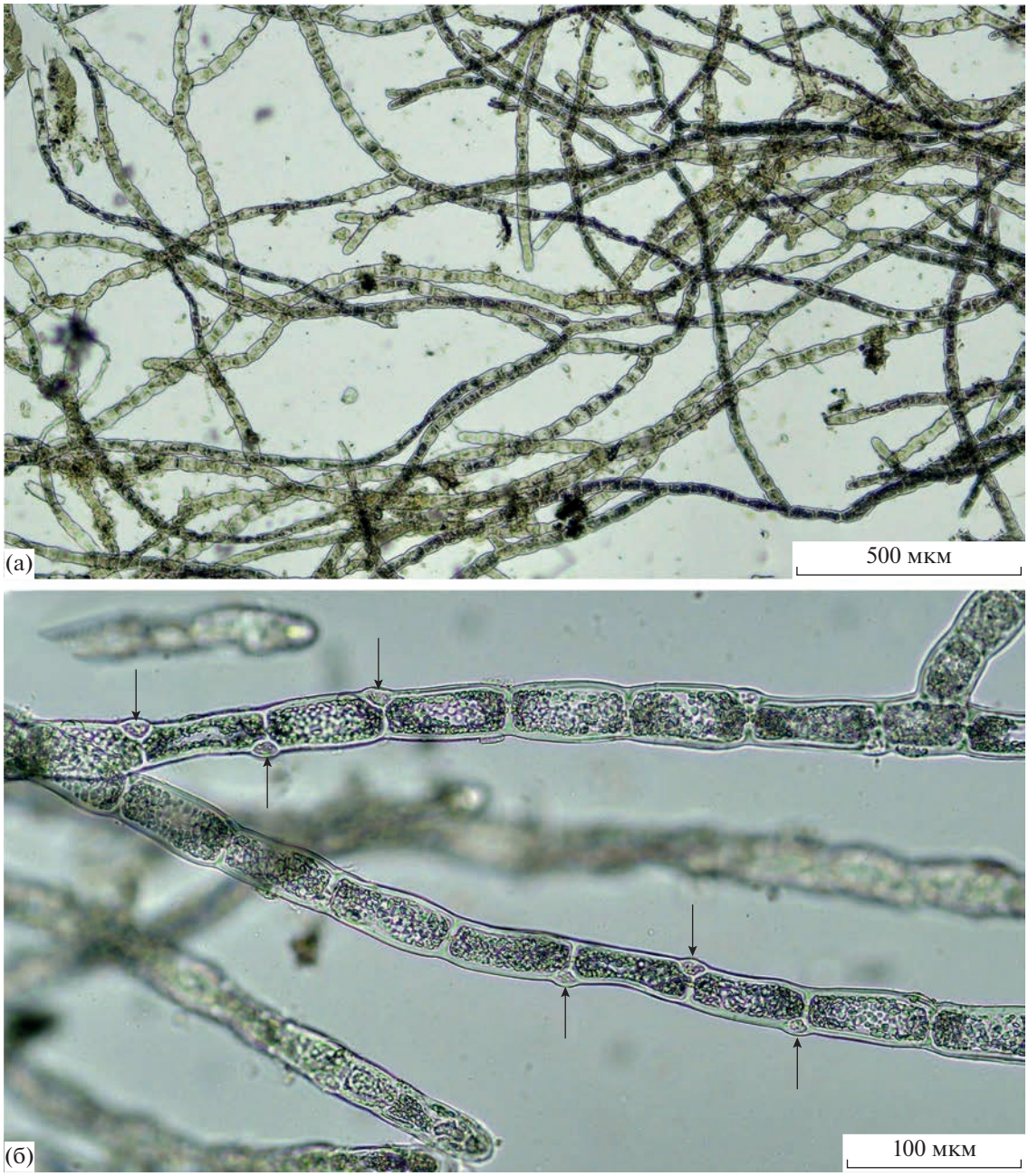

Рис. 3. Микрофотографии талломов *Bonnemaisonia hamifera* из акватории ООПТ "Мыс Мартьян" (28.06.2020 г., глубина 5–6 м): а – общий вид; б – железистые клетки (обозначены стрелками).

Hariot в 2017 г. достигла ЮБК. Время и способ проникновения *B. hamifera* в Черное море однозначно определить сложно. Как и ключевой фактор, запустивший современный скачкообразный этап глобальной экспансии, частью которой является и массовая черноморская инвазия. Анализ литературных данных и результаты собственных наблюдений свидетельствуют, что в Черное море *B. hamifera* проникла не позднее 2011 г. По-видимому, это произошло гораздо раньше, но без натурализации и вспышек численности она оставалась незамеченной исследователями. Возможно, имела место lag-фаза, или позже было повторное вселение, при этом вселения происходили либо естественным путем через Босфорский пролив, либо антропогенно через транспортную инфраструктуру. Массовая инвазия в природные фитоценозы Черного моря началась в 2015–2016 гг., при этом ее первичным центром очевидно стало Кавказское побережье (возможно, его порты). В настоящее время у ЮБК вселенец зарегистрирован во всех горизонтах фитали. Массово развива-

ясь в эпифитоне аборигенных макрофитов, он угнетает их развитие и может включаться в число доминантов. Это изменяет облик, структуру и продукционные показатели растительного покрова, местами вызывая его деградацию, что позволяет отнести *B. hamifera* к категории видов-трансформеров. Анализ имеющихся данных свидетельствует, что инвазия развивается стремительно, ее вектор совпадает с направлением основного черноморского течения, а масштаб и скорость усугубляются способностью *B. hamifera* к размножению путем почти неограниченной фрагментации талломов. Вероятно, определенную стимулирующую роль в распространении вида играет эвтрофирование, однако, его нельзя считать ключевым фактором. По-видимому, в настоящее время вид уже внедрился в природные фитоценозы у юго-западных и западных берегов Крыма и в ближайшее время заселит западный и северо-западный районы Черного моря; экспансия в акваторию Азовского моря также вполне вероятна. Инвазия *B. hamifera* угрожает биологическому разнообразию всего Азово-Черноморского бассейна, что в условиях его относительной изоляции может привести к масштабной экологической катастрофе, которая затронет все страны региона. В настоящее время не существует способов, которые могли бы остановить или замедлить процесс инвазии, но выявление новых и мониторинг уже известных очагов важны для понимания ее масштабов, динамики, экологических и социально-экономических последствий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания FNNS-2022-0009 (рег. № 122041900097-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Калугина-Гутник А.А. 1975. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка.

Крайнюк К.С., Маслов І.І. 2012. ПЗ Мис Мартьян // Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.1. Біосферні заповідники. Природні заповідники. Київ: Фітосоціоцентр. С. 277.

Красная книга Приморского края. Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2008. Владивосток: Апельсин.

Миничева Г.Г. 1998. Использование показателей поверхности бентосных водорослей для экспресс-диагностики трофо-сапробионтного состояния прибрежных экосистем // Альгология. Т. 8. № 4. С. 419.

Перестенко Л.П. 1980. Водоросли залива Петра Великого. Ленинград: Наука.

Симакова У.В., Смирнов И.А. 2017. Распространение и экология инвазивного вида *Bonnemaisonia hamifera* Hariot в Черном море // Труды VI Междунар. науч.-практ. конф. “Морские исследования и образование (MARESEDU-2017)” (Москва, 30.10–02.11 2017 г.). Тверь: ООО “ПолиПРЕСС”. С. 419.

Экологический Атлас. 2019. Черное и Азовское моря. Москва: Фонд “НИР”.

Boudouresque C.F., Verlaque M. 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced Macrophytes // Mar. Pollut. Bul. V. 44. Iss. 1. P. 32. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(01)00150-3

Garbary D.J., D’Archino R., Flack B. et al. 2020. First record of *Bonnemaisonia hamifera* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) in the South Pacific, from the South Island of New Zealand // New Zealand J. Mar. Freshw. Res. V. 54. Iss. 2. P. 167. https://doi.org/10.1080/00288330.2019.1661260

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. 2022. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. https://www.algaebase.org; searched on 18.04.2022.

Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Simakova U.V., Mokievsky V.O. 2018. Presentability of the Utrish Nature Reserve’s benthic communities for the North Caucasian Black Sea Coast // Nat. Conserv. Res. V. 3. № 4. P. 1. https://doi.org/10.24189/ncr.2018.065

Richardson D.M., Pyšek P., Rejmanek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distribution. 2000. V. 6. P. 93. https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x

Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A. 2019. Macrophytes of the marine water areas of the nature reserves in the Crimean Peninsula (Black Sea and Azov Sea) // Int. J. Algae. V. 21. № 3. P. 253. https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i3.50

Simon-Bichard-Breaud J. 1972. Le biocycle de Bonnemaisonia hamifera Hariot (Bonnemaisoniacée, Rhodophycée) // Bulletin de la Société Botanique de France. V. 119. Iss. Sup. 1. P. 311. https://doi.org/10.1080/00378941.1972.10839098

Spiridonov V.A., Simakova U.V., Anosov S.E. et al. 2020. Review of *Macropodia* in the Black Sea supported by molecular barcoding data; with the redescription of the type material, observations on ecology and epibiosis of *Macropodia czernjawskii* (Brandt, 1880) and notes on other Atlanto-Mediterranean species of *Macropodia* Leach, 1814 (Crustacea, Decapoda, Inachidae) // Zoosystematics and Evolution. V. 96. Iss. 2. P. 609. https://doi.org/10.3897/zse.96.48342

Streftaris N., Zenetos A., Papathanassiou E. 2005. Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. London: Taylor & Francis. V. 43. P. 419.

The Invasion of the Alien Species *Bonnemaisonia hamifera* Hariot in Coastal Phytocenoses Near the Southern Coast of Crimea (the Black Sea)

S. Ye. Sadogurskiy[1], *, T. V. Belich[1], and S. A. Sadogurskaya[1]

[1]*Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia*

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

Based on the results of hydrobotanical research in 2015–2021, it has been found that the global expansion of the *Bonnemaisonia hamifera* Hariot filamentous sporophyte stage had reached the Southern Coast of Crimea (SCC) by 2017. At present, the invader is registered in all horizons of the SCC phytal. Massively developing in the epiphyton of native species, it inhibits their growth, and in some areas it becomes one of the dominants. This changes the appearance, structure, and production indicators of algal communities (up to their degradation in some areas), which makes it possible to attribute this invasive species to the "transformers" category. It has been shown that the invasion develops rapidly, its vector coincides with the direction of the Main Black Sea Current. Eutrophication can play a stimulating role. Presumably, the species is already present on the southwestern and western coasts of the Crimean Peninsula and will populate the western and northwestern regions of the Black Sea in the next one or two years; expansion into the Sea of Azov is also likely. *B. hamifera* invasion may threaten biological diversity of the of the entire Azov-Black Sea basin, which under the conditions of its relative isolation can lead to ecological catastrophe that will affect all countries in the region. Currently, there are no ways that could stop or slow down the process of invasion.

Keywords: the Black Sea, Southern Coast of Crimea, macrophytobenthos, *Bonnemaisonia hamifera*, biological invasion

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 72–81

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 595.132

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД (Nematoda) В РАЙОНЕ МЕТАНОВОГО СИПА ПОСОЛЬСКАЯ БАНКА оз. БАЙКАЛ

© 2023 г. Т. В. Наумова[a], *, В. Г. Гагарин[b], Д. Ю. Щербаков[a], Т. Я. Ситникова[a]

[a]*Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 25.11.2019 г.
После доработки 29.08.2022 г.
Принята к публикации 08.09.2022 г.

Метановый сип Посольская Банка (южный Байкал, глубины ~300–500 м) характеризуется слабой разгрузкой метана и глубоким залеганием газовых гидратов. Проанализированы видовой состав и распределение нематод из 44 проб мейозообентоса сиповых (“факел” и газогидратных) и фоновых станций. Выявлены 31 вид нематод из 12 родов, восьми семейств и шести отрядов; из них 94% встречены на фоновых станциях и/или в других районах озера. Соотношение байкальских эндемичных и сибирско-палеарктических видов достигало 6 : 1. Эндемичные виды родов *Paratrilobus* и *Tripyla* доминировали по частоте встречаемости и плотности поселения. Обсуждаются полученные сведения о гетерогенном распределении нематод, связях плотности их поселения с наличием в донных осадках нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек, а также об обитании на сипе червей с разным типом питания.

Ключевые слова: нематодофауна, состав, плотность поселения, питание

DOI: 10.31857/S0320965223010126, **EDN:** KTEKPC

ВВЕДЕНИЕ

Холодные высачивания или сипы (cold seeps) – это участки дна, где происходит выброс природного газа-метана, других углеводородов, сероводорода и минерализованной воды из донных отложений в водную толщу. Метановые сипы сопряжены с тектоническими трещинами и залежами твердых газовых гидратов (Van Rensbergen et al., 2002; Klerkx et al., 2006). Сипы действуют в пульсационном режиме, исчезая и появляясь вновь рядом или на том же месте (Zeppilli et al., 2018). Такие геологические структуры обнаружены в морях и океанах, оз. Байкал является единственным озером на планете, в котором существуют холодные метановые сипы. В оз. Байкал зарегистрированы 54 газо-гидратоносные структуры, представленные 26 грязевыми вулканами, 18 гидратными курганами, 9 сипами и 1 покмарком (Khlystov et al., 2018). Один из газо-гидратоносных районов озера – Посольская банка, где выявлены многочисленные участки разгрузки метана (Granin et al., 2010).

В оз. Байкал разгрузка струйных и пузырьковых газовых флюидов даже на больших глубинах происходит в пресную кислородную среду (уровень насыщения байкальской воды кислородом на глубине 1600 м достигает 10.0 мг/л (Khodzher et al., 2016)). Благодаря поступлению угле-, сероводородов и минерализованной воды (Pogodaeva et al., 2017), на дне формируются уникальные сообщества микроорганизмов и животных. Как правило, животные, обитающие на метановых сипах, усваивают органическое вещество из двух источников: хемосинтезированное свободноживущими метанотрофными и серными бактериями и фотосинтезированное, поступающее на дно из верхних слоев пелагиали (Levin, 2005; Zemskaya et al., 2012; Levin et al., 2016).

Изучение бентоса локальных биотопов, связанных с природными разгрузками нефти и газа в оз. Байкал, ведется ~10 лет (Zemskaya et al., 2012; Sitnikova et al., 2015, 2022; Ситникова и др., 2017). Между тем, известны только сведения о видовом составе и распределении нематод в районе естественных нефтяных проявлений (Naumova et al., 2012). До настоящего времени публикации о находках свободноживущих нематод в зонах метановых разгрузок на оз. Байкал были посвящены только описаниям новых видов, без анализа их экологии.

Свободноживущие нематоды – одна из самых удивительных групп беспозвоночных, населяющих оз. Байкал. Согласно современному обзору фауны, в оз. Байкал зарегистрировано 118 видов свободноживущих нематод из 32 родов, 16 семейств и 8 отрядов. Круглые черви населяют любые донные биотопы на всех типах грунтов и всех зонах глубин (от зоны заплеска до максимальных). С зоогеографической точки зрения фауна байкальских нематод имеет высокую степень эндемизма (72%).

Цель работы – исследовать видовой состав и распределение свободноживущих нематод, населяющих метановый сип Посольская Банка и сопредельные участки вне сипа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика района исследований. Посольская Банка – естественное подводное поднятие дна на границе между Южной и Центральной котловинами оз. Байкал. Поднятие представляет собой крупный односторонний горст, южная часть которого выше по отношению к северной. Геоморфологическая структура Посольской Банки имеет северо-восточное простирание и выражена в рельефе Южной котловины на ≥40 км. Вершина поднятия выходит на глубины 35–55 м от поверхности воды, у ее основания глубины достигают 800–900 м (Bezrukova, 2005). Первые геофизические сведения о возможной газоносности осадков Посольской Банки получены в начале 1990-х годов (Hutchinson et al., 1992), немногим позднее (Кузьмин и др., 1998) в осадках обнаружены газовые гидраты (твердые отложения метана). В результате масштабных гидроакустических исследований в период с 2006 по 2013 гг. в районе южного склона Посольской Банки на глубинах от 35 до 713 м зарегистрировано, по меньшей мере, 98 точек разгрузки газа (факелы) различной интенсивности (Granin et al., 2010; Макаров, 2016). Кроме того, в 2009 г. на южном склоне банки на глубине 500 м обнаружены обширные залежи газовых гидратов, покрытые пятнами тонкого слоя бактериальных матов (Naudts et al., 2012; Khlystov et al., 2013).

Исследован сиповый участок в зоне глубин 300–500 м, площадью ~700 м^2, характеризующийся наличием одного факела со слабой пузырьковой разгрузкой метана (ст. 5, 13 и 14) и локализацией газовых гидратов в донных осадках глубже 70 см (ст. 1–4, 6–9, 11). Глубоководные контрольные (фоновые) станции 10 и 12 находились в той же зоне глубин, что и условно мелководные (ст. 15 и 16) – на глубинах 183 и 51 м соответственно. Залежи газовых гидратов на фоновых станциях полностью отсутствовали в четырехметровом слое донных осадков. Координаты и характеристика точек отбора проб даны в табл. S1.

Материалом для исследований послужили бентосные пробы, собранные за период 2010–2016 гг. с борта научно-исследовательского судна (НИС) “Г.Ю. Верещагин”. Образцы грунта подняты коробчатым грейфером (площадь захвата 0.08 м^2), дночерпателем “Океан” (площадь захвата 0.25 м^2) и бентосными трубками (площадь захвата 0.0034 м^2). Количественные пробы отбирали из грейфера в трех–пяти повторностях с помощью трубочек диаметром 6.5 см и высотой 7.5–8 см. Промывка грунта через газ с диаметром ячеи 30 мкм и разбор мейобентоса по таксономическим группам проведены непосредственно после взятия проб в лаборатории научно-исследовательского судна. Найденных червей фиксировали 4%-ным формалином (Chertoprud et al., 2021). Определение и промеры нематод проводили с помощью микроскопа Olympus CX-21 на постоянных глицериновых препаратах, подкрашенных трипановым синим и окантованных бесцветным лаком. Всего проанализировано и определено ~730 экз. червей. Материалы хранятся в коллекции лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН (г. Иркутск). Поскольку для точной видовой идентификации нематод необходимы половозрелые самцы и самки, некоторые экземпляры идентифицированы до ранга рода из-за наличия в образцах только личиночных стадий или недостаточного количества материала.

Для сравнения видового состава нематод из разных участков построена диаграмма Венна с помощью пакета R-Statistica. Применен непараметрический анализ для небольших по объему выборок (корреляционный анализ Спирмена (Spearman) и тест Уилкоксона (Wilcoxon)) для выявления связей между плотностью поселения нематод и наличием разных компонентов донных осадков. Расчеты выполнены с помощью пакета программ Statistica 10.0 для Windows, при $p < 0.1$ связи и различия приняты за достоверно значимые.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав. Всего в исследуемом районе оз. Байкал выявлены нематоды 45 видов, принадлежащих 16 родам, 10 семействам и семи отрядам. Из них шесть видов – типично абиссальные, пять видов – сублиторальные, 14 видов встречены в двух зонах глубин, 10 видов – эврибатные (табл. 1).

На метановом сипе Посольская Банка найден 31 вид нематод, из них семь видов обнаружены в зоне факела, другие – в зоне залежей газовых гидратов. Шесть видов были общими для этих двух сиповых участков. Виды нематод, специализированные к жизни только в области факела, не обнаружены. Нематоды *Eutobrilus obesus* и *Mononchus amplus* обнаружены только в зоне залежей

Таблица 1. Состав фауны нематод в районе подводного поднятия дна Посольская Банка

Таксон	Номера станций															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10Ф	11	12Ф	13	14	15Ф	16Ф
Тип Nematoda Cobb 1932																
Класс Enoplea Inglis 1983																
Подкласс Triplonchia Hodda 2007																
Отряд Tripylida Siddiqi 1983																
Подотряд Tripylina Andrássy 1974																
Сем. Tripylidae De Man 1876																
Tripyla posolskii Gagarin et Naumova, 2016; э; а	+	+	–	+	–	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–	–
T. dybowskii Tsalolikhin, 1976; с–п; супра, а	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	+	–
Сем. Tobrilidae Filipjev 1918 (de Coninck 1965)																
Tobrilus longisetosus Gagarin, Naumova, 2011; э; л, а	+	+	–	–	–	+	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
T. methanus Gagarin et Naumova, 2016; э; субл, а	–	–	+	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	+
T. macramphis Tsalolikhin, 1977; э; субл, а	–	+	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–
T. securus Gagarin et Naumova, 2011; э; супра, а	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
T. bekmanae Tsalolikhin, 1975; э; эв	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
T. sp.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Eutobrilus affectiosus Shoshin, 1988; э; эв	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+
E. anguiculus (Tsalolikhin, 1977); с-п; субл, а	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
E. assimulatus Shoshin, 1988; э; л, а	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
E. ayaensis Gagarin, Naumova, 2018; э; субл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
E. obesus Gagarin et Naumova, 2012; э; а	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
E. stefanskii Gagarin et Naumova, 2018; э; субл, а	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
E. cf. *fortis* (Tsalolikhin, 1972); э; эв	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
E. sp. 1	–	–	+	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–
E. sp. 2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Paratrilobus brevis (Tsalolikhin, 1976) Tsalolikhin, 1981; э; эв	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
P. grandipapilloides Mikoletzky, 1922; п; эв	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
P. granulosus Gagarin, Naumova, 2011; э; а	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–
P. expugnator (Tsalolikhin, 1976); э; эв	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
P. cf. *ultimus* (Tsalolikhin, 1977); э; л, супра	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
P. aquaticus Naumova, Gagarin, 2020; э; субл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Lamuania sp. э; а	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–
Подкласс Enoplia Pearse 1942																
Отряд Alaimida Siddiqi, 1983																
Подотряд Alaimina Clark 1961																
Сем. Alaimidae Micoletzky, 1922																
Paramphidelus paludicola Gagarin, 1991; п (т); супра, а	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
P. sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Класс Dorylaimea Hodda 2007																
Подкласс Bathyodontia Hodda 2007																
Отряд Mononchida Jairajpuri 1969																
Подотряд Mononchina Kirjanova & Krall 1969																
Сем. Mononchidae Filipjev 1934 (Chitwood 1937)																
Mononchus amplus Gagarin et Naumova, 2017; э; а	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
M. caudatus Gagarin et Naumova, 2017; э; субл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
M. sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 1. Окончание

Таксон	Номера станций															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10Ф	11	12Ф	13	14	15Ф	16Ф
Paramononchus rarus Gagarin et Naumova, 2018; э; субл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
P. baikalensis Gagarin et Naumova, 2010; э; эв	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Класс Dorylaimea Hodda 2007																
Подкласс Dorylaimia Inglis 1983																
Отряд Dorylaimida Pearse 1942																
Подотряд Dorylaimina Chitwood 1933																
Сем. Aporcelaimidae Heyns 1965																
Aporcelaimellus cf. *obtusicaudatus* (Bastian, 1865) Altherr, 1968; к; субл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Dorylaimidae De Man 1876																
Paradorylaimus securus Gagarin et Naumova, 2018; э; а, субл.	–	–	–	–	+	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+
Prodorylaimus sp. 1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Mesodorylaimus sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Класс Chromadorea Inglis 1983																
Подкласс Chromadoria Adamson 1987																
Отряд Chromadorida Chitwood 1933																
Подотряд Chromadorina Filipjev 1929																
Сем. Ethmolaimidae Lorenzen 1981																
Ethmolaimus pratensis de Man, 1880; к; эв	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+
E. revaliensis (Schneider, 1906) Steiner, 1913; п; л, а	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Подкласс Plectia Hodda 2007																
Отряд Monhysterida Filipjev 1929																
Подотряд Monhysterina De Coninck & Schuurmans Stekhoven, 1933																
Сем. Monhysteridae De Man, 1876																
Eumonhystera sp.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Сем. Xyalidae Chitwood 1951 (Lorenzen 1977)																
Hofmaenneria sitnikovae Gagarin, Naumova, 2010; э; субл, а	–	+	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–
H. longispiculata Gagarin, Naumova, 2010; э; эв	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
H. obesa Gagarin, Naumova, 2010; э; супра, а	–	+	–	–	–	+	–	+	+	+	+	–	–	–	+	–
H. sp.	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Отряд Leptolaimida Hodda 2007																
Подотряд Leptolaimina Lorenzen 1981																
Сем. Ohridiidae Lorenzen 1981																
Domorganus acutus (Tsalolikhin, 1977) Lorenzen, 1981; э; эв	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
D. gigas Gagarin et Naumova, 2015; э; л, а	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
D. sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Число видов на станции	4	8	3	3	3	16	2	12	13	8	5	2	3	4	11	10

Примечание. Классификация высших таксонов дана по (Hodda, 2011). Ф – фоновые станции, к – космополит, п – палеаркт, п (т) – точечные находки в Палеарктике, с–п – ареал – Сибирская подобласть Палеарктики, э – эндемик; а – абиссальный, супра – супраабиссальный, субл – сублиторальный, л – литоральный, эв – эврибатный; “+” – вид присутствует в пробе, “–” – отсутствует.

гидратов. Одиннадцать из 31 вида зарегистрированы также на фоновых участках. Девятнадцать видов, детектированные в зоне залежей гидратов и не найденные на фоновых участках, выявлены ранее в других районах озера. На фоновых глубоководных станциях встречено восемь видов, на

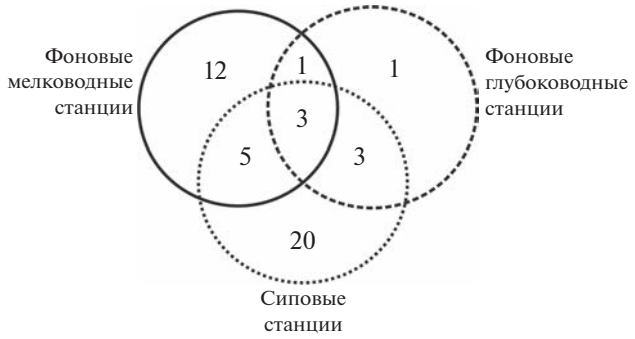

Рис. 1. Диаграмма Венна, показывающая количество видов нематод, детектированных на сиповых ("факел" и газогидратные) и фоновых станциях, и общее число видов при попарном сравнении этих участков.

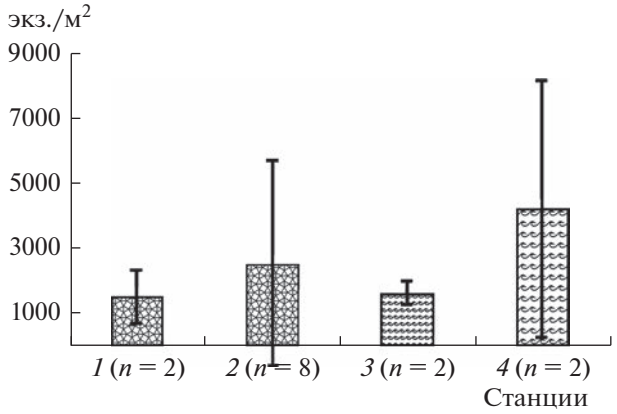

Рис. 2. Распределение средней плотности поселения нематод на сиповых и фоновых станциях. *1* – "факел", *2* – зона залегания газогидратов, *3* – фоновые глубоководные и *4* – фоновые мелководные.

мелководных фоновых станциях – 16 видов, 12 из них не встречены на других участках Посольской Банки (рис. 1).

По частоте встречаемости в исследуемом районе доминировал *Paratrilobus granulosus*, отмеченный в ≥80% проб (вид типично абиссальный, известный из глубин 298–900 м). *Tripyla posolskii* найдена в ~50% проб, *Hofmaenneria obesa* – в 40%, *Tobrilus longisetosus* – в 30%, *Hofmaenneria sitnikovae* и *Paradorylaimus securus* – в 24% проб. Все эти виды – эндемики озера.

Один сибирско-палеарктический вид *Tripyla dybowskii*, ранее считавшийся эндемиком, найден и в зоне факела, и на вершине подводной возвышенности (фоновая мелководная ст. 16, глубина 51 м).

Кроме байкальских эндемиков, на всех станциях обнаружены космополитно-сибирско-палеарктические виды. Доля последних достигала 16% в зоне залегания газовых гидратов и 25% – на мелководных фоновых станциях. В зоне "факела" и глубоководных фоновых станциях доля эндемиков была одинаковой (~86%). Впервые на глубине 500 м в зоне залегания газовых гидратов обнаружен космополитный вид *Ethmolaimus pratensis*, отмеченный также на глубине 51 м (ст. 16). Кроме этого вида, на сиповых станциях зарегистрированы еще три сибирско-палеарктических вида, не встреченные на мелководных станциях (табл. 1).

Плотность поселения нематод. Плотность поселения нематод в зоне "факела" была небольшой (1542 ± 832 экз./м^2) и варьировала от 305 до 2500 экз./м^2. В фоновых глубоководных станциях плотность поселения нематод (1679 ± 359 экз./м^2) была сходна с зоной "факела". На газогидратных станциях средняя плотность поселения нематод в 1.5 раза превышала таковую на фоновых глубоководных станциях, но существенное варьирование значений (585–10 126 экз./м^2) полностью сглаживало эту разницу (рис. 2).

На мелководном фоновом участке (ст. 16, глубина 51 м) средняя плотность нематод достигала 7020 ± 3896 экз./м^2. Грунт на этой станции существенно отличался от такового сиповых и фоновых станций – был представлен желтым мелким и крупным слегка заиленным песком, в котором присутствовали железомарганцевые корочки, но отсутствовали нити серных бактерий и копеподный детрит. Доминировали особи рода *Eutobrilus*, их доля достигала 17%, субдоминировали *Paratrilobus* и *Tobrilus* (по 10%).

Донные отложения на фоновых и сиповых станциях, включая участки пузырьковой разгрузки метана, были представлены алевритовыми илами и глинами. Верхний 10-сантиметровый слой алевритовых илов был неоднородным, толщина окисленного слоя варьировала. По нахождению/отсутствию в осадке нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек выделено шесть основных биотопов. В осадке на всех биотопах присутствовал диатомовый детрит в виде нитей *Aulocoseira* и/или клеток *Fragilaria*.

Характеристика биотопов и распределение нематод. Биотоп 1. Верхний окисленный слой был прерывистый, его толщина варьировала от 1 до 50 мм, нити серных бактерий, копеподный детрит и железомарганцевые корочки отсутствовали. Биотоп характерен для ст. 3 (сип – газ-гидрат), 5 и 13 (сип – "факел") и 15 (фоновая). Проведено сравнение нематод на ст. 13 и ст. 15, где взято по четыре пробы. Плотность поселения нематод на "факеле" (ст. 13) была крайне неоднородной (C_v ~ 90%) – 992 ± 1179 экз./м^2 (305–2747 экз./м^2), на фоновой ст. 15 значения были сходного порядка – 1450 ± 677 экз./м^2 (916–2442 экз./м^2), но с

меньшим коэффициентом вариации (C_v ~ 30%) и большим числом детектированных видов (11 против трех). На ст. 13 (“факел”) доминировали представители родов *Tripyla* и *Paratrilobus* (с долей по 40%), на фоновой ст. 15 – рода *Paratrilobus* (28%), субдоминировали виды *Tobrilus* (15%).

Биотоп 2. Толщина окисленного слоя изменялась от 5 до 15 мм, присутствовали нити серных бактерий, отсутствовали копеподный детрит и железомарганцевые корочки. Этот биотоп выявлен на двух газогидратных станциях (ст. 1 и 6) и в зоне “факела” (ст. 14). Плотность поселения на газогидратных станциях варьировала от 585 до 3313 экз./м^2, в зоне “факела” она достигала 25000 экз./м^2 (Доп. мат. табл. S1). Количество видов здесь было одинаковым (по четыре) на ст. 1 и ст. 14 и существенно меньше, чем на ст. 6 – 16 видов, (шесть из них рода *Eutobrilus*). В этом биотопе на каждой из трех станций доминировали нематоды рода *Paratrilobus* (80, 69 и 55% соответственно).

Биотоп 3. Толщина окисленного слоя 5–10 мм, присутствовали нити серных бактерий и копеподный детрит, отсутствовали железомарганцевые корочки, этот биотоп находился на газогидратном участке сипа (ст. 4, 7 и 8). Плотность поселения изменялась от 876 до 10126 экз./м^2, наибольшие значения зарегистрированы на ст. 8, здесь доминировали черви рода *Tripyla* (56%) и субдоминировали два вида рода *Tobrilus* (17%), доля червей рода *Paratrilobus* была 16%. На этой станции зарегистрировано 12 видов нематод и выявлена самая высокая плотность поселения хищников рода *Hofmaenneria* (709 экз./м^2).

Каждый из трех других биотопов (4–6) находился только на одной станции.

Биотоп 4. Толщина окисленного слоя варьировала от 1 до 10 мм, присутствовал копеподный детрит, отсутствовали нити серных бактерий и железомарганцевые корочки (ст. 12, фоновая). Плотность поселения нематод была 1425 экз./м^2, обнаружены четыре вида, доминировали черви рода *Paratrilobus* (до 67%).

Биотоп 5. Толщина окисленного слоя 10 мм, присутствовали нити серных бактерий и железомарганцевые корочки, отсутствовал копеподный детрит (ст. 10, фоновая). Плотность поселения достигала 1993 экз./м^2, обнаружено восемь видов, доминировали представители рода *Paratrilobus* (45%).

Биотоп 6. Толщина окисленного слоя 5 мм, в осадке присутствовали нити серных бактерий, копеподный детрит, а также железомарганцевые корочки (ст. 11 газогидратная), плотность поселения нематод – 3155 экз./м^2, найдены пять видов, доминировал род *Paratrilobus* (75%).

Несмотря на тотальное доминирование нематод рода *Paratrilobus*, минимальная плотность поселения (0–439 экз./м^2) этих червей выявлена только на биотопе 1, где в донном осадке отсутствовали нити серных бактерий, копеподный детрит и железомарганцевые корочки. Максимальное значение (2366 экз./м^2) зарегистрировано в осадке, в котором все эти компоненты присутствовали (биотоп 6). Использование коэффициента корреляции Спирмена показало, что плотность поселения *Paratrilobus* статистически достоверно зависит от наличия в осадке нитей серных бактерий (SP = 0.60, $p < 0.1$) и копеподного детрита (SP = 0.50, $p < 0.1$). Согласно критерию Уилкоксона, средняя плотность поселения нематод этого рода (исключая нулевые значения из выборок) достоверно выше на станциях с копеподным детритом ($p = 0.046$) и менее значима на грунте с нитями серных бактерий ($p = 0.1$) (рис. 3а, 3б).

Плотность поселения червей другого доминирующего рода *Tripyla* статистически достоверно выше на осадке, содержащем копеподный детрит ($p = 0.04$), при этом корреляция была статистически достоверной (SP = 0.58, $p < 0.1$) (рис. 3в).

Только плотность поселения представителей рода *Eutobrilus* коррелировала с присутствием в осадке железомарганцевых корочек (SP = 0.67, $p < 0.1$), но повышенные значения на железомарганцевых корочках оказались не достоверными по критерию Уилкоксона ($p = 0.28$) (рис. 3г). Другие связи между плотностью поселения нематод и рассмотренными факторами среды не выявлены.

Типы питания. На всем участке исследований детектированы нематоды с различным типом питания: бактерио-детритоядные представлены пятью родами, всеядные – восемью, хищники – четырьмя родами. На всех биотопах присутствовали черви каждой из трофических групп (рис. 4), доминировали всеядные *Paratrilobus*, *Tobrilus* и *Eutobrilus*, а также бактерио-детритоядные *Tripyla*. Из хищников на сиповых и глубоководных станциях по плотности поселения преобладал род *Hofmaenneria*, на мелководной контрольной ст. 16 – хищники рода *Paramononchus*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Видовой состав. Видовой состав нематодофауны оз. Байкал включает в настоящее время >120 видов. Из обнаруженных на метановом сипе Посольская Банка, 81% видов населяют другие районы озера, и только пять видов нематод (*Mononchus amplus*, *Eutobrilus obesus*, *Paratrilobus granulosus*, *Tobrilus longisetosus* и *Hofmaenneria longispiculata*) можно считать сиповыми специалистами. Первые два из перечисленных видов обнаружены пока только на метановом сипе Посольская Банка, три последних найдены также на нефте-метановом сипе Горевой Утес (средняя котловина озера) (Naumova et al., 2012). Возможно, у этих видов

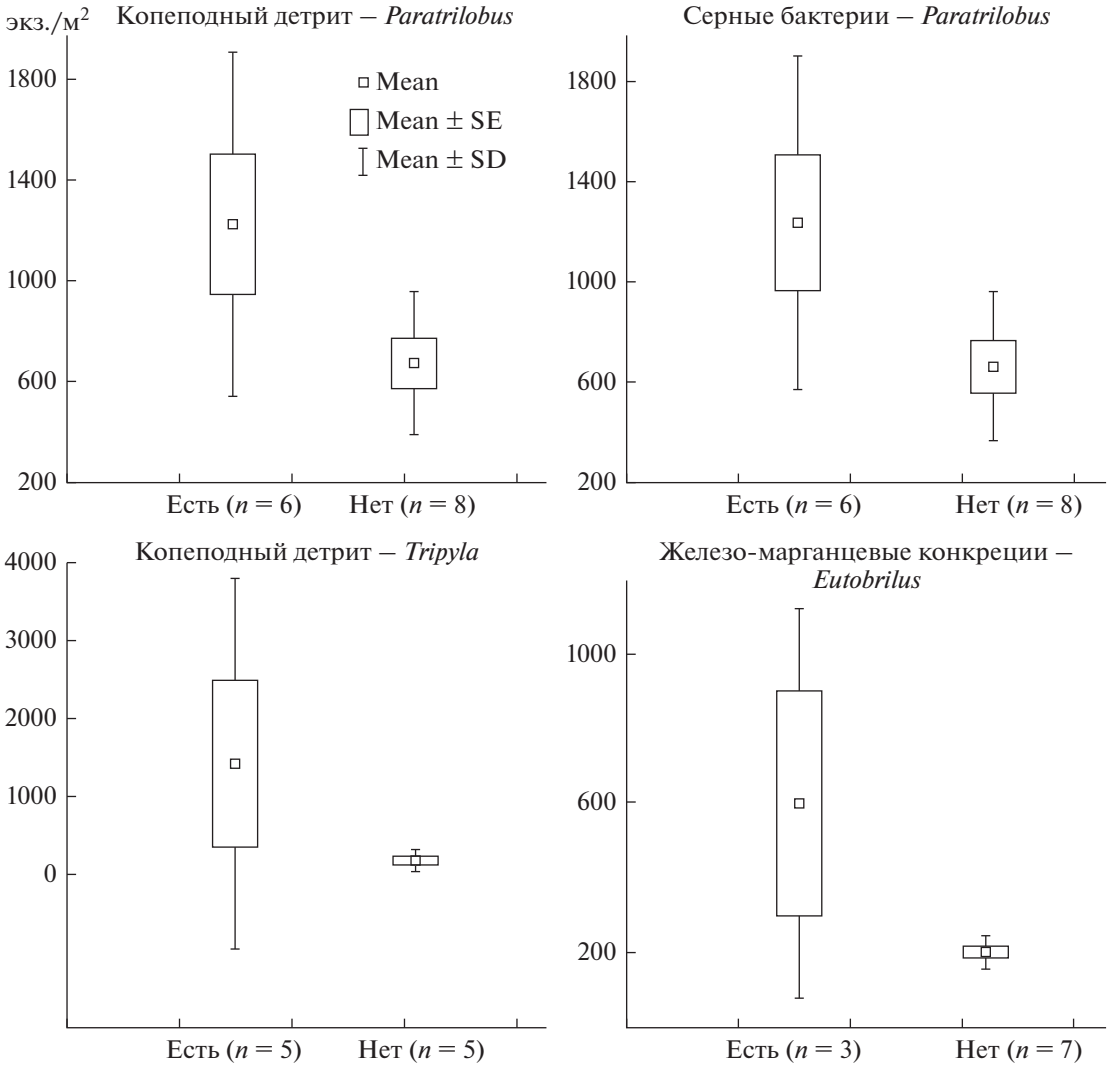

Рис. 3. Бокс-плоты плотности поселения нематод родов *Paratrilobus*, *Tripyla* и *Eutobrilus* на донных осадках с наличием (Есть) и отсутствием (Нет) нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек.

есть набор приспособлений к обитанию в таких специфических условиях. Например, для вида *Paratrilobus granulosus*, доминирующего на обоих сипах, характерно наличие кристаллов, плотно заполняющих всю полость тела червя, но физиологическая роль кристаллов пока не ясна.

Преобладание в сиповой нематодофауне Посольской Банки неспецифичных для сипа видов неуникально, аналогичные сведения получены и для нефте-метанового сипа Горевой Утес, где доля байкальских эндемичных и сибирско-палеарктических видов достигала 77%. Всего для нефтяного сипа Горевой Утес и метанового сипа Посольская Банка выявлено 11 общих видов, из них, не считая выше перечисленных, три – байкальские эндемики (*Hofmaenneria obesa*, *Paratrilobus expugnator* и *Paramononchus baikalensis*) и четыре вида – сибирско-палеарктические или космополиты (*Tripyla dybowskii*, *Paratrilobus grandipapilloides, Paramphidelus paludicola* и *Ethmolaimus revaliensis*). Нахождение сибирско-палеарктических видов в глубоководной зоне метанового сипа Посольская банка (~300–500 м) и нефте-метанового сипа Горевой Утес (~900 м), вероятно, свидетельствует о высокой экологической толерантности этих видов. На фоновых мелководных станциях обоих сипов доля сибирско-палеарктических видов >25%, с глубиной количество неэндемичных видов уменьшается, однако их доля на метановых сипах остается высокой (до 14–16%). Следует отметить, что для обоих сипов максимальная глубина обитания сибирско-байкальского *Tripyla dybowskii* достигает 1400 м. Лишь палеарктический вид *Prodorylaimus longicaudatoides* Altherr, 1968, найденный на глубинах от 44 до 1520 м

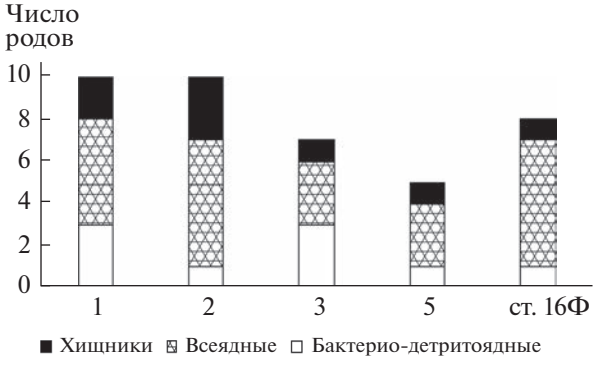

Рис. 4. Соотношения родов бактерио-детритоядных, всеядных и хищных нематод на основных биотопах 1-3, 5 и ст. 16Ф (4 и 6 исключены из-за малых выборок).

(Шошин, Цалолихин, 2001), превосходит по ширине батиметрического ареала *Tripyla dybowskii*.

Отсутствие различий в видовом составе сиповой фауны нематод между зонами "факела" и залежами газовых гидратов объяснимо двумя причинами – малым количеством проб и тем, что верхний слой донных осадков на исследованном участке сипа не был нарушен редкими пузырьками газа-метана.

Плотность поселения. На видеоматериалах дна метанового сипа Посольская Банка, полученных с помощью глубоководных обитаемых аппаратов "Мир", редкие и небольшие пузырьки метана существенно не нарушали целостность верхнего окисленного слоя донных осадков (Sitnikova et al., 2022). Этим фактом, а также присутствием вне сипа нитей серных бактерий в осадке объясняется отсутствие различий в плотности поселения нематод между сиповыми участками ("факел" и газогидрат), а также глубоководными фоновыми станциями. Биотоп 5 (фоновая ст. 10) при отсутствии видимых выделений метана по наличию нитей серных бактерий сходен с сиповыми станциями, что, вероятно, связано с поступлением диффузного метана по горизонтальным слоям донных осадков (Naudts et al., 2012), а также поступлением сероводородных флюидов (Kalmychkov et al., 2017).

Выявленное неравномерное распределение плотности поселения нематод на метановом сипе Посольская Банка не уникально, гетерогенность распределения численности мейозообентоса отмечена для большинства морских сипов (Bernardino et al., 2012; Sergeeva, Gulin, 2007; Ritt et al., 2011 и др.). Но на сипах оз. Байкал не зарегистрирована плотность поселения нематод, превышающая 11000 экз./см^2, как на бактериальных матах метанового сипа у берегов Норвегии (Van Gaever et al., 2009). Гетерогенное распределение беспозвоночных на сипах объясняют неоднородностью топографии дна и донных осадков (Zeppilli et al., 2011). По наличию в донных осадках сипа нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек донные осадки метанового сипа Посольская Банка также неоднородны, выделенные на сипе биотопы частично совпадают с биотопами фоновых станций, а также некоторых сипов оз. Байкал. Отмечена сходная плотность поселения нематод на сипах. Так, на метановом сипе Санкт-Петербург (глубина 1396–1464 м) плотность поселения нематод варьировала от 260–764 экз./м^2 на участках дна со слоем окисленного ила и диатомовыми скоплениями детрита до 2278–31552 экз./м^2 на участках, покрытых бактериальными матами. В районе Грязевого вулкана Маленький (глубина 1357–1368 м) плотность поселения нематод зарегистрирована в пределах 1414–3030 экз./м^2 (Zemskaya et al., 2012). На нефте-метановом сипе Горевой Утес плотность поселения нематод была максимальной (5417 экз./м^2) на грунте с пятнами нефти и кусками битума (Naumova et al., 2012). На низкотемпературном гидротермальном венте Фролиха (глубина 404–473 м) численность нематод изменялась от 1300 до 116109 экз./м^2, максимальные значения приходились на бактериальные маты (Zemskaya at al., 2012). Сходные значения (>130 тыс. экз./м^2) зарегистрированы на одной станции сипа Посольская Банка, характеризующейся приповерхностным залеганием газовых гидратов (Sitnikova et al., 2022).

Наибольшие значения плотности поселения нематод до 3155 экз./м^2 зарегистрированы нами на биотопах с наличием в донных осадках нитей серных бактерий и копеподного детрита.

Трофика нематод. Выявленная статистически достоверная связь между плотностью поселения доминирующих групп нематод *Paratrilobus* и *Tripyla* свидетельствует о включении бактерий и копеподного детрита в пищу нематод наряду с диатомовым детритом, присутствовавшем в осадке всех станций. Молекулярно-филогенетический анализ показал, что микробиом нематод рода *Paratrilobus* населяющих метановый сип Посольская Банка, включал, главным образом бактерий, обнаруженных в донных осадках сипа и/или других участков оз. Байкал, в том числе в его водной толще, и участвующих в деградации различных органических компонентов; внутриклеточные симбионты не обнаружены (Chernitsyna et al., 2021). Среди бактерий, общих для микробиомов нематод Посольской Банки и нефте-метанового сипа Горевой Утес, выявлены представители *Actinobacter, Deinococcus-Thermis, Sphinogomonas*. Микробиом нематод Посольской Банки включал также фототрофных нитроген-фиксаторов (*Rhodopseudomonas*) и бактерий рода *Variovorax*, ассоциированных с серными бактериями. Всего в микробиоме нематод детектированы бактерии семи фи-

лумов (Chernitsyna et al., 2016, 2021). Эти данные свидетельствуют о широком спектре питания всеядных нематод.

Наличие богатых пищевых ресурсов на сипе Посольская Банка, в том числе бактерий, специфичных только для метановых сипов, вероятно, способствовало обитанию нематод различных трофических уровней – бактерио-детритоядных, всеядных и хищных.

Выводы. Метановый сип Посольская Банка населен на 81% байкальскими эндемичными и сибирско-палеарктическими видами нематод, известными из других районов оз. Байкал, лишь пять видов отнесены к сиповым специалистам. Слабая пузырьковая разгрузка метана, не нарушающая целостность верхнего слоя грунта, и глубокое залегание газовых гидратов не влияют на плотность поселения нематод. Гетерогенное распределение нематод связано с неоднородностью состава донных осадков – наличием нитей серных бактерий, копеподного детрита и железомарганцевых корочек. Плотность поселения доминирующих групп нематод зависит от пищевых объектов, разнообразие которых приводит к сосуществованию червей с различным типом питания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны команде НИС “Г.Ю. Верещагин” за помощь при отборе проб, а также рецензенту за ценные замечания к рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госбюджетных тем РАН 121032300180-7, 121032300223-1 и 121051100109-1.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (Доп. мат. табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах https:// link.springer.com и https://www.elibrary.ru.

Табл. S1. Характеристика точек отбора проб в районе поднятия дна Посольская банка и плотность поселения нематод (экз./м^2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кузьмин М.И., Калмычков Г.В., Гелетий В.Ф. 1998. Первая находка газогидратов в осадочной толще озера Байкал // ДАН. Т. 362. № 4. С. 541.

Макаров М.М. 2016. Пузырьковые выходы метана из донных отложений озера Байкал: географические исследования: Дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.28. Иркутск. 116 с.

Ситникова Т.Я., Сиделева В.Г., Кияшко С.И. и др. 2017. Сравнительный анализ сообществ макробеспозвоночных и рыб, ассоциированных с метановым и нефте-метановым сипами в абиссали оз. Байкал // Успехи соврем. биологии. Т. 137. № 4. С. 373. https://doi.org/10.7868/S0042132417040056

Шошин А.В., Цалолихин С.Я. 2001. Свободноживущие нематоды (Nemathelminthes: Nematoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. I. Озеро Байкал. Кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 305.

Bernardino A.F., Levin L.A., Thurber A.R., Smith C.R. 2012. Comparative composition, diversity and trophic ecology of sediment macrofauna at vents, seeps and organic falls // PLOS ONE V. 7, № 4. P. e33515.

Bezrukova E.A. 2005. New quaternary record of regional tectonic, sedimentation and paleoclimate changes from drill core BDP-99 at Posolskaya Bank, Lake Baikal. Baikal Drilling Project members // Quaternary International. V. 136. № 1. P. 105.

Chernitsyna S.M., Mamaeva E.V., Lomakina A.V. et al. 2016. Phylogenetic diversity of microbial communities of the Posolsk Bank bottom sediments, Lake Baikal // Microbiology. V. 85, № 6. P. 652.

Chernitsyna S.M., Khalzov I.A., Sitnikova T.Ya. et al. 2021. Microbial communities associated with benthic invertebrates of Lake Baikal // Current Microbiol. V. 78. P. 3020.

Chertoprud M.V., Krylenko S.V., Lukinych A.I. et al. 2021. Specific features of the macrozoobenthic communities of small Arctic Lakes in Eurasia // Inland Water Biol. V. 14. № 4. P. 401.

Granin N.G., Makarov M.M., Kucher K.M., Gnatovsky R.Y. 2010. Gas seeps in Lake Baikal – detection, distribution, and implications for water column mixing // Geo-Marine Letters. V. 30. № 3–4. P. 399.

Hutchinson D.R., Golmshtok A.J., Zonenshain L.P. et al. 1992. Depositional and tectonic framework of the rift basins of Lake Baikal from multichannel seismic data // Geology. V. 20. № 7. P. 589.

Hodda M. 2011. Phylum Nematoda Cobb 1932. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness // Zootaxa. V. 3148. P. 63.

Kalmychkov G.V., Pokrovsky B.G., Hachikubo A., Khlystov O.M. 2017. Geochemical characteristics of methane from sediments of the underwater high Posolsky Bank (Lake Baikal) // Lithol. Min. Res. V. 52. № 2. P. 102.

Klerkx J.M., De Batist J., Poort R. et al. 2006. Tectonically controlled methane escape in Lake Baikal. Advances in the Geological Storage of Carbon Dioxide. NATO Science Series, IV // Earth Environ. Sci. Springer: IOS Press. V. 65. P. 203.

Khlystov O.M., De Batist M., Shoji H. et al. 2013. Gas hydrate of Lake Baikal: Discovery and varieties // J. Asian Earth Sci. V. 62. P. 162.

Khlystov O.M., Khabuev A.V., Minami H. et al. 2018. Gas hydrates in Lake Baikal // Limnol. and Freshw. Biol. V. 1. P. 66. https://doi.org/10.31951/2658-3518-2018-A-1-66

Khodzher T.V., Domysheva V.M., Sorokovikova L.M., Golobokova L.P. 2016. Part II. Method and case studies for understanding and monitoring the landscapes of Siberia. Chapter 3. Methods for monitoring the chemical composition of Baikal water // Novel Methods for Monitoring and Managing Land and Water Resources in Siberia. P. 113.

Levin L. 2005. Ecology of cold seep sediments: interactions of fauna with flow, chemistry and microbes // Oceanography and Marine Biology // Annual Review. V. 43. P. 1.

Levin L.A., Baco A.R., Bowden D.A. et al. 2016. Hydrothermal vents and methane seeps: rethinking the sphere of influence // Frontiers in Marine Science. V. 3. № 3. P. 1.

Naudts L., Khlystov O., Granin N. et al. 2012. Stratigraphic and structural control on the distribution of gas hydrates and active gas seeps on the Posolsky Bank, Lake Baikal // Geo-Marine Letters V. 32. P. 395.

Naumova T.V., Sitnikova T.Ya., Gagarin V.G. 2012. The species composition and distribution of free-living Nematodes (Nematoda) in an area of natural oil and gas seeps in Lake Baikal // Inland Water Biol. V. 5. № 2. P. 161. https://doi.org/10.1134/S1995082912020113

Pogodaeva T.V., Lopatina I.N., Khlystov O.M. et al. 2017. Background composition of pore waters in Lake Baikal bottom sediments // J. Great Lakes Res. V. 43. P. 1030.

Ritt B., Pierre C., Gauthier O. et al. 2011. Diversity and distribution of cold-seep fauna associated with different geological and environmental settings at mud volcanoes and pockmarks of the Nile Deep-Sea Fan // Mar. Biol. V. 158. P. 1187.

Sergeeva N.G., Gulin M.B. 2007. Meiobenthos from an active methane seepage area in the NW Black Sea // Mar. Ecol. V. 28. P. 152.

Sitnikova T.Ya., Zemskaya T.I., Chernitsyna S.M. et al. 2015. Structure of Biocenoses formed on Bitumen Mounds in the Abyssal Zone of Lake Baikal // Russ. J. Ecol. № 3. P. 292.

Sitnikova T.Ya., Naumova T.V., Mekhanikova I.V. et al. 2022. Sluggish methane discharge and biological traits of benthic invertebrates in Lake Baikal // Hydrobiologia. V. 849. P. 1947. https://doi.org/10.1007/s10750-022-04837-5

Van Gaever S., Olu K., Derycke S., Vanreusel A. 2009. Metazoan meiofaunal communities at cold seeps along the Norwegian margin: Influence of habitat heterogeneity and evidence for connection with shallow-water habitats // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. V. 56(5). P. 772.

Van Rensbergen P., De Batist M., Klerkx J. et al. 2002. Sublacustrine mud volcanoes and methane seeps caused by dissociation of gas hydrates in Lake Baikal // Geology. V. 30(7). P. 631.

Zemskaya T.I., Sitnikova T.Ya., Kiyashko S.I. et al. 2012. Faunal communities at sites of gas- and oil-bearing fluids in Lake Baikal // Geo-Marine Letters. V. 32. P. 437. https://doi.org/10.1007/s00367-012-0297-8

Zeppilli D., Mea M., Corinaldesi C., Danovaro R. 2011. Mud volcanoes in the Mediterranean Sea hot spots of exclusive meiobenthic species // Progress in Oceanography. V. 91. P. 260.

Zeppilli D., Leduc D., Fontanier Ch. et al. 2018. Characteristics of meiofauna in extreme marine ecosystems: a review // Mar. Biodiversity. V. 48. P. 35.

The Species Composition and Distribution of Free-Living Nematodes (Nematoda) in the Area of the Methane Seep Posolskaya Bank of Lake Baikal

T. V. Naumova[1, *], V. G. Gagarin[2], D. Yu. Cherbakov[1], and T. Ya. Sitnikova[1]

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

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

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

The Posolskaya Bank methane seep (southern Baikal, depths of ~300–500 m) is characterized by weak methane discharge and the deep occurrence of gas hydrates. The species composition and distribution of nematodes from 44 samples of meiozoobenthos on the seeps (gas unloading point and gas hydrate) and background stations were analyzed. 31 species of nematodes from 12 genera, 8 families and 6 orders were identified; 94% of them were found at background stations and/or in other areas of the lake. The ratio of Baikal endemic and Siberian-Palearctic species was 6 : 1. Endemic species of the genera *Paratrilobus* and *Tripyla* dominated occurrence frequency and population density. The data obtained on the heterogeneous distribution of nematodes, the relationship between the density of their population and the presence of filaments of sulfur bacteria, copepod detritus, and ferromanganese crusts in the bottom sediments, as well as the habitation of worms with different types of food. These data are discussed.

Keywords: fauna of nematodes, composition, population density, nutrition

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 82–91

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 591.53:597.4/5

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПИТАНИИ ЛЕЩА *Abramis brama* В СРЕДНЕМ И НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА

© 2023 г. А. П. Новоселов[a], *, В. А. Лукина[a], Н. Ю. Матвеев[a], А. Д. Матвеева[a]

[a] *Федеральный 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 15.05.2022 г.
После доработки 09.06.2022 г.
Принята к публикации 05.07.2022 г.

Представлены данные по пространственно-возрастным изменениям качественного состава пищевых спектров (видовое и таксономическое разнообразие беспозвоночных, используемых лещом *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в качестве пищевых объектов) и количественным характеристикам (доминирующие виды корма). Выявлены изменения в питании и соотношений превалирующих таксономических групп у леща разного возраста на участках среднего и нижнего течения р. Северная Двина. Состав пищевого комка представляли донные и планктонные организмы. Среди кормовых объектов наиболее многочисленны были амфибиотические личинки насекомых, моллюски и водная растительность. Также в пищевом комке некоторых возрастных групп присутствовала молодь рыб. Возрастная изменчивость в питании леща отражается на размере и широте пищевого спектра – у молоди и более старших особей компонентов питания значительно меньше, чем у рыб средних возрастов. Установлено, что лещ на разных участках бассейна р. Северная Двина проявляет себя как типичный бентофаг с выраженными признаками эврифагии, употребляя в пищу растительность, планктонные организмы, а также ихтиофагии.

Ключевые слова: Северная Двина, лещ *Abramis brama*, питание рыб, пищевой спектр, качественный и количественный состав пищи, доминирующие кормовые объекты, пространственная и возрастная изменчивость питания

DOI: 10.31857/S0320965223010138, **EDN:** KTELML

ВВЕДЕНИЕ

При экосистемном подходе к анализу изменений, происходящих в структуре рыбной части сообществ под воздействием природных и антропогенных факторов, вопросы питания рыб имеют важное значение. Изучение питания рыб и условий, его определяющих, служат решающим фактором при формировании важнейшей составляющей биологической структуры видов – темпов роста размера и массы рыб. Это в совокупности с кормовыми условиями, разнообразием и качеством естественных кормов во многом определяет и морфологическую изменчивость видов в разных условиях обитания. Кроме того, сведения об особенностях питания рыб – один из факторов исследования закономерностей онто- и филогенетического развития рыб, а также особенностей формирования их численности и интенсивности (степени) использования ими кормовых ресурсов водоемов (Попова, 1979; Novoselov, 2014).

Река Северная Двина – одна из крупнейших рек Европейского Севера России, образуется от слияния рек Сухона и Юг и впадает в Двинскую губу Белого моря (рис. 1а). Общая ее протяженность 744 км, площадь водосбора 357 тыс. км^2. Ширина реки в устьевой области в среднем 600–800 м, достигая местами 2.0–2.5 км. Обширная дельта Северной Двины шириной до 45 км и длиной 37 км состоит (Гидрологическая..., 1972) из >150 рукавов и проток (рис. 1б). Эстуарная часть р. Северная Двина включает ее дельту и участки предустьевого взморья. Дельта реки имеет общую площадь 866 км^2, образована тремя крупными рукавами – Корабельным, Мурманским, Никольским и включает >150 проток. Ее морской край проходит по цепи низменных островов: Ягры, Гремиха, Кумбыш, Голец, Лебедин. Предустьевое взморье представляет собой мелководную часть Двинского залива и относится к эстуарной зоне, где наиболее ярко проявляются процессы взаимодействия речных и морских вод. Со стороны реки его границей является морской край дельты, за морскую границу принят свал глубин от устья р. Солза на западе до д. Куя на востоке (Гидрология..., 1965).

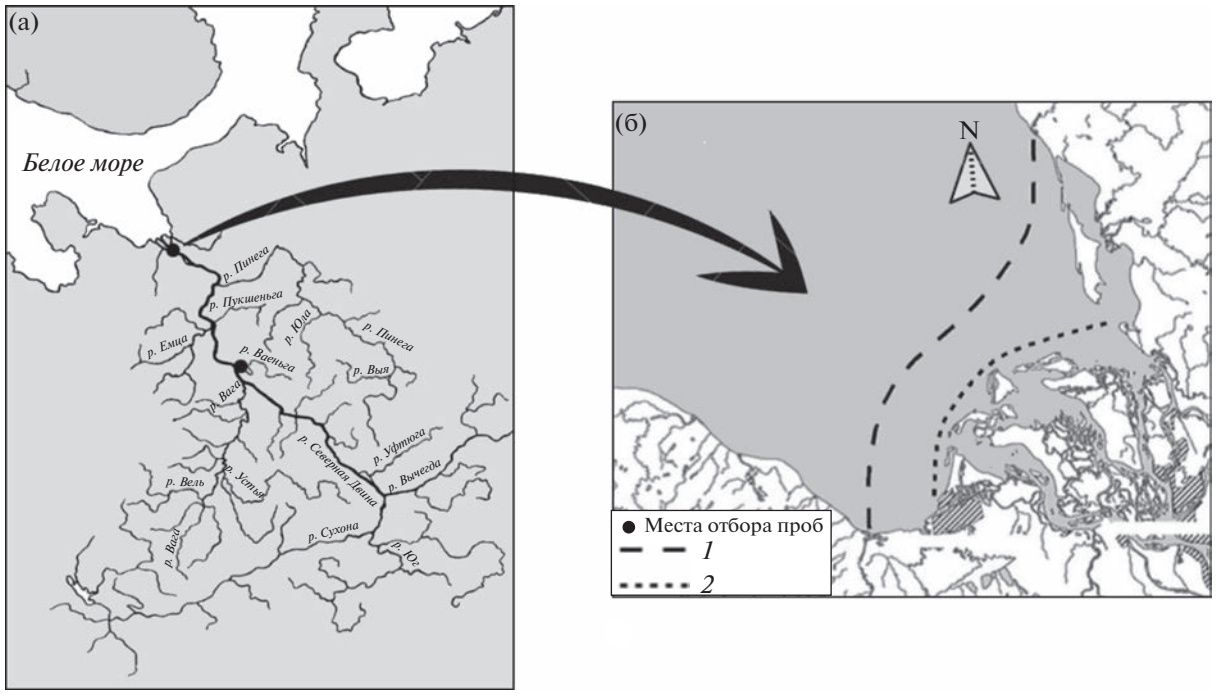

Рис. 1. Схема бассейна р. Северная Двина (а) и ее нижнего течения (б). *1* – граница предустьевого взморья, *2* – граница дельты.

Представители семейства карповых Cyprinidae – основные объекты весеннего локального промысла в Северодвинском бассейне. Начиная с 50-х годов прошлого столетия, наблюдаются изменения в структуре промысловой части рыбного сообщества. В составе уловов стали преобладать карповые рыбы, а не ценные виды лососево-сигового комплекса, доминировавшие в 1950–1970 гг. (табл. 1).

Еще в довоенные годы вылов леща, составлявшего основу частикового промысла в р. Северная Двина, не превышал 25 т, – лишь 17% всей выловленной рыбы. С 70-х гг. его численность стала возрастать, и в последние два десятилетия на долю леща приходится около половины всей вылавливаемой в Северной Двине рыбы, а вместе со щукой, судаком, окунем и плотвой – >85%. В связи с этим, изучение питания леща, основного объекта весеннего промысла в р. Северная Двина, представляется актуальным вопросом, полученные сведения могут быть востребованы региональной рыбной промышленностью для планирования и оптимизации промысла.

Анализ литературы показал, что питание рыб в бассейне р. Северная Двина исследовано недостаточно. В основном, внимание уделялось северодвинскому сигу, по которому имеется разрозненная информация как по общему характеру питания (Епишин, Елсукова, 1990; Новоселов, Фефилова, 1999), так и по его частным аспектам (Новоселов, Фефилова, 1998; Боркичев и др., 1999; Новоселов, 1999а, 1999б; Фадеева, Новоселов, 2002). По питанию частиковых рыб и, в частности карповых, имеются лишь единичные отры-

Таблица 1. Динамика уловов основных промысловых групп рыб в р. Северная Двина

Годы	Доля выловленных рыб, % общего улова		
	Ценные виды рыб (осетровые, лососевые, сиговые)	Частиковые (в основном лещ)	Прочие
1950–1970 гг.	49.9	36.1	14.0
1980–1990 гг.	14.8	75.1	10.1
2000–2010 гг.	5.2	84.8	10.0
2011–2020 гг.*	6.1	86.3	7.6

* По: (Новоселов и др., 2015) с дополнениями на основании анализа текущей статистики уловов.

вочные сведения (Мусинов и др., 2007; Лукина, Боркичев, 2017; Лукина, Имант, 2019). В то же время, назрела необходимость во всестороннем анализе и обобщении всех имеющихся сведений о состояния популяций леща, представляющего в Северодвинском бассейне основу частикового весенне-летнего промысла. Один из аспектов такого анализа – оценка пространственно-временной, сезонной и возрастной динамики питания северодвинского леща на местах нагула, поскольку условия и эффективность откорма являются одним из основных факторов, формирующих промысловую численность хозяйственно востребованных видов рыб.

Цель работы – выявить (в сравнительном аспекте) качественный и количественный состав пищи и возрастные особенности питания леща *Abramis brama* (L., 1758) в среднем и нижнем течениях р. Северная Двина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы положены материалы по питанию леща, собранные в период с 1994 по 2019 гг. в среднем (69°98′103″ с.ш. и 42°63′397″ в.д.) и нижнем (64°33′412″ с.ш. и 40°27′536″ в.д.) течении р. Северная Двина. При отлове рыб использовали ставные сети с ячеей от 14 до 70 мм и закидной мальковый невод длиной 30 м и ячеей в приводе 5 мм. На свежем материале проводили полный биологический анализ по методике Правдина (1966). Кишечные тракты рыб фиксировали 4%-ным формалином. При обработке и изучении их содержимого использовали стандартные методики (Методическое..., 1974; Решетников, Попова, 2015). Всех обнаруженных в пищеварительных трактах организмов определяли до возможного таксона с использованием работ (Определитель..., 1977; Чертопруд, Чертопруд, 2011; Определитель..., 2016). Массу содержимого пищевых комков и отдельных компонентов взвешивали с точностью до 0.01 г. По массе отдельных пищевых компонентов определяли их долю в пищевом рационе леща. Спектры, характеризующие общий состав питания исследуемых рыб, строили по стандартному типу: площадь круга соответствовала общему индексу наполнения пищеварительных трактов, квадратный корень которого равен радиусу круга (Методическое..., 1974) и принимали за 100%. Величины секторов характеризовали соответственно значение отдельных компонентов. В общей сложности изучено питание 317 особей леща.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Среднее течение Северной Двины

Общий характер питания. В среднем течении реки пищевой спектр леща в целом состоял из пяти групп беспозвоночных и растительности. Беспозвоночные были представлены водными личинками насекомых и моллюсками. Среди насекомых в питании леща доминировали личинки и куколки хирономид (85.6% по массе содержимого пищеварительных трактов) (рис. 2). Другие представители насекомых были отмечены в незначительном количестве. Личинки ручейников достигали лишь 0.7%. Личинки двукрылых, жуков и водные клещи встречены единично и их присутствие в пищевых спектрах носило случайный характер.

Вторым по значимости кормовым объектом были моллюски, доля в питании леща в летний период – 10.2%. В меньшем количестве (3.4%) в кишечных трактах отмечена водная растительность. Две последние группы кормовых организмов имели невысокую частоту встречаемости и выявлены лишь у 11% всех проанализированных рыб. Средняя масса пищевых комков была 759.5 мг. Индекс накормленности рыб изменялся от 0.01 до 173.2‰ (в среднем 25.5‰).

Возрастная изменчивость питания. В анализируемой выборке леща из среднего течения реки присутствовали особи девяти возрастных групп: от 4+ до 11+ и 15+ лет.

Пищевой спектр леща в возрасте 4+ лет в летний период включал в основном личинок насекомых (99.9%) и моллюсков (0.1% по массе). Среди насекомых доминировали личинки и куколки хирономид (99.5%), единично – личинки жуков и двукрылых (по 0.2%). Средний индекс наполнения пищеварительных трактов составлял 26.8‰. В возрасте 5+...7+ лет пищу леща представляли, в основном, личинки (77.2–99.5%) и куколки (0.1–0.3%) хирономид. Второй по значимости группой кормовых объектов в питании леща были моллюски – от 0.2% в возрасте 6+ до 22.5% в возрасте 7+ лет. В возрасте 5+ лет в пищевом спектре в небольшом количестве (7.0%) присутствовали личинки ручейников. Средний индекс наполнения пищеварительных трактов в рассматриваемых возрастных группах изменялся от 12.2 до 40.7‰ (табл. 2).

В возрасте 8+ лет пищевой комок леща состоял только из личинок (99.3%) и куколок (0.7%) хирономид. В питании рыб в возрасте 9+ и 10+ лет значение личинок хирономид снизилось с 74.5 до 19.1%, куколок – с 1.7% до 0 соответственно. В то же время, существенную роль в питании леща в этих возрастных группах стала играть водная растительность, составлявшая у особей в возрасте 9+ – 23.8%, в возрасте 10+ – 80.9% по массе пищевых комков. Средний индекс наполнения кишечных трактов был 30.0 и 9.8‰ соответственно. У особей леща в возрасте 11+ лет и старше в пище отмечены только личинки хирономид (100% массы пищевых комков).

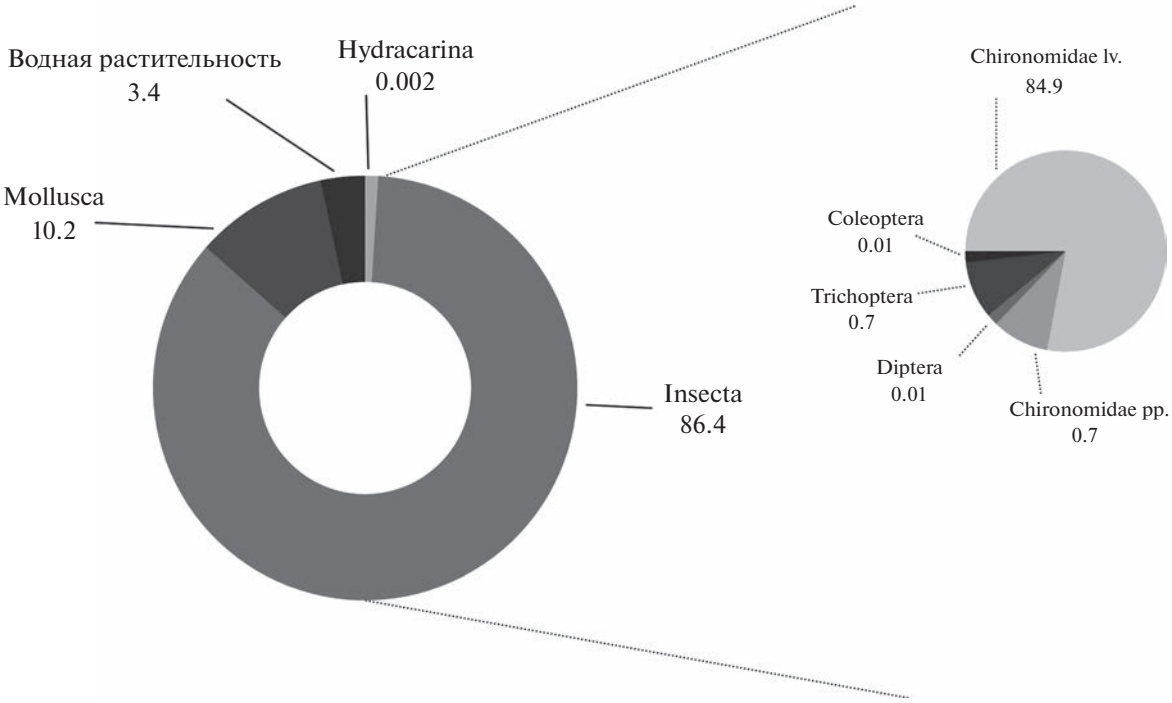

Рис. 2. Спектр питания леща в среднем течении р. Северная Двина.

Таким образом, в летний период лещ в среднем течении р. Северная Двина по характеру питания – типичный бентофаг, потребляющий в основном личинок хирономид. В более младших возрастных группах второстепенным видом корма леща служат моллюски, в более старших – водная растительность.

Нижнее течение Северной Двины

Общий характер питания леща в нижнем течении р. Северная Двина характеризуется более широким пищевым спектром. В кишечных трактах исследованных рыб обнаружено до двадцати трех групп организмов, относящихся к шести типам (типы): кольчатые и круглые черви, члени-

Таблица 2. Возрастные изменения состава пищи (% массы пищевого комка) в среднем течении р. Северная Двина

Компонент питания	Возрастная группа									Общий спектр
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	15+	
Тип Arthropoda членистоногие	99.9	96.7	99.8	77.5	100.0	76.2	19.1	100.0	100.0	86.4
Класс Insecta – насекомые	99.9	96.7	99.8	77.5	100.0	76.2	19.1	–	–	86.4
Chironomidae lv. – личинки	96.4	89.6	99.5	77.2	99.3	74.5	19.1	100.0	100.0	84.9
Chironomidae pp. – куколки	3.1	0.1	0.3	0.3	0.7	1.7	–	–	–	0.7
Diptera – двукрылые	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–	0.01
Coleoptera – жуки	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–	0.01
Trichoptera – ручейники	–	7.0	–	–	–	–	–	–	–	0.7
Класс Arachnida – пауки	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.002
Trombidiforms – клещи	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.002
Тип Mollusca – моллюски	0.1	3.3	0.2	22.5	–	–	–	–	–	10.2
Водная растительность	–	–	–	–	–	23.8	80.9	–	–	3.4
Средний индекс наполнения, ‰	26.8	25.8	12.2	40.7	14.8	30.0	9.8	10.0	11.7	25.5

Примечание. “–” – отсутствие пищи в пищевом комке.

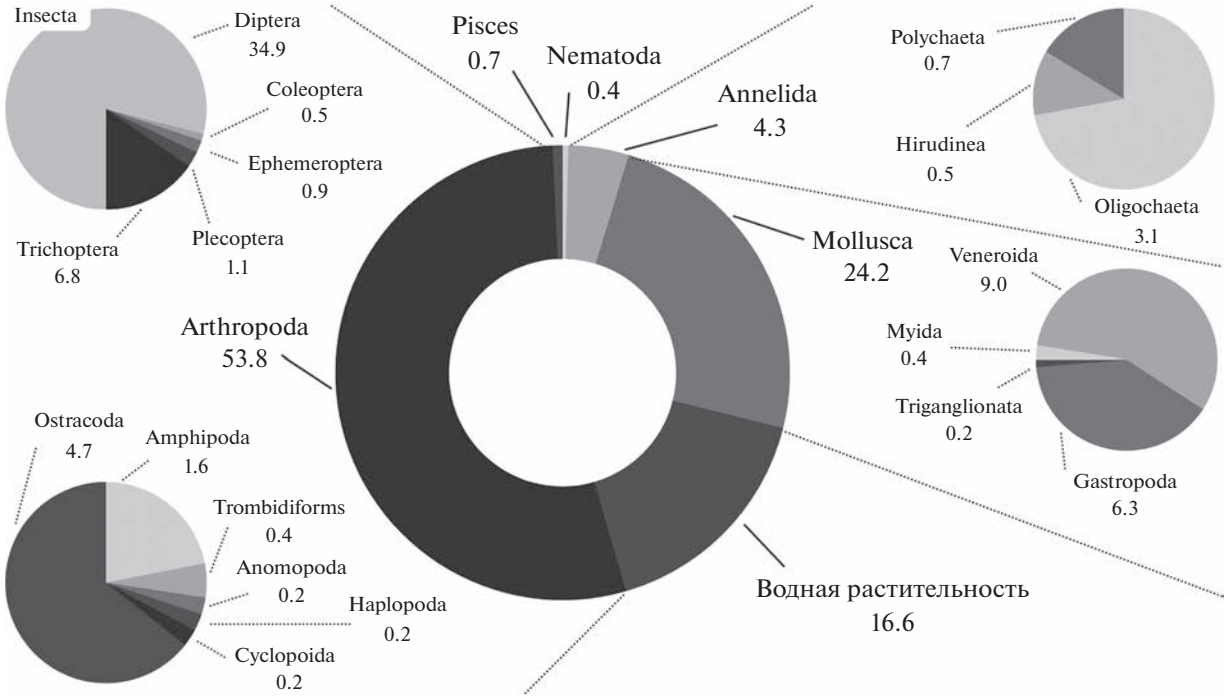

Рис. 3. Общий характер питания леща в нижнем течении р. Северная Двина.

стоногие, моллюски, хордовые (переваренные остатки рыб) и водная растительность (рис. 3)

На планктонные организмы приходилось 3.0% общей массы пищевого комка. Они представлены в основном ветвистоусыми ракообразными (2.7%) и в значительно меньшем количестве – веслоногими ракообразными (0.2%). Превалирующая группа бентосных организмов (в сумме ~80%) более чем наполовину (53.8%) состояла из членистоногих, представленных преимущественно личинками амфибиотических насекомых (44.2%). Среди насекомых доминировали личинки двукрылых (34.9%).

Следующими по значимости в питании леща были моллюски (~24.2% массы) всех кормовых объектов. Среди двустворчатых преобладали моллюски из подкласса разнозубых Veneroida (9.0%) и брюхоногие моллюски (6.5%), в незначительном количестве отмечены моллюски из отр. Myida (0.4%). В заметном количестве лещ использовал в пищу ракушковых раков (4.7%) и кольчатых червей (поясковых – 3.1% и многощетинковых – 0.7%). В незначительном количестве в составе пищевого спектра присутствовали жуки (0.5%), личинки веснянок (1.1%) и поденок (0.9%). Следует отметить факт ихтиофагии леща, поскольку в некоторых пищеварительных трактах были обнаружены переваренные остатки молоди других видов рыб (0.7%). Остатки водной растительности в достаточно большом количестве (16.6%) встречали почти в каждом пищеварительном тракте проанализированных лещей.

Возрастные изменения в питании леща рассмотрены на основании анализа обобщенной выборки за ряд лет, в которой присутствовали особи двенадцати возрастных групп от 2+ до 13+ лет, с преобладанием рыб в возрасте 5+ – 9+ лет (табл. 3).

Пищевой спектр леща в возрасте 2+ лет не отличался разнообразием и полностью состоял из ракообразных и личинок насекомых. Первые, будучи доминантной группой кормовых объектов (58.4%), включали ветвистоусых ракообразных. Вторые состояли из личинок двукрылых насекомых (33.3%), составлявших треть массы содержимого кишечного тракта и в значительно меньшем количестве личинок поденок (8.3%). В питании леща в возрасте 3+ лет пищевой спектр расширился за счет появления водной растительности (39.3%) и кольчатых червей из класса поясковых (10.6%). Значение членистоногих в питании снизилось вдвое (50.1%), но среди них по-прежнему преобладали личинки двукрылых (42.9%). В незначительном количестве в кишечных трактах леща появились ракушковые ракообразные и разноногие раки-бокоплавы (по 3.6%). В пищевом спектре рыб в возрасте 4+ лет картина почти не изменилась по сравнению с предыдущей возрастной группой. Лишь несколько снизилось количество водных личинок двукрылых (до 39.3%) и водной растительности (до 25.0%). В то же время,

Таблица 3. Возрастные изменения в питании леща (доля в пищевом комке, %) в нижнем течении р. Северная Двина (по обобщенной выборке)

Компонент питания	Возрастная группа в обобщенной выборке												Общий спектр
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	
Тип Annelida – кольчатые черви	–	10.6	28.6	4.6	2.0	2.2	3.0	–	–	–	–	–	4.3
Класс Clitellata – поясковые	–	10.6	28.6	3.7	–	1.1	1.5	–	–	–	–	–	3.1
Oligochaeta – малощетинковые черви	–	10.6	28.6	3.7	–	1.1	1.5	–	–	–	–	–	3.1
Hirudinea – пиявки	–	–	–	1.8	–	–	1.5	–	–	–	–	–	0.5
Класс Polychaeta – многощетинковые черви	–	–	–	0.9	2.0	1.1	–	–	–	–	–	–	0.7
Тип Nematoda – круглые черви	–	–	–	–	–	–	3.0	–	–	–	–	–	0.4
Тип Arthropoda – членистоногие	100.0	50.1	46.4	63.3	64.7	51.2	42.4	52.0	30.0	42.3	50.0	50.0	53.8
Класс Insecta – насекомые	41.6	42.9	42.9	52.3	49.6	44.6	39.4	42.0	30.0	38.5	50.0	50.0	44.2
Diptera – двукрылые	33.3	42.9	39.3	38.7	36.4	37.0	30.3	38.0	23.4	26.9	21.4	50.0	34.9
Coleoptera – жуки	–	–	–	–	1.3	1.1	1.5	–	–	–	–	–	0.5
Ephemeroptera – поденки	8.3	–	–	0.9	–	–	3.0	–	–	3.9	–	–	0.9
Plecoptera – веснянки	–	–	–	–	–	–	–	2.0	3.3	7.7	14.3	–	1.1
Trichoptera – ручейники	–	–	3.6	12.7	11.9	6.5	4.6	2.0	3.3	–	14.3	–	6.8
Класс Malacostraca – высшие раки	–	3.6	3.5	0.9	3.0	2.2	1.5	–	–	–	–	–	1.6
Amphipoda – амфиподы	–	3.6	3.5	0.9	3.0	2.2	1.5	–	–	–	–	–	1.6
Класс Arachnida – пауки	–	–	–	–	–	1.1	–	2.0	–	–	–	–	0.4
Trombidiforms – тромбидиформные клещи	–	–	–	–	–	1.1	–	2.0	–	–	–	–	0.4
Класс Branchiopoda – жаброногие	58.4	–	–	0.9	2.0	3.3	1.5	2.0	–	–	–	–	2.7
Diplostraca/Anomopoda – аномоподы	58.4	–	–	0.9	2.0	2.2	1.5	2.0	–	–	–	–	2.5
Diplostraca/Haplopoda – гаплоподы	–	–	–	–	–	1.1	–	–	–	–	–	–	0.2
Класс Hexanauplia – гексанауплия	–	–	–	0.9	–	–	–	–	–	–	–	–	0.2
Cyclopoida – циклоподы	–	–	–	0.9	–	–	–	–	–	–	–	–	0.2
Класс Ostracoda – ракушковые раки	–	3.6	–	10.1	10.1	–	–	6.0	–	3.8	–	–	4.7
Тип Mollusca – моллюски	–	–	–	13.8	19.5	30.4	33.4	34.0	46.7	38.5	42.9	50.0	24.2
Класс Bivalvia – двустворчатые	–	–	–	11.4	13.0	28.6	27.9	21.0	20.0	15.4	28.6	50.0	17.7
Myida – мииды	–	–	–	–	–	1.2	2.1	–	–	–	–	–	0.4
Veneroida – венериды	–	–	–	11.4	13.0	27.4	25.8	21.0	20.0	15.4	28.6	50.0	9.0
Класс Gastropoda – брюхоногие	–	–	–	2.4	6.5	1.8	5.5	13.0	26.7	23.1	14.3	–	6.5
Triganglionata – триганглионада	–	–	–	–	1.0	–	–	–	–	–	–	–	0.2
Тип Chordata – хордовые	–	–	–	–	1.0	2.2	1.5	–	–	–	–	–	0.7
Класс Pisces – рыбы	–	–	–	–	1.0	2.2	1.5	–	–	–	–	–	0.7
Водная растительность	–	39.3	25.0	16.5	11.1	14.1	16.7	14.0	23.3	19.2	7.1	–	16.6
N. экз.	11	13	8	44	43	34	23	21	14	10	5	1	227
Средний индекс наполнения, ‰	32.5	28.6	31.2	34.9	41.2	52.1	35.4	30.1	31.5	28.9	29.5	24.3	32.6

Примечание. Выделены компоненты, составляющие в сумме общую массу в пределах класса кормовых объектов.
"–" – отсутствие кормового объекта в пищевом комке.

потребление поясковых червей увеличилось до 28.6%. Количество разноногих раков осталось на прежнем уровне (3.5%), в незначительном количестве (3.6%) появились личинки ручейников.

Наиболее широкий спектр пищевых компонентов зарегистрирован у леща в возрасте 5+ лет. В его пище доминировали членистоногие (63.3% массы пищевого комка), среди которых преобла-

дали представители двукрылых личинок насекомых (38.7%). На водную растительность (16.5%) и моллюсков (13.8%) также приходилась значительная часть наполнения кишечных трактов. Среди моллюсков отмечены представители и двустворчатых (11.4%) и брюхоногих (2.4%) моллюсков. Следует отметить значительное потребление лещом ракушковых раков (10.1%) и личинок ручейников (12.7%). Менее значимыми кормовыми объектами в рассматриваемой возрастной группе были кольчатые черви (4.6%), из них лещ употреблял в пищу и полихет (0.9%), и пиявок (1.8%).

Лещи в возрасте 6+ лет также предпочитали в качестве кормового объекта личинок двукрылых насекомых (36.4%). Следующими по значимости в питании были личинки ручейников и водная растительность (11.9 и 11.1% соответственно), а также ракушковые (10.1%) и двустворчатые моллюски (13.0%). К второстепенным объектам питания отнесены брюхоногие моллюски (6.5%). Равноногие раки (3.0%), аномоподы и полихеты (по 2.0%), остатки молоди рыб и жуки (1.0 и 1.3% соответственно) представлены незначительно.

Пищевой спектр лещей в возрасте 7+ преимущественно состоял из личинок двукрылых насекомых (37.0%), венерид (27.4%) и водной растительности (14.1%). В качестве менее значимых компонентов следует отметить личинок ручейников (6.5%), жаброногих раков (3.3%) и молодь рыб (2.2%). Равными по доле в пищевом комке были представители поясковых червей, полихет, жуков, водных клещей (по 1.1%), миид и брюхоногих моллюсков (1.2 и 1.8% соответственно).

У лещей в возрасте 8+ количество основного кормового объекта – водных личинок двукрылых насекомых – несколько снизилось (до 30.3%), доля разнозубых моллюсков продолжала оставаться достаточно высокой (25.8%), как и количество водной растительности (16.7%). В качестве субдоминантных кормовых объектов у лещей этого возраста выступали брюхоногие моллюски (5.5%) и нематоды (3.0%). Менее значимыми были пиявки, амфиподы, аномоподы, жуки, мииды и молодь рыб (все по 1.5%).

В возрасте 9+ лет доля личинок двукрылых насекомых в питании леща вновь возросла (до 38.0%), как и двустворчатых моллюсков, среди которых на венерид приходилось 21.0% массы пищевого комка, на брюхоногих – 13.0%. Лещи в этом возрасте довольно активно потребляли водную растительность (14.0%), однако количество ракушковых ракообразных (6.0%) значительно уменьшилось. В меньшем и равном количестве (по 2.0%) были представлены личинки веснянок и ручейников, аномоподы и водные клещи.

Основу содержимого пищевого тракта леща в возрасте 10+ лет составляли брюхоногие (26.7%) и двустворчатые (20.0%) моллюски, количество личинок двукрылых насекомых впервые снизилось до 23.4%. Почти такое же количество по массе приходилось на водную растительность (23.3%). Потребление лещом личинок веснянок и ручейников носило второстепенный характер в питании леща этого возрастного класса (лишь по 3.3%).

Пищевой комок леща в возрасте 11+ лет примерно в равной степени состоял из личинок двукрылых насекомых (26.9%), брюхоногих (23.1%), двустворчатых моллюсков (15.4%) и водной растительности (19.2%). На долю веснянок пришлось 7.7%, поденки и ракушковые рачки употреблялись в пищу в небольшом и почти равном соотношении (3.9 и 3.8% соответственно). Лещи в возрасте 12+ лет отдавали предпочтение водным личинкам насекомых (50.0%) и моллюскам (42.9%), среди которых личинки ручейников и веснянок, а также двустворчатые и брюхоногие моллюски использовались в пищу в равном соотношении (по 14.3%). Личинки двукрылых насекомых также оставались излюбленным кормом у лещей этой возрастной группы, достигая почти четверти (21.4%) содержимого пищеварительного тракта. Доля водной растительности в пищевом комке снизилась до 7.1% и была минимальна по сравнению с остальными возрастными группами леща. Пищу леща в возрастной группе 13+ лет представляли в равном количестве личинки двукрылых насекомых и двустворчатые моллюски.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что лещу в низовье р. Северная Двина присущ достаточно широкий пищевой спектр, включающий >20 кормовых объектов (зоопланктон, зообентос, нектон) со значительным разбросом их принадлежности к крупным таксонам: черви, насекомые, ракообразные, моллюски, рыбы, водная растительность. Это в полной мере демонстрирует постулат Ю.С. Решетникова (1980), что северные водные объекты характеризуются сравнительно бедной и довольно изменчивой кормовой базой, не обеспечивающей пищевые потребности рыб каким-либо одним видом корма. Это приводит к эврифагии рыб, обитающих в водных объектах северных широт, к нетипичному пищевому поведению и возможному хищничеству (ихтиофагии).

О широком пищевом спектре леща в разнотипных водных объектах свидетельствуют результаты исследований ряда авторов. Так, основные кормовые объекты леща в солоноватых водах Каспийского моря – моллюски и ракообразные, второстепенные личинки насекомых и червей (Гусейнов, 2021). В водных объектах Обь-Иртышского бассейна, куда он расселился сравнительно недавно, питание леща преимущественно состоит из моллюсков, личинок ручейников и стре-

коз, а также веслоногих и ветвистоусых ракообразных. Установлено, что на различных участках бассейна лещ может быть пищевым конкурентом для ценных промысловых рыб-бентофагов Обь-Иртышского бассейна (Петрачук и др., 2016).

В Чограйском водохранилище лещ потребляет в пищу личинок и куколок хирономид (встречаемость >95%) в значительно меньшей степени используются моллюски, личинки ручейников и водная растительность. Это свидетельствует о недостаточности кормовой базы и целесообразности проведении акклиматизационных мероприятий кормовых беспозвоночных, (полихет, корофид, кумовых раков, мизид и гаммарид) (Никитенко, Щербина, 2014, 2016). В Рыбинском водохранилище лещи используют в пищу макробентосные организмы, их излюбленные кормовые объекты – личинки хирономид и моллюски; выявлены различия в пищевом спектре леща на разнотипных участках Рыбинского водохранилища, а также возрастание в последние годы в его питании роли полисапробных личинок *Chironomus* f. l. *plumosus* (Паюта и др., 2019; Щербина, 2021).

Рядом авторов отмечено, что при недостатке бентосных организмов лещ использует в питании фито- и зоопланктон, что влияет на физиологию и, в итоге, ведет через снижение его темпа роста и упитанности к снижению плодовитости. В случае резкого сокращения в водоемах численности хирономид, лещ переходит на питание доступными по размеру моллюсками (Задорожная, 1977; Купчинский, 1987).

Возрастные особенности в питании леща в низовье р. Северная Двина характеризуются абсолютным доминированием в качестве кормового объекта членистоногих, в частности водных личинок двукрылых насекомых, доля которых колебалась от 21.4 до 50.0% массы пищевого комка. Отмечено стабильное потребление моллюсков у леща средних и более старших возрастов с увеличением их доли в рационе по мере взросления леща от 20–34% в возрасте 6+...9+ лет до 38–50% в 10+...13+ лет. Выявлено статистически значимое употребление лещом водной растительности (7.1–39.3%) во всех возрастных группах, кроме особей в возрасте 2+ и 13+ лет (отсутствие растительных компонентов в питании, особенно самой старшей возрастной группы, можно объяснить небольшой выборкой в этих двух возрастных классах).

Потребление в качестве кормовых объектов червей отмечено у половины возрастных групп леща (от 3+ до 8+ лет). Только в двух возрастных классах (5+ и 8+ лет) лещ потреблял в пищу пиявок и лишь в одном случае (в возрасте 8+ лет) употребил в пищу нематод (3.0%). В целом, количество червей характеризовалось снижением их доли в пищевом комке по мере роста рыб, что может свидетельствовать о случайном характере их потребления. Следует отметить факт потребления лещом планктонных организмов. Доминирующее питание 2+-летних особей леща, масса пищевого комка которых более чем наполовину (на 58.4%) состояла из ветвистоусых ракообразных, вполне объяснимо – молодь почти всех видов рыб интенсивно питается планктонными организмами и только через пару лет переходит на излюбленные во взрослом состоянии корма. В то же время, потребление ветвистоусых и разноногих ракообразных у особей леща в возрасте от 3+ до 9+ лет (суммарно от 0.9 до 3.3%) может быть закономерностью для северных водоемов. Также следует отметить, что некоторые особи в возрасте 6+...8+ лет проявляли себя как хищники-ихтиофаги, используя в качестве рыб-жертв молодь других рыб (1.0–2.2%).

Выводы. В летний период пищевой спектр леща в среднем течении р. Северная Двина не отличается большим разнообразием. По характеру питания он типичный бентофаг, потребляющий, в основном, водных личинок хирономид. Возрастная динамика питания выражается в интенсивном использовании второстепенных кормовых объектов – в более младших возрастных группах субдоминантным видом корма леща являются моллюски, в более старших – водная растительность.

В нижнем течении р. Северная Двина пищевой спектр леща значительно шире, включает >20 групп кормовых объектов, представленных беспозвоночными, рыбами и водной растительностью. Основу питания леща всех возрастных групп в р. Северная Двина составляют водные личинки насекомых (60.5–98.4% массы пищевого комка). У леща почти всех возрастных группах превалируют личинки двукрылых (21.4–50.5%), моллюски (13.4–50.0%) и водная растительность (7.1–39.5%). Кольчатые черви (2–28.6%), молодь рыб (1–2.2%) и планктонные организмы (2–4.4%) служат второстепенными кормовыми объектами. Возрастные особенности в питании леща выражаются в стабильном потреблении амфибиотических личинок насекомых (30–50% массы пищевого комка), водной растительности (7–39%). Начиная с возраста 5+ лет, лещ активно начинает питаться моллюсками (двустворчатыми (11.4–28.6%) и брюхоногими (1.8–26.7%). Средние возрастные группы (5+...9+ лет) употребляют в пищу планктонные организмы. Средний индекс накормленности леща во всех возрастных группах свидетельствует о достаточной кормовой базе для леща в нижнем течении р. Северная Двина.

В целом, лещ в бассейне р. Северная Двина проявляет себя как типичный бентофаг с выраженными признаками эврифагии, употребляя в пищу растительность, планктонные организмы, а

также проявляя признаки хищничества (ихтиофагии).

Оценка трофических связей рыб в нижнем течении р. Северная Двина предполагает проведение дальнейших комплексных исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств целевой субсидии на выполнение государственного задания “Изучение изменений в экосистемах бассейна р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Архангельской обл. в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” (№ регистрации 122011800593-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боркичев В.С., Студенова М.А., Новоселов А.П. 1999. Питание сига в среднем течении реки Северной Двины // Матер. VI молодежной науч. конф. “Актуальные проблемы биологии и экологии”. Сыктывкар: Изд-во Коми науч. центр. УрО Рос. акад. наук. С. 25.

Гидрологическая изученность. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. 1972. Ленинград: Гидрометеоиздат. Т. 3.

Гидрология устьевой области Северной Двины. 1965. Москва: Гидрометеоиздат.

Гусейнов К.М., Барханов Р.М., Гасанова А.Ш. и др. 2021. Некоторые сведения о питании карповых видов рыб // Вест. Дагест. науч. центра. № 80. С. 6.

Епишин Н.Б., Елсукова Р.Р. 1990. Состав пищи сига-пыжьяна в устьевой области р. Северной Двины // Матер. науч.-практ. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Сыктывкар: Изд-во Коми науч. центр. УрО Рос. акад. наук. С. 47.

Задорожная Е.А. 1977. Питание леща в водохранилищах малых рек // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 5. С. 46.

Купчинский Б.С. 1987. Лещ водоемов Байкало-Ангарского бассейна. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та.

Лукина В.А., Боркичев В.С. 2018. Особенности биологии и питания плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) в дельтовой части р. Северная Двина (по материалам сборов 2017 г.) // Международная конференция “Биомониторинг в Арктике”. Архангельск: Изд-во С(А)ФУ. С. 93.

Лукина В.А., Имант Е.Н. 2019. О питании обыкновенного пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) в дельтовой части р. Северная Двина // Матер. XI Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем, посвященной памяти д.б.н., проф. С.Б. Гулина. Севастополь: Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН. С. 41.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. Москва: Наука.

Мусинов В.В., Новоселов А.П., Завиша А.Г., Фефилова Л.Ф. 2007. Питание леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в среднем течении р. Северной Двины // Экологические проблемы Севера: Межвузовский сборник науч. трудов. Вып. 10. Архангельск. С. 98.

Никитенко Е.В., Щербина Г.Х. 2014. Питание леща Чограйского водохранилища // Вест. ин-та компл. исслед. аридных территорий. № 2 (29). С. 57.

Никитенко Е.В., Щербина Г.Х. 2016. Питание бентосоядных рыб Чограйского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 209. https://doi.org/10.7868/S0042875216030140

Новоселов А.П. 1999а. Об изменении состава пищи сига в период летнего нагула в Двинском заливе Белого моря // Матер. междунар. конф. “Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии”. Петрозаводск: Изд-во Ин-та биол. Кар. науч. центра РАН. С. 147.

Новоселов А.П. 1999б. О характере питания сига *Coregonus lavaretus* (Linne, 1758) в летний период 1997 года у акватории острова Мудьюг (Двинской залив Белого моря) // Матер. междунар. конф. “Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии”. Петрозаводск: Изд-во Ин-та биол. Кар. науч. центра РАН. С. 148.

Новоселов А.П., Фефилова Е.Ф. 1998. Питание сига *Coregonus lavaretus* в дельтовой части р. Северной Двины (губа Сухое море) в зимний период 1997 г. // Матер. конф. “Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря”. Архангельск, сент. 1998. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН. С. 17.

Новоселов А.П., Фефилова Л.Ф. 1999. Общий характер питания сига в бассейне реки Северной Двины // Матер. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводск. ун-та. С. 266.

Новоселов А.П., Студенов И.И., Лукин А.А. 2015. Современное состояние водных биологических ресурсов реки Северная Двина // Вестник С(А)ФУ. Серия “Естественные науки”. № 4. С. 90.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. 1977. Ленинград: Гидрометеоиздат.

Паюта А.А., Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. и др. 2019. Физиологические показатели леща (*Abramis brama*) на разнотипных участках Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 79. https://doi.org/10.1134/S0320965219020128

Петрачук Е.С., Янкова Н.В., Таскаева К.З. 2016. Питание леща в водных объектах Обь-Иртышского бассейна // Молодой ученый. № 27(131). С. 225.

Попова О.А. 1979. Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. Москва: Наука. С. 93.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищевая промышленность.

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. Москва: Наука.

Решетников Ю.С., Попова О.А. 2015. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 114.

Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. 2011. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.

Фадеева Г.В., Новоселов А.П. 2002. Видовой состав личинок хирономид в пищевом спектре нагульного стада северодвинского сига // Материалы рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск: Изд-во “Правда Севера”. С. 134.

Щербина Г.Х. 2021. Сравнительный анализ пищевого спектра леща *Abramis brama* L. (Cyprinidae, Pisces) на разнотипных участках Рыбинсокого водохранилища // Биология внутр. вод. № 5. С. 511. https://doi.org/10.31857/S0320965221040124

Novoselov A.P. 2014. Feeding of Whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Coregonidae) in the Lower Reaches of the Northern Dvina River // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 913. https://doi.org/10.1134/S0032945214100117

Spatial and Age-Related Changes in the Food Spectrum of the Common Bream *Abramis brama* in the Middle and Lower Course of the Northern Dvina River (Russia)

A. P. Novoselov[1, *], V. A. Lukina[1], N. Yu. Matveev[1], and A. D. Matveeva[1]

[1]Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia

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

Data on spatial and age-related changes in the qualitative composition of food spectra (species and taxonomic diversity of invertebrates used as food objects) and quantitative characteristics (dominant types of food) of the common bream *Abramis brama* (L., 1758) are presented. Changes in nutrition and the ratio of prevailing taxonomic groups in different age groups are shown as the bream grows in the middle and lower reaches of the Severnaya Dvina River. Analysis of the results showed that the composition food’s lump included both representatives of the bottom fauna and planktonic organisms. Amphibiotic insect larvae, mollusks, and aquatic vegetation were the most numerous among the feeding objects. In addition, juvenile fish were present in the food lump of some age groups. Age variability in bream nutrition is reflected in the size-breadth of the food spectrum – in juveniles and older individuals, the components of nutrition are significantly less than in middle-aged fish.

Keywords: Northern Dvina, *Abramis brama*, fish nutrition, food spectrum, qualitative and quantitative composition of food, dominant food objects, spatial and age variability of food

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 92–105

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 575.17.5:577.2.081.23

ЯДЕРНО-ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ КОНФЛИКТ У ГИБРИДОВ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* И ЛЕЩА *Abramis brama* КАК СЛЕДСТВИЕ ДИВЕРГЕНЦИИ ВИДОВ ПО РАЗМЕРАМ ТЕЛА И ГЕНОМА

© 2023 г. В. В. Столбунова[a], *, Ю. В. Кодухова[a]

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

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

Поступила в редакцию 29.04.2022 г.
После доработки 02.06.2022 г.
Принята к публикации 06.06.2022 г.

Дивергенция видов по размеру тела часто связана с изменениями размера генома и скорости эволюции митохондриальной ДНК (мтДНК). В ходе гибридизации видов с разным размером тела эти различия могут вести к проблемам ядерно-цитоплазматической совместимости и активации эмбрионального генома, которые проявляются у гибридов аномалиями развития и снижением приспособленности. Лещ *Abramis brama* (L.) больше плотвы *Rutilus rutilus* (L.) по размерам тела и генома. В первом поколении гибридов по ITS1 региону рибосомной ДНК ранее установлено изменение донорного генома самца к уровню материнского вида, что, предположительно, может влиять на наследование морфологических признаков от отцовского вида и, в частности, размера тела. Измерены длина и высота тела, ряд диагностических морфологических признаков и проведено генотипирование (ITS1 рДНК и cyt *b* мтДНК) сеголетков и половозрелых особей леща, плотвы, гибридов F1 и сеголетков бэккроссов. Половозрелые гибриды обоих направлений скрещивания по длине тела были близки к *R. rutilus*, что свидетельствует о нарушении отцовского эффекта при наследовании длины тела более крупного вида – леща. Нарушение наследования длины тела *A. brama* у гибридов скрещивания *R. rutilus* × *A. brama* (♀R < ♂A) рассматривается как отклонение в развитии и, очевидно, может влиять на адаптацию гибридов, что обусловливает редкость данного варианта в природе. При этом аллоплазматические бэккроссы $_{A}$RR восстанавливают длину тела леща даже в присутствии ядерного генома плотвы, что свидетельствует о влиянии митохондриальных генов на наследование данного признака. Наблюдаемое отклонение в развитии гибридов RA с мтДНК плотвы мы связываем с недостаточным уровнем транскрипции рибосомных генов из-за сокращения числа и вариабельности копий донорной рДНК леща. Кроме того, высокий уровень полиморфизма мтДНК плотвы указывает на субоптимальное митохондриально-ядерное соответствие дыхательных комплексов в гибридах RA, что негативно влияет на ключевые физиологические процессы, включая рост и развитие большого размера тела. Предположительно, развитие большого размера тела, как сложного признака с высокой аэробной потребностью, блокируется у гибридов RA по энергетическим причинам. Показано, что различия семейств повторяющихся последовательностей рДНК и мтДНК по числу и вариабельности копий в геномах *R. rutilus* и *A. brama* могут вести к регуляторной ядерно-цитоплазматической несовместимости геномов у гибридов F1.

Ключевые слова: Cyprinidae, отдаленная гибридизация, ядерно-цитоплазматический конфликт, размер тела и генома, семейства повторяющихся последовательностей

DOI: 10.31857/S0320965223010187, **EDN:** KTIRWA

ВВЕДЕНИЕ

Межвидовая гибридизация широко распространена в животном и растительном мире и представляет собой механизм горизонтального переноса адаптивных генов и генных комплексов от одного вида к другому. В результате нередко наблюдаются эффекты интрогрессии митохондриальной ДНК (мтДНК) и генной коэволюции, проявляющейся в форме параллельной дивергенции взаимодействующих генов (Dowling, DeMarais, 1993; Burke, Arnold, 2001). Чаще всего генетические обмены не взаимны, т.е. устанавливается интрогрессивная гибридизация, когда гены только одного вида способны встраиваться в геном

Сокращения: L_S — длина тела, *% H* — высота тела; *l.l.* — число чешуй в боковой линии; *Vert* — общее число позвонков; *V*a, *V*c — число позвонков в грудном и хвостовом отделах, соответственно; *Ab* — число лучей в анальном плавнике; п.н. — пара нуклеотидов.

другого (Mayr, 1963), не нарушая при этом целостность вида (Патрушев, 2004). Обзор более 80 известных случаев гибридизации животных показал, что в 50 из них интрогрессия мтДНК была строго асимметрична или однонаправлена (Wirtz, 1999).

Исследования однонаправленной гибридизации рыб показывают, что интрогрессия мтДНК происходит гораздо легче, чем ядерных генов в том случае, когда между видами существуют презиготические барьеры для потока генов (Chan, Levin, 2005). Это могут быть различия по размеру тела и его окраске, влияющие на выбор партнера (Boughman, 2001; McKinnon et al., 2004) и вероятность спаривания. При расселении вида в зонах вторичного контакта иммигранты редки по сравнению с аборигенным видом (Wirtz, 1999) и, как правило, представлены самцами, что также определяет направление скрещивания (Формозов, 2007).

Филогенетические исследования пресноводных рыб семейств Centrarchidae и Cyprinidae, в частности, плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.), показывают, что дивергенция видов по размеру тела сопровождается неравной скоростью накопления замен в мтДНК (Bolnick et al., 2008; Hayden et al., 2011). Высокий уровень различий генов мтДНК служит основной причиной ядерно-цитоплазматической несовместимости геномов и постзиготической репродуктивной изоляции (Столбунова, 2017). При этом выявлена тенденция, что высокая скорость накопления мутаций в мтДНК обнаруживалась у более мелкого по размеру тела вида из пары, и этот вид был худшим материнским родителем (Bolnick et al., 2006; Scharder et al., 2013). Предполагается, что дивергенция видов по размеру тела может указывать направление фиксации несовместимости Добжанского-Меллера (Orr, Turelli, 2001). Однако неравная скорость накопления мутаций в мтДНК в таксонах с системой определения пола XY, к которым принадлежат лещ и плотва, ведет к снижению жизнеспособности гибридов только во втором поколении (Hill, Johnson, 2013), и не объясняет несовместимость чужеродных геномов у гибридов первого поколения (F1). Поэтому дивергенция видов по размеру тела, если она имеет генетическую основу, может представлять собой дополнительный механизм постзиготической репродуктивной изоляции. В настоящее время относительно мало внимания уделяется вопросу: каким образом морфологические различия видов могут быть связаны с генетическими факторами. В данном случае межвидовые и возвратные скрещивания видов со значительными различиями по размеру тела и скорости замен в мтДНК являются относительно простой системой, в которой может быть изучена взаимосвязь между молекулярной и морфологической эволюцией.

В европейских водоемах широко распространена асимметричная гибридизация *R. rutilus* и *A. brama* (Economidis, Wheeler, 1989), которая происходит в направлении (♀A > ♂R), т.е. самка более крупного по размеру тела леща × самец более мелкой плотвы (Hayden et al., 2010). У леща показана самая низкая скорость накопления мутаций в мтДНК среди рыб семейства карповых (Hayden et al., 2011), превышение размера генома по сравнению с плотвой в 1.3 раза при одинаковом количестве хромосом (Гинатулин, 1984; Gregory, 2013) и вариабельности ITS региона мультигенной рибосомной ДНК (рДНК) на 12.6% (Wyatt et al., 2006; Луданный, 2008). Известно, что увеличение избыточности генетического материала в процессе коэволюционных взаимоотношений симпатрических видов использует более примитивный вид (Голубовский, 2000), что минимизирует рекомбинацию в кодирующих участках и способствует разнообразию повторов (Pierce, Milton, 1980; Flavell, 1982). Обратная корреляция между количеством ДНК и уровнем гетерозиготности, которая наблюдается у плотвы и леща, свидетельствует о различии регуляторных систем родительских геномов и степени их специализации, что является важнейшим молекулярным барьером, ограничивающим гибридизацию (Wilson et al., 1974; Pierce, Mitton, 1980).

Ранее в потомстве бэккроссов (Fb) выявлены признаки низкой совместимости между мтДНК плотвы и ядерным геномом леща, что, по-видимому, связано с высоким уровнем дивергенции по генам цитохром с-оксидазы (Stolbunova et al., 2020), который достигает 11.4% по COXI, 6.2% по COXII и 24.9% по COXIII (Луданный, 2008). Согласно классической модели межгеномного конфликта (Bateson, 1909; Dobzhansky, 1937; Muller, 1942), несовместимость по генам цитохром с-оксидазы (COXI, COXIII), субъединицы которой кодируются как ядерными, так и митохондриальными генами, ведет к нарушению транспорта электронов, повышению активных форм кислорода, снижению выработки энергии путем окислительного фосфорилирования и потере жизнеспособности бэккроссов (Ellison, Burton, 2006).

В F1 влияние ядерно-цитоплазматических взаимодействий установлено на основании сходства реципрокных гибридов RA и AR с материнским видом и различий между собой по скорости морфогенеза, экспрессии ферментов и уровню полиморфизма ITS1 региона рДНК (Крыжановский, 1968; Лапушкина, 2002; Луданный, 2008), что указывает на изменение у гибридов донорной рДНК самца. В литературе данный эффект описан как доминирование рибосомных генов одного из родителей, при этом показано, что донор по отцовской линии в большей степени уязвим к генетическим изменениям (Gill, 1991; Gangloff et al., 1996; Fujiwara et al., 1997). Нарушение кодоми-

нантного наследования ядерного маркера ITS1 рДНК и фиксация видоспецифического фрагмента самки в раннем онтогенезе у гибридов плотвы и леща, по-видимому, является следствием этих изменений (Столбунова, Кодухова, 2021). Очевидно, различия реципрокных гибридов плотвы и леща обусловлены дивергенцией видов по количеству избыточной ДНК, которое положительно коррелирует с числом и вариабельностью копий рДНК, и связано с размером тела, скоростью развития, скоростью метаболизма и степенью специализации вида (Hinegardner, 1968; Pierce, Mitton, 1980; Olmo, 2003; Vinogradov, Anatskaya, 2006). В раннем развитии снижение жизнеспособности гибридов не установлено (Слынько Е.Е., Слынько Ю.В., 2010), однако в природных условиях частота встречаемости гибридного варианта RA составляет всего 3%, что свидетельствует об их низкой приспособленности (Hayden et al., 2010).

Цель работы – изучить последствия генетических изменений донорного генома самца у реципрокных гибридов RA и AR на основании анализа ряда морфологических признаков, включая длину и высоту тела, а также генотипирования по маркерам ядерного (ITS1 рДНК) и митохондриального (cyt *b* мтДНК) геномов сеголетков и половозрелых особей плотвы, леща, реципрокных гибридов F1 и сеголетков бэккроссов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Получение гибридов F1 и Fb. Для проведения межвидовых, внутривидовых и возвратных скрещиваний плотву и леща отлавливали на разных нерестилищах в Рыбинском водохранилище (Ярославская обл., Россия). Видовой статус устанавливали до скрещивания по морфологическим признакам (Атлас..., 2003) и подтверждали в ходе молекулярно-генетического анализа. Гибридных самок и самцов получали при межвидовых скрещиваниях плотвы и леща (AR – ♀*A. brama* × ♂*R. rutilus* и RA – ♀*R. rutilus* × ♂*A. brama*) и выращивали до половозрелости (V стадия зрелости гонад, возраст 4+) на базе прудового хозяйства Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. При оплодотворении использовали сухой метод (Рябов, 1981). Для проведения возвратных скрещиваний половые продукты каждой самки AR и RA разделяли на две части: одну часть смешивали со спермой самца плотвы, другую часть со спермой самца леща. После отбора половых продуктов производителей нумеровали и усыпляли, далее хранили в морозильных камерах при –20°C.

Оплодотворенную икру помещали в отдельные кристаллизаторы (диаметр 50 см, высота 15 см) с водой из пруда, по 2500–3000 икринок в каждом. Средняя температура воды во время инкубации эмбрионов была 17.5 ± 1.5°C и соответствовала температурным условиям природного водоема. Икру инкубировали в условиях постоянного водообмена (смена воды 3 раза в сутки), контроля концентрации кислорода, кислотности и температуры воды. Смертность эмбрионов и динамику вылупления определяли во время раннего развития с использованием счетных сеток на дне сосудов. После вылупления личинок высаживали в отдельные кристаллизаторы, где выдерживали до полного рассасывания желточного мешка. Со стадии перехода к смешанному типу питания личинок подкармливали планктоном из естественных водоемов. После завершения этой стадии личинок пересаживали в открытые выростные пруды с предварительной акклимацией к температурным условиям (по 600 экз. на 600 м^2 площади пруда). Потомство каждого скрещивания содержали в отдельном пруду до возраста 6 мес (с мая по октябрь). Из каждого пруда было получено и заморожено ≥200 сеголетков (0+). Для шести производителей (♀RA, ♀AR, ♂A, ♂A1, ♂R, ♂R1) и 190 бэккроссов (46–48 в каждом скрещивании) проведен молекулярно-генетический анализ.

Молекулярно-генетический анализ. ДНК выделяли из скелетных мышц производителей и сеголетков гибридов с использованием набора Diatom Prep 100 (“Изоген”, Москва). Предварительный анализ потомства проводили по трем микросателлитным локусам – *CypG53, CypG48, CypG24* (Baerwald, May, 2004), чтобы подтвердить родство и исключить занос генетического материала, поскольку гибридов содержали в открытых прудах. Для дальнейшей работы отбирали только особей с материнскими и отцовскими аллелями.

Ядерный (ITS1 рДНК) и митохондриальный (cyt *b* мтДНК) маркеры использовали для определения генотипа гибридов. Условия локус-специфической ПЦР для каждого типа маркера описаны в работе Wyatt et al. (2006). Амплификацию видоспецифических фрагментов ITS1 рДНК *A. brama* (длина 147–152 пар нуклеотидов (п.н.)) и *R. rutilus* (385–386 п.н.) проводили с двух прямых праймеров (для *A. brama* – Abi: 5'-CCATGCCTCGGTTGTGTCT-3', для *R. rutilus* – Rbi: 5'-AGGTCCCAGGAACAAAACAAC-3') и одного обратного праймера, универсального для обоих видов (ITR:5'-AGTGTCGATGATCAATGTGTCCTG-3'). Видоспецифические фрагменты гена cyt *b A. brama* (672 п.н.) и *R. rutilus* (450 п.н.) амплифицировали с двух прямых праймеров (для *A. brama* – Abb: 5'-TGTTTATTACCCAA ATCCTCACG-3', для *R. rutilus* – Rbb: 5'-AACATTGTGTGGTTCTATTCCTC-3') и одного обратного праймера (Ubb: 5'-CACGAGTGGGTTTGCTGG-3'). Реакционная смесь для ПЦР объемом 25 мкл содержала готовый 10× буфер (“Fermentas”, Литва); 2.0 мМ $MgCl_2$; 200 мкМ каждого дезоксирибонуклеотида; по 3.2 пмоль прямого и обратного праймеров; 0.9 ед. Taq-полимеразы (“Бионем”, Москва); 50 нг клеточной ДНК. Программа ПЦР для обеих марке-

ров включала денатурацию ДНК при 94°С в течение 5 мин. Далее следовали 30 циклов синтеза фрагмента для ITS1 рДНК и 35 циклов – для cyt *b* мтДНК, состоящие из денатурации при 94°С – 45 с, отжига праймеров при 64°С (cyt *b*) и при 67°С (ITS1 рДНК) – 80 с, элонгации при 72°С – 60 с. Завершала программу конечная элонгация при 72°С – 5 мин. ПЦР продукты cyt *b* и ITS1 фракционировали гель-электрофорезом в 1.5%-ном агарозном геле, содержащем бромид этидия, и визуализировали в УФ-излучении с ДНК-маркером 100 п.н. ("Fermentas", Литва).

При генотипировании потомства учитывали, что первый внутренний транскрибируемый спейсер ITS1 рДНК у плотвы и леща расположен в области ядрышкового организатора на концах одной хромосомной пары (Bianco et al., 2004). В связи с разобщением гаплоидных геномов у межродовых гибридов (Беннетт, 1986), видоспецифический фрагмент ITS1 рДНК является маркером гаплоидного генома родительского вида и имеет кодоминантный тип наследования. Гибриды F1 имеют оба родительских фрагмента ITS1 рДНК. В потомстве возвратного скрещивания формируются два генотипических класса: с одним ITS1 рДНК, что свидетельствует о восстановлении ядерного генома плотвы (RR) или леща (AA), и с двумя ITS1 рДНК, т.е. гибридным ядерным геномом (RA, AR). От каждой самки получено по два потомства. Одно в скрещивании, где мтДНК самки и самца совпадали по видовому статусу – AR × A1, RA × R (конгруэнтное скрещивание, самка на первом месте), другое – в условиях межгеномного конфликта, когда родительские особи имели мтДНК разных видов – AR × R1, RA × A (инконгруэнтное скрещивание). В потомстве инконгруэнтных скрещиваний регистрируется класс аллоплазматических бэккроссов ($_{A}$RR и $_{R}$AA), которые сочетают мтДНК одного вида и ядерный геном другого родительского вида.

Морфологический анализ. Проведены измерения размеров тела и подсчет основных диагностических признаков у экспериментальных сеголетков *A. brama* (A × A, численность выборки, $n = 40$), *R. rutilus* (R × R, $n = 40$), реципрокных гибридов F1 (самка × × самец: A × R, $n = 50$ и R × A, $n = 29$) и 190 бэккроссов (46–48 в каждом из четырех скрещиваний), а также у половозрелых экспериментальных гибридов F1 в возрасте четырех–восьми лет (A × R, $n = 23$ и R × A, $n = 16$) и природных производителей леща ($n = 29$, 8–15+) и плотвы ($n = 32$, 4–10+). Изучены следующие диагностические признаки: стандартная длина тела (L_S), наибольшая высота тела в процентах от стандартной длины тела (H, L_S), общее число позвонков (*Vert*), число позвонков в грудном (*V*a) и хвостовом (*V*c) отделах, число лучей в анальном (*Ab*) плавнике, число чешуй в боковой линии (*l.l.*) (Правдин, 1966). Проведен анализ соотношения количества позвонков между грудным и хвостовым отделами: согласно работе (Кодухова, 2010), соотношение *V*a ≥ *V*c определяется как "плотвиный" тип; *V*a < *V*c – как "лещовый" тип. Гибридный индекс рассчитывали, как среднее для всех признаков гибридов и родительских видов, используя формулу (Hubbs, Kuronuma, 1942):

$$HI = 100/(H_i - M_{i1})/(M_{i2} - M_{i1}),$$

где H – среднее значение признака *i* у гибридов, M_{i1} – среднее значение признака *i* для женского родителя, M_{i2} – среднее значение признака *i* для мужского родителя. Интерпретация значений HI: от 45 до 55 – промежуточное значение признака между двумя видами; <45 – значение признака близко к женскому родителю; >55 – к мужскому родителю. Зависимость длины тела реципрокных гибридов F1 и Fb на стадии сеголетка и взрослых особей от видовой принадлежности самца и самки протестировано с помощью one-way ANOVA. Попарные сравнения оценивали с помощью *post hoc* Тьюки HSD тестов. Статистическую обработку проводили с использованием программного пакета STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты генотипирования родительских особей плотвы, леща, гибридов F1 и их морфологические характеристики. У природных производителей (самцов и самок) леща ($n = 29$) и плотвы ($n = 32$), включая самцов (♂A, ♂A1, ♂R, ♂R1) для получения бэккроссов (табл. 1), установлено по одному видоспецифическому фрагменту каждого из двух маркеров – ITS1 рДНК и cyt *b* мтДНК (рис. 1, дорожка 2). Морфологические характеристики самцов плотвы и леща находились в диапазоне видовых значений. У половозрелых экспериментальных гибридов A × R ($n = 23$) и R × A ($n = 16$), включая гибридных самок ♀AR и ♀RA, показано оба родительских фрагмента ITS1 рДНК (рис. 1, дорожка 1), и один фрагмент cyt *b* материнского вида. Гибридные самки ♀AR и ♀RA имели промежуточные значения диагностических признаков, характерные для реципрокных гибридов (A × R и R × A) (табл. 1) и осевой скелет лещового типа (*V*a < *V*c).

Анализ длины тела и ряда диагностических признаков у плотвы, леща, гибридов F1 и бэккроссов. Межвидовые различия *R. rutilus* и *A. brama* по длине (L_S) и высоте тела (H), общему числу позвонков (*Vert*) и другим диагностическим признакам были статистически значимы на стадии сеголетка и производителей (Tukey HSD, $p < 0.05$) (табл. 1, рис. 2).

В скрещивании ♀R × ♂A, где самка меньше самца по размеру тела (♀ < ♂), на стадии сеголетка гибриды по средним значениям и диапазону вариации длины и высоты тела были сходны с мате-

Таблица 1. Длина тела и диагностические признаки в экспериментальных выборках *R. rutilus*, *A. brama*, гибридов F1, бэккроссов и у родительских особей (♀F1, ♂R, ♂A)

Особи/выборка	L_S	*H*	*l.l.*	*Ab*	*V*a	*V*c	*Vert*
Родительские особи							
♀AR	255.5	39.6	48	17	15	16	41
♀RA	206.3	36.7	48	15	15	16	42
♂R	190.9	27.2	42	10	16	14	40
♂R1	181	29.9	43	11	16	14	40
♂A	362	39.1	58	25	14	18	44
♂A1	419.3	40.4	54	27	15	18	44
Гибриды R × A и A × R, *A. brama* (A × A), *R. rutilus* (R × R)							
R × R	54.1 ± 0.51 49–60	24.8 ± 0.18 23–27	42.9 ± 0.11 39–44	10.3 ± 0.08 9–11	16.5 ± 0.11 15–18	14.6 ± 0.12 14–16	41.3 ± 0.13 39–42
R × A	56.8 ± 0.54 49–63/**11**	26.0 ± 0.22 23–30/**15**	49.1 ± 0.36 47–53/**48**	16.2 ± 0.18 15–18/**38**	15.6 ± 0.11 14–16/–	16.8 ± 0.08 16–17/–	42.7 ± 0.10 41–43/**63**
A × R	69.8 ± 0.56 61–78/**51**	27.9 ± 0.17 27–34/**61**	46.5 ± 0.23 44–52/**71**	14.8 ± 0.12 13–17/**71**	14.7 ± 0.07 14–16/–	16.3 ± 0.09 15–18/–	41.3 ± 0.11 40–43/**98**
A × A	79.4 ± 0.59 70–84	33.0 ± 0.19 31–35	55.6 ± 0.21 50–56	25.8 ± 0.14 21–28	14.4 ± 0.07 14–15	18.8 ± 0.09 18–20	43.5 ± 0.08 43–45
Гибриды Fb							
RA × R	52.1 ± 0.56 45–60	26.9 ± 0.19 23–30	44.9 ± 0.23 42–49	11.8 ± 0.14 9–14	15.3 ± 0.10 14–17	14.7 ± 0.09 13–16	40.7 ± 0.12 39–42
AR × R1	76.2 ± 0.59 64–87	27.8 ± 0.26 24–34	44.3 ± 0.25 42–48	12.6 ± 0.11 11–14	15.6 ± 0.13 13–18	14.4 ± 0.10 13–16	40.6 ± 0.15 37–42
RA × A	52.6 ± 0.66 44–64	27.3 ± 0.25 24–34	47.5 ± 0.29 45–51	18.0 ± 0.16 15–21	15.1 ± 0.09 14–17	17.1 ± 0.08 16–18	43.1 ± 0.10 42–45
AR × A1	77.5 ± 0.51 69–86	30.2 ± 0.23 27–34	51.4 ± 0.33 47–58	19.1 ± 0.22 16–22	14.8 ± 0.11 13–16	16.6 ± 0.11 15–18	42.6 ± 0.16 41–45

Примечание. L_S — длина тела, % *H* — высота тела; *l.l.* — число чешуй в боковой линии; *Vert* — общее число позвонков; *V*a, *V*c — число позвонков в грудном и хвостовом отделах соответственно; *Ab* — число лучей в анальном плавнике; $M \pm m$ – среднее значение признака ± стандартная ошибка среднего (даны над чертой), min–max/**HI** — диапазон вариации (для удобства использованы округленные значения этого показателя) и гибридный индекс, % (даны под чертой).

ринским, меньшим видом из пары – *R. rutilus* (Tukey HSD, $p > 0.05$) (рис. 2а, 2б). Значения гибридного индекса по L_S, *H* и числу лучей в анальном плавнике подтверждают сходство гибридов RA с материнским видом. По общему числу позвонков и типу осевого скелета (*V*a < *V*c) гибриды RA сходны с лещом.

В скрещивании A × R (♀ > ♂) на стадии сеголетка по L_S гибриды отличались от выборок R × A, R × R и A × A (Tukey HSD, $p < 0.05$) и имели промежу-

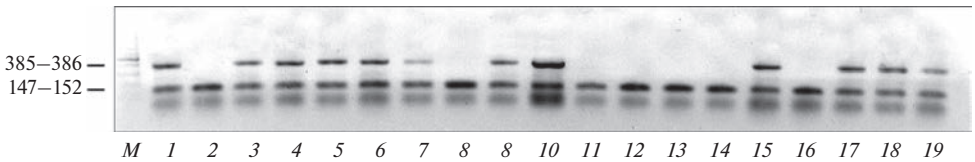

Рис. 1. Электрофоретические паттерны ITS1 рДНК в потомстве бэккроссов RA × A1. Дорожки: *1* – гибридная самка ♀ RA, *2* – самец леща ♂A1, *3–7, 9, 10, 15, 17–19* – бэккроссы класса RA с мтДНК плотвы и гибридным ITS1 рДНК, *8, 11–14, 16* – бэккроссы класса $_R$AA с мтДНК плотвы и ITS1 рДНК леща; *M* – ДНК маркер 100 п.н. Слева указаны длины фрагментов ITS1 леща (147–152 п.н.) и плотвы (385–386 п.н.).

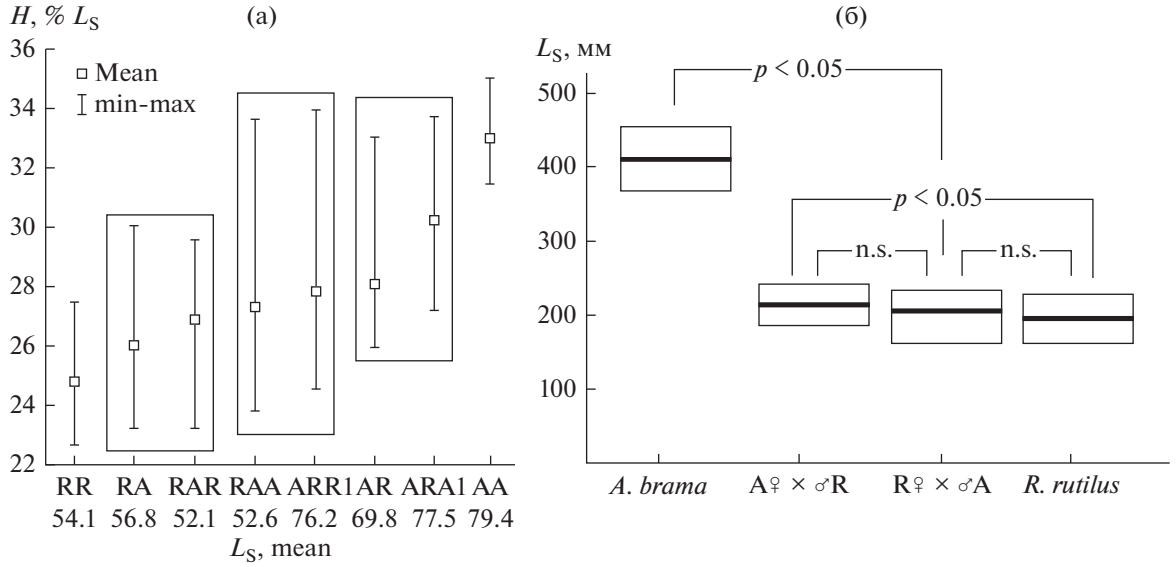

Рис. 2. Сравнение длины (*L*s) и высоты тела (*H*) *R. rutilus*, *A. brama,* гибридов AR, RA и бэккроссов: а – показаны три диапазона вариации высоты тела у сеголетков плотвы, леща, гибридов F1 и Fb с данными длины тела; б – длина тела у половозрелых особей *A. brama* значительно отличается от *R. rutilus*, и их реципрокных гибридов (Tukey HSD, $p < 0.05$, n.s. – нет различий).

точные значения между родительскими видами (HI = 51), что может быть связано с большей скоростью роста, наследуемой от леща. По высоте тела и другим диагностическим признакам показано значительное отклонение гибридов AR к отцовскому виду (табл. 1). Это свидетельствует о наличии общей тенденции в проявлении комплекса признаков, когда все диагностические признаки демонстрируют сходство с одним родительским видом, что указывает на устойчивую траекторию развития. У гибридов RA отсутствует общая тенденция в проявлении диагностических признаков: имеются как промежуточные значения HI (по *l.l.*), так и сходные с самкой (по L_S, *H*, *Ab*) и самцом (по *Vert*), т.е. наблюдается неустойчивая траектория развития гибридов. Сходство между реципрокными гибридами выявлено в проявлении отцовского эффекта в отношении числа позвонков и типа осевого скелета.

По средним значениям и диапазону вариации длины тела, а также значениям гибридного индекса в выборках производителей показано, что гибриды A × R (223.74 ± 4.67; 181–260 мм, HI = 85) и R × A (208.82 ± 7.76; 165–263 мм, HI = 8) имеют большее сходство с меньшим видом из пары – *R. rutilus* (192 ± 4.28; 152–250 мм), чем с *A. brama* (403.42 ± 5.77; 354–463 мм). Следует отметить, что при отсутствии статистических различий между реципрокными гибридами, различия наблюдаются между выборками гибридов A × R и плотвы (Tukey HSD, $p < 0.05$) (рис. 2б). Эти данные свидетельствуют, что даже самые крупные гибридные особи с длиной тела 255–263 мм (10% выборки) находятся в диапазоне изменчивости *R. rutilus* и не достигают ни промежуточных значений с выборкой леща (298 мм), ни минимальных значений длины тела, выявленных у леща (354 мм).

Учитывая отсутствие различий по размерам тела между гибридами RA и AR (Tukey HSD, $p < 0.05$), в поглотительном скрещивании AR × R1 размеры тела самца и самки будут одинаковы (♀ = ♂), а в скрещивании RA × A самка меньше самца по размеру тела, как и при межвидовом скрещивании R × A (рис. 3). На рис. 1 в потомстве возвратного скрещивания RA × A1 показаны два класса бэккроссов с одним и двумя фрагментами ITS1 рДНК. Один фрагмент ITS1 рДНК леща идентифицирует класс аллоплазматических бэккроссов ${}_{R}$AA с ядерным геномом *A. brama* и мтДНК *R. rutilus*; два фрагмента ITS1 рДНК указывают на бэккроссов RA с гибридным ядерным геномом. Между особями двух генотипов ITS1 рДНК в потомстве по морфологическим признакам различий не установлено.

Длина тела – единственный признак, по которому два потомства одной гибридной самки (полусибсы) сходны друг с другом и материнским видом по средним значениям и диапазону вариации признака (Tukey HSD, $p > 0.05$), хотя между выборками бэккроссов AR × R1 и леща (A × A) сходство недостоверное (Tukey HSD, $p < 0.05$). Соответственно, аллоплазматические бэккроссы ${}_{R}$AA (RA × A) и ${}_{A}$RR (AR × R1), с восстановлен-

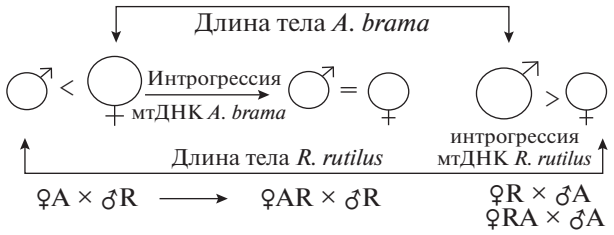

Рис. 3. Различие размеров тела самки и самца в межвидовых реципрокных скрещиваниях ♀A × ♂R и ♀R × ♂A, а также сравнение скрещиваний с интрогрессией мтДНК *R. rutilus* ♀RA × ♂A и *A. brama* ♀AR × ♂R, как результат нарушения отцовского эффекта в отношении размеров тела (L_S, *H*) у гибридов R × A.

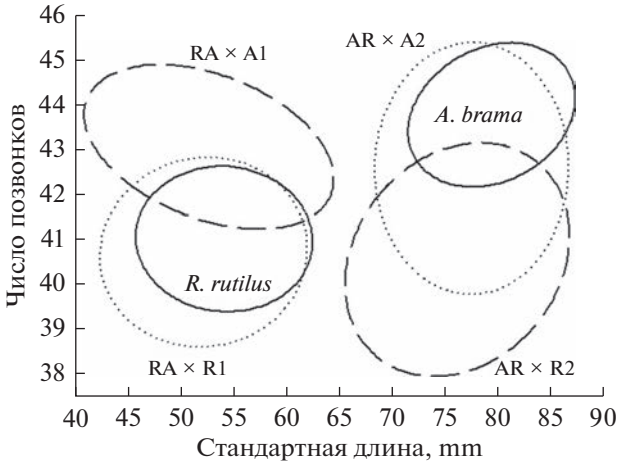

Рис. 4. Отношения между стандартной длиной (L_S) и числом позвонков (*Vert*) у *R. rutilus*, *A. brama* и бэккроссов (показаны эллипсами с доверительной вероятностью 95%): положительная корреляция L_S и *Vert* у родительских видов (сплошные линии) и у гибридов конгруэнтных скрещиваний (RA × R1, AR × A2) (пунктирные линии). У гибридов инконгруэнтных скрещиваний (RA × A1, AR × R2) (штриховые линии) показана отрицательная связь L_S и *Vert* с образованием двух новых сочетаний признаков. AR, RA-реципрокные гибридные самки F1, R – самец *R. rutilus*, A – самец *A. brama*.

ным ядерным геномом одного вида имеют длину тела другого родительского вида (табл. 1, рис. 1, рис. 2). По-видимому, наследование длины тела в возвратных скрещиваниях с участием гибридных самок происходит под влиянием митохондриальных генов. Диапазоны вариации высоты тела в потомствах обратных конгруэнтных скрещиваний AR × A1 (27–34% длины тела) и RA × R (23–30%) совпадают с реципрокными гибридами AR и RA соответственно (рис. 2а). В потомствах инконгруэнтных скрещиваний RA × A и AR × R1 по высоте тела формируется третий интервал 24–34%, включающий все вариации данного признака у родительских видов. При этом по средним значениям оба потомства близки к выборке *R. rutilus*.

Число позвонков (*Vert*) у плотвы и леща имеет положительную корреляцию с длиной тела и наследуется в потомстве Fb патроклинно, от самца (табл. 1, рис. 4). Отсутствие различий по числу позвонков и типу осевого скелета между выборкой *A. brama* и бэккроссами RA × A (с мтДНК плотвы), а также между выборкой *R. rutilus* и бэккроссами AR × R1 (с мтДНК леща) (Tukey HSD, $p > 0.05$) свидетельствует о сохранении контроля ядерными генами в отношении данных признаков, в отличие от длины тела. В связи с различиями характера наследования L_S и *Vert*, в потомствах инконгруэнтных скрещиваний RA × A и AR × R1 происходит формирование двух новых комбинаций данных признаков, которые отличаются от обоих родительских видов и друг от друга (рис. 4). При этом бэккроссы потомства RA × A наследуют меньший размер тела *R. rutilus*, большее число позвонков и осевой скелет *A. brama* (табл. 1), что может указывать на проблемы при движении. Бэккроссы AR × R1 наследуют меньшее число позвонков плотвы и восстанавливают большую длину тела *A. brama*, чего не наблюдается в первом поколении гибридов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наследование размеров тела у гибридов плотвы и леща в реципрокных направлениях скрещивания. Размер тела считается количественной характеристикой, находящейся под эволюционным контролем, поскольку связана со многими физиологическими параметрами – скоростью метаболизма, температурной регуляцией, передвижением, скоростью роста, плодовитостью, временем созревания гонад и т.д. (Purdom, 1979; Озернюк, 1985; McLain, 1993; Blanckenhorn, 2000). Как известно из селекционной практики, по всем хозяйственно-полезным признакам у гибридов должен существовать “отцовский эффект” – некоторое доминирование признака отцовской породы (Максимовский, 1988; Геодакян, 2012). Согласно эволюционной теории пола, по длине тела (L_S) и общему числу позвонков (*Vert*) вклад отца должен быть больше. При гибридизации плотвы и язя (*Leuciscus idus* L.) показано, что в отношении достижения половой зрелости и длины тела гибриды подобны родительским видам по мужской линии (Kopiejewska et al., 2003). Соответственно, доминирование одной родительской формы над другой у реципрокных гибридов F1 (отсутствие реципрокного эффекта), когда один из них не наследует признак (длину тела) самца (нарушение

отцовского эффекта), может рассматриваться как отклонение от нормальной траектории развития из-за нарушения интегрированности генома (Кирпичников, 1987), что сопровождается снижением взаимосвязей между признаками и может влиять на адаптацию гибридов.

Полученные данные позволяют сделать вывод, что длина тела более крупного вида из пары (*Abramis brama*) не наследуется в F1, что указывает на отклонение в развитии гибридов RA. По числу позвонков гибриды RA менее сходны с самцом леща (HI = 63), чем гибриды AR с самцом плотвы (HI = 98) (табл. 1). Аналогичный результат получен в эксперименте с этими видами рыб в работе (Matondo et al., 2008) и при сравнении массы тела у гибридов плотоядных мышей рода *Onychomys* (Shipley et al., 2016). Во всех случаях реципрокные гибриды по размерам и массе тела находились в диапазоне изменчивости меньшего родительского вида. Значительное отклонение к *Rutilus rutilus* по длине тела (Konopinski, 2018) и скорости роста (Кодухова, 2008) показано у естественных гибридов. Учитывая, что 97% природных гибридов имеет мтДНК леща (Hayden et al., 2010), их сходство по длине тела с плотвой согласуется с результатами данного исследования. Таким образом, нарушение наследования длины тела регистрируется у гибридов RA с низкой приспособленностью в природе (3%) и показано в скрещивании с участием самки более мелкого вида из пары с высоким уровнем замен в мтДНК, что совпадает с направлением межгеномного конфликта в потомстве бэккроссов плотвы и леща (Столбунова, 2017) и у пресноводных рыб Centrarchidae (Bolnick et al., 2006).

При естественной гибридизации у рептилий и рыб, включая плотву и леща (Bolnick et al., 2006; Hayden et al., 2010; López et al., 2018), самка крупнее по размеру тела, чем самец (♀A > ♂R) и имеет низкую скорость накопления замен в мтДНК. Интересно, что по данным эксперимента гибрид AR наследует длину тела самца *R. rutilus* и в поглотительном скрещивании оба родителя имеют длину тела меньшего вида из пары ♀AR × ♂R (рис. 3, ♀ = ♂), а потомство данного скрещивания – бэккроссы $_{A}$RR с ядерным геномом плотвы наследуют большую длину тела *A. brama*, чего не наблюдается в F1. Длина тела материнского вида у бэккроссов $_{A}$RR и $_{R}$AA с восстановленным ядерным геномом самца свидетельствует о влиянии митохондриальных генов на наследование данного признака (рис. 4).

Механизм нарушения ядерно-цитоплазматической совместимости геномов плотвы и леща в первом поколении гибридов. Выявленные различия между реципрокными гибридами указывают на влияние ядерно-цитоплазматических взаимодействий, нарушение которых наблюдается у гибридов с мтДНК плотвы уже в F1. Высокий уровень дивергенции *R. rutilus* и *A. brama* по генам дыхательной цепи митохондрий считался основной причиной конфликта между мтДНК плотвы и ядерным геномом *A. brama* (более подробное описание дано в (Stolbunova et al., 2020). В F1 данный механизм не может быть использован для объяснения межгеномного конфликта, поскольку один из гаплоидных геномов совместим с мтДНК. Поэтому здесь в качестве эндогенного фактора низкой совместимости геномов в F1 мы рассматриваем проблемы при активации эмбрионального генома, связанные с различиями *R. rutilus* и *A. brama* по размеру генома, положительно коррелирующего с числом и вариабельностью копий рДНК (Гинатулин, 1984; Prokopowich et al., 2003; Луданный, 2008) и размером тела. Связь между вариабельностью региона ITS рДНК и массой тела показана также у мышей рода *Onychomys* (Allard, Honeycutt, 1991). Одно из объяснений этой связи – большее число РНК-кодирующих генов способствует синтезу большего числа рибосом и может вести к увеличению трансляционной активности в клетке (Честков, 2018).

Известно, что с увеличением количества ДНК в ядре возрастает продолжительность митотического цикла (Беннетт, 1986). Так, увеличение размера генома леща в 1.3 раза по сравнению с плотвой замедляет развитие в раннем эмбриогенезе на пять часов (Лапушкина, 2002). Сходство реципрокных гибридов RA, AR с материнским видом по скорости развития и уровню вариабельности ITS региона рДНК предполагает изменение донорной рДНК самца (Столбунова, Кодухова, 2021), что отмечено и в других работах (Gangloff et al., 1996; Fujiwara et al., 1997). Путем вставок или делеции повторов в гибридном зародыше происходит подгонка длительности митотических циклов (Рис и др., 1986), при этом донор по отцовской линии более уязвим к генетическим изменениям (Gill, 1991), что может указывать на влияние ядерно-цитоплазматических взаимодействий (Skalická et al., 2003). Данный эффект установлен в раннем эмбриогенезе гибридов и описан как доминирование рибосомных генов одного из родителей в результате конкуренции между неравным числом регуляторных элементов (Reeder, 1985).

В гибридах RA, у которых донорный гаплоидный геном самца *A. brama* больше по количеству ДНК, по-видимому, происходит сокращение числа повторов рДНК к уровню материнского вида за счет механизма генной конверсии, что снижает копийность донорной рДНК. Любая мутация в геноме реализуется на фоне определенного

уровня синтеза белка, поэтому недостаточная копийность и, как следствие, уровень транскрипции рибосомных генов критичны для нормального роста и развития (Larson, 1991). Транскрипция рДНК строго регулируется со стороны митохондрий, которые обеспечивают изменение энергетических потребностей в разные периоды роста (Coelho et al., 2002). Участие мтДНК в биогенезе рибосом (транскрипции рРНК) и ретроградной регуляции экспрессии ядерных генов (Fujii, Toriyama, 2008) подтверждает важную роль ядерно-цитоплазматических взаимодействий в F1, а метаболический фенотип в гибридах может лежать в основе низкой совместимости чужеродных геномов, приводящей к репродуктивной изоляции (Shipley et al., 2016), когда возникает несоответствие между спросом донорного генома самца и предложением митохондриального генома самки (Schrader et al., 2013).

Изменчивость митохондриального генома проявляется не только накоплением нуклеотидных замен (скорость которых отличается у разных видов и в 10 раз выше, чем ядерных генов), но и изменением числа копий мтДНК на клетку, которое сильно варьирует в зависимости от типа клеток, тканей и метаболического состояния (Rocher et al., 2008). Окислительное фосфорилирование находится под жестким контролем количества митохондрий, благодаря которым стало возможным увеличение размера генома у эукариот (Lane, Martin, 2010). О важной роли рДНК как повторяющегося элемента, а не как кодирующего гена указано в работе (Prokopowich et al., 2003). Недавно показано, что в геноме человека число копий рДНК отрицательно коррелирует с числом копий мтДНК, а изменение этого соотношения ведет к скоординированным изменениям генной экспрессии (Gibbons et al., 2014). В частности, увеличение числа копий рДНК и мтДНК было ассоциировано с шизофренией (Честков, 2018).

Показано, что число копий мтДНК имеет линейную зависимость со скоростью метаболизма (Rocher et al., 2008), а скорость метаболизма отрицательно связана с размером генома (Vinogradov, Anatskaya, 2006) и размером тела (Озернюк, 1985). При этом сформулирована концепция о независимом влиянии размера тела и генома на уровень метаболического обмена животных. Скорость метаболизма и утечка свободных радикалов влияют на соответствие митохондриально-ядерных дыхательных комплексов, субоптимальное соответствие будет иметь негативное влияние на ключевые физиологические процессы, включая рост, развитие и фертильность (Lane, 2011).

В большем по размеру геноме *A. brama* показано большее число и вариабельность копий рДНК на 12.6%, а уровень накопления замен в мтДНК и скорость метаболизма ниже, чем у *R. rutilus*. В соответствии с исследованиями (Koonin, Wolf, 2006; Rocher et al., 2008; Lane, 2011) это значит, что у леща меньше митохондрий на клетку, ниже утечка свободных радикалов и выше экспрессия генов энергетического обмена, чем у плотвы. Вероятно, в ходе эволюции *A. brama* отбор был направлен на снижение скорости замен в мтДНК и точное митохондриально-ядерное соответствие дыхательных компонентов, что позволило виду иметь большой размер тела, который у рыб, как и яркая окраска перьев у самцов птиц, может служить сигналом о высокой эффективности дыхательных комплексов (Hill, Johnson, 2013). Соответственно, у *A. brama* (число митохондрий меньше числа копий рДНК) и *R. rutilus* (число митохондрий больше числа копий рДНК) наблюдаются прямо противоположные системы с обратным отношением между числом и вариабельностью копий мтДНК и рДНК. Это указывает на неравную скорость эволюции мтДНК и рДНК плотвы и леща не только, как структурных генов, но и как повторяющихся элементов. В реципрокных гибридах формируются новые функциональные отношения между повторами мтДНК и донорной рДНК, так как уровень метаболизма и мтДНК гибриды наследуют по материнской линии (Shipley et al., 2016). Как и при патологии человека, у гибридов RA происходит объединение высококопийных и высоковариабельных донорной рДНК леща и мтДНК плотвы. Высокая скорость мутаций мтДНК плотвы свидетельствует о низкой экспрессии генов энергетического обмена, низком соответствии митохондриально-ядерных дыхательных компонентов и высокой утечке свободных радикалов, а митохондриальный биогенез в ответ на сокращение числа и вариабельности копий донорной рДНК у гибридов RA, вероятно, не способен оптимизировать клеточное дыхание под потребности донорного генома самца леща. Если затраты энергии на развитие признака не могут быть предоставлены, признак блокируется по энергетическим причинам (Lane, Martin, 2010).

Исследования на *Drosophila* показали, что экспрессия генов мтДНК реагирует на сконструированные делеции повторов рДНК (Gibbons et al., 2014), а изменение метаболизма может влиять на изменение признаков (Marckmann, 1954). Наличие подобных функциональных отношений между мтДНК и рДНК связывает синтез белка и выработку энергии, и позволяет предполагать о коэволюции этих сложных мультигенных комплексов (Coelho et al., 2002; Rand et al., 2004; Gibbons et al., 2014). Однако, если для функции дыхания и выработки энергии важна совместимость мтДНК и яДНК по

генам дыхательной цепи, то для биогенеза рибосом важным условием является поддержание определенного соотношения между числом копий мтДНК и ядерной рДНК, что в зависимости от разных потребностей позволяет клеткам динамично корректировать выработку энергии для экспрессии сотен генов. Поэтому различия видов по размеру генома и в семействах повторяющихся последовательностей, которые коррелируют с фенотипической изменчивостью и социальным поведением животных (Richard et al., 2008), могут рассматриваться в качестве причины нарушения регуляторной совместимости чужеродных геномов и приводить к снижению приспособленности гибридов (Flavell, 1982). Негативные эффекты таких различий обнаружены нами при сокращении избыточной ДНК самца у гибридов RA, что может указывать на важную роль повторов в структуре генома и адаптивной эволюции. Соответственно, репродуктивная изоляция при гибридизации *R. rutilus* и *A. brama* обеспечивается не только за счет высокого уровня дивергенции структурных генов по модели межгеномного конфликта Добжанского-Меллера, проявляющаяся лишь во втором поколении гибридов (Столбунова, 2017), но и за счет неравной скорости эволюции повторяющейся ДНК, что имеет более быстрые последствия, поскольку нарушения происходят уже в первом поколении гибридов.

Ответом на вопрос, почему высокая скорость накопления мутаций в мтДНК обнаруживалась у более мелкого по размеру тела вида из пары, может быть более высокая степень его специализации. Одна из характерных черт эволюции во многих группах животных, включая телеостов, – тенденция, что более развитые виды теряют части (например, кости) и демонстрируют специализацию оставшихся частей (Rensch, 1959, глава VI). Это часто сопровождается изменениями формы тела (Hinegardner, 1968). Такие виды имеют меньше ДНК и высокую изменчивость структурных генов (Pierce, Mitton, 1980). По мнению В.А. Бердникова (1991), это снижает их эволюционный потенциал, поскольку видообразовательные события связаны не с изменением в структурных генах, а с изменением их онтогенетической регуляции через эффект положения, гетерохронии и новые генные конструкции.

Выводы. В потомстве скрещивания *R. rutilus* × × *A. brama* (♀R <♂A), где самец леща имеет низкую скорость накопления замен в мтДНК и бóльшие размеры тела, чем самка, выявлено нарушение отцовского эффекта при наследовании длины тела, что свидетельствует об отклонении в развитии и объясняет редкость этого варианта в природе. Нарушение наследования длины тела у гибридов RA совпадает с направлением межгеномного конфликта в потомстве бэккроссов плотвы и леща (Столбунова, 2017) и у пресноводных рыб Centrarchidae (Bolnick et al., 2006). Предложенный механизм репродуктивной изоляции в F1 связан с различиями *R. rutilus* и *A. brama* по скорости эволюции некодирующей избыточной ДНК и размеру генома (Гинатулин, 1984), который положительно связан с размером тела. У крупного по размеру тела и генома леща высокое число и вариабельность копий рДНК, которое положительно коррелирует с размером генома (Prokopowich et al., 2003), сочетается с низкой скоростью накопления замен в мтДНК и низким числом митохондрий на клетку. У плотвы наоборот. Соотношение между числом повтором рДНК и митохондрий на клетку важно для транскрипции рибосомных генов и обеспечения энергией в разные периоды роста. В реципрокных гибридах формируются новые соотношения между повторами рДНК и мтДНК, так как мтДНК они наследуют от самки, а донорный ядерный геном от самца. При этом для прохождения митоза в гибридном геноме происходит выравнивание повторов донорной рДНК к уровню материнского вида (Луданный, 2008). Предположительно, сокращение повторов у гибридов RA ведет к недостаточной копийности и уровню транскрипции рибосомных генов, что оказывает негативное влияние на их развитие. Кроме того, высокая скорость замен в мтДНК и большое число митохондрий на клетку у *R. rutilus* указывают на субоптимальное митохондриально-ядерное соответствие дыхательных комплексов у гибридов RA, что подавляет развитие признака с высокой аэробной приспособленностью, такого как большой размер тела. Неспособность материнского генома оптимизировать клеточное дыхание (за счет изменения количества митохондрий на клетку) под потребности донорного генома блокирует развитие сложного признака (большого размера тела) у гибридов RA и по энергетическим причинам. Таким образом, дивергенция *R. rutilus* и *A. brama* по количеству избыточной ДНК (числу копий рДНК), скорости эволюции мтДНК (включая число копий) и размеру тела ведет к различиям видов по количеству регуляторных элементов и механизмам регулирования геномов, что нарушает совместимость геномов при интрогрессии мтДНК плотвы уже в F1.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую признательность Ю.В. Слынько за руководство при изучении гибридов, С.К. Семеновой, Р.И. Луданному, Г.Н. Хрисанфовой за обучение и

сотрудничество, Н.В. Овчинниковой, Е.Н. Пакуновой, Е.И. Лавровой за помощь в проведении работ на прудовом хозяйстве “Сунога” Института биологии внутренних вод РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” в рамках Госзадания № АААА-А19-119102890013-3.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с экспериментальными животными, методы обезболивания, эвтаназии и ухода до и после экспериментальных вмешательств соответствовали международным нормам по биоэтике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2003. Москва: Наука.

Беннетт М.Д. 1986. Нуклеотипическая основа пространственной упорядоченности хромосом эукариот и ее значение для эволюции генома и фенотипической изменчивости // Эволюция генома. Москва: Мир. С. 234.

Бердников В.А. 1991. Эволюция и прогресс. Новосибирск: Наука.

Геодакян В.А. 2012. Два пола. Зачем и почему? Эволюционная теория пола. Москва: эл. издание. ISBN: 978-0-9856620-0-4

Гинатулин А.А. 1984. Структура, организация и эволюция генома позвоночных. Москва: Наука.

Голубовский М.Д. 2000. Век генетики: эволюция идей и понятий. Санкт-Петербург: Борей Арт.

Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Ленинград: Наука.

Кодухова Ю.В. 2008. Морфологические и экологические особенности гибридов первого поколения леща *Abramis brama* L. и плотвы *Rutilus rutilus* L. (Cyprinidae): Автореф. дис.... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН.

Кодухова Ю.В. 2010. Морфологическая характеристика потомства от гибридов первого поколения леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.) при бэккросссировании. Матер. IV шк.-конф. молодых ученых. Борок. С. 56.

Крыжановский С.Г. 1968. Закономерности развития гибридов рыб различных систематических категорий. Москва: Наука.

Лапушкина Е.Е. 2002. Эколого-генетический анализ раннего развития отдаленных гибридов F1 леща (*Abramis brama* L.), плотвы (*Rutilus rutilus* L.) и синца (*Abramis ballerus* L.): Дис. ... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН.

Луданный Р.И. 2008. Генетическая идентификация и дифференциация представителей семейства Карповых (Cyprinidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Ин-т биологии гена РАН.

Максимовский Л.Ф. 1988. Возможности направленного воздействия на формирование соотношения полов потомства млекопитающих // Сельскохозяйственная биология. Т. 1. С. 10.

Озернюк Н.Д. 1985. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. Москва: Наука.

Патрушев Л.И. 2004. Искусственные генетические системы. Т. 1. Москва: Наука.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Москва: Пищ. пром-сть.

Рис Г., Дженкинс Д., Сил А.Д. и др. 1986. О фенотипических эффектах изменений количества ДНК // Эволюция генома. Москва: Мир. С. 281.

Рябов И.Н. 1981. Методы гибридизации рыб на примере семейства карповых // Исследование размножения и развития рыб. Москва: Наука. С. 195.

Слынько Е.Е., Слынько Ю.В. 2010. Жизнеспособность гибридов первого поколения плотвы (*Rutilus rutilus* L.), леща (*Abramis brama* L.) и синца (*Abramis ballerus* L.) на ранних стадиях развития // Биология внутр. вод. № 2. С. 57.

Столбунова В.В. 2017. Межгеномный конфликт при отдаленной гибридизации плотвы (*Rutilus rutilus* L.) и леща (*Abramis brama* L.) // Успехи соврем. биологии. Т. 137. № 4. С. 361. https://doi.org/10.7868/S0042132417040044

Столбунова В.В., Кодухова Ю.В. 2021. Наследование ITS1 рДНК у реципрокных гибридов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.) в раннем онтогенезе // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 1. С. 66. https://doi.org/10.31857/S0042132421010233

Формозов Н.А. 2007. Интрогрессия чужеродных митотипов как следствие гипотезы “передового края” Годфрея Хьюитта: влияние гетерогаметности самцов или самок и соотношения полов в расселяющих популяциях: Матер. конф. “Современные проблемы биологической эволюции”, к 100-летию Государственного Дарвинского музея. Москва, 17–20 сентября 2007. Москва: ГДМ. С. 155.

Честков И.В. 2018. Исследование вариабельности числа копий рРНК-кодирующих генов и митохондриальной ДНК в геноме пациентов с шизофренией: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Мед.-генетич. науч. центр.

Allard M.W., Honeycutt R.L. 1991. Ribosomal DNA Variation Within and Between Species of Rodents, with Emphasis on the Genus Onychomys // Mol. Biol. Evol. V. 8. № 1. P. 71. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040637

Baerwald M., May B. 2004. Characterization of microsatellite loci for five members of the minnow family Cyprin-

idae found in the Sacramento-San Joaquin Delta and its tributaries // Mol. Ecol. Notes. № 4. P. 385.

Bateson W. 1909. Heredity and variation in modern lights // Danvin and Modmz Science. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 85.

Bianco P.G., Aprea G., Balletto E. et al. 2004. The karyology of the cyprinid genera *Scardinius* and *Rutilus* in southern Europe // Ichthyol. Res. V. 51. P. 274.

Blankenhorn W.U. 2000. The evolution of body size: What keeps organisms small? // Q. Rev. Biol. V. 75. P. 385.

Bolnick D.I., Near T.J., Wainwright P.C. 2006. Body size divergence promotes post-zygotic reproductive isolation in centrarchids // Evol. Ecol. Res. V. 8. P. 903.

Bolnick D.I., Turelli M., López-Fernández H. et al. 2008. Accelerated Mitochondrial Evolution and "Darwin's Corollary": Asymmetric Viability of Reciprocal F1 Hybrids in Centrarchid Fishes // Genetics. V. 178. № 2. P. 1037. https://doi.org/10.1534

Boughman J.W. 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks // Nature. V. 411. P. 944.
https://doi.org/10.1038/35082064

Burke J.M., Arnold M.L. 2001. Genetics and the fitness of hybrids // Annu. Rev. Genet. V. 35. P. 31.
https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.085719

Coelho P.S.R., Bryan A.C., Kumar A. et al. 2002. A novel mitochondrial protein, Tar1p, is encoded on the antisense strand of the nuclear 25S rDNA // Genes & Development. V. 16. P. 2755.
https://doi.org/10.1101/gad.1035002

Chan Kai M.A., Levin S.A. 2005. Leaky prezygotic isolation and porous genomes: rapid introgression of maternally inherited DNA // Evolution. V. 59. № 4. P. 720. https://www.jstor.org/stable/3449021

Dobzhansky T. 1937. Studies on Hybrid Sterility. I. Spermatogenesis in pure and hybrid *Drosophila pseudoobscura* // Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie. V. 21. № 2. P. 169.
https://doi.org/10.1007/bf00374056

Dowling T.E., DeMarais B.D. 1993. Evolutionary significance of introgressive hybridization in cyprinid fishes // Nature. V. 362. P. 444.

Economidis P.S., Wheeler A. 1989. Hybrids of *Abramis brama* with *Scardinius erythrophthalmus* and *Rutilus rutilus* from Lake Volvi, Macedonia, Greece // J. Fish Biol. V. 35. № 2. P. 295.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb02978.x

Flavell R.B. 1982. Sequence amplification, deletion and rearrangement: major sources of variation during species divergence // Genome Evolution. L.: Acad. Press. P. 301.

Ellison Ch.K., Burton R.S. 2006. Disruption of mitochondrial function in interpopulation hybrids of *Tigriopus californicus* // Evolution. V. 60. № 7. P. 1382.

Fujii S., Toriyama K. 2008. Genome barriers between nuclei and mitochondria exemplified by cytoplasmic male sterility // Plant and Cell Physiology. V. 49. № 10. P. 1484.
https://doi.org/10.1093/pcp/pcn102

Fujiwara A., Abe S., Yamaha E. et al. 1997. Uniparental chromosome elimination in the early embryogenesis of the inviable salmonid hybrids between masu salmon female and rainbow trout male // Chromosoma. V. 106. P. 44.

Gangloff S., Zou H., Rothstein R. 1996. Gene conversion plays the major role in controlling the stability of large tandem repeats in yeast // EMBO J. V. 15. P. 1715.

Gibbons J.G., Branco A.T., Yu S., Lemos B. 2014. Ribosomal DNA copy number is coupled with gene expression variation and mitochondrial abundance in humans // Nat. Commun. V. 5. P. 4850.
https://doi.org/10.1038/ncomms5850

Gill B.S. 1991. Nucleocytoplasmic interactions (NCI) hypothesis of genome evolution and speciation in polyploid plants // Proceedings of the Kihara Memorial International Symposium on cytoplasmis engineering in wheat. Japan: Yokohama. P. 48.

Gregory T.R. 2013. Animal genome size database. https://www.genomesize.com

Hayden B., Pulcini D., Kelly-Quinn M. et al. 2010. Hybridisation between two cyprinid fishes in a novel habitat: genetics, morphology and life-history traits // Evol. Biol. V. 10. P. 169.

Hayden B., Coscia I., Mariani S. 2011. Low cytochrome *b* variation in bream *Abramis brama* // J. Fish Biol. V. 78. P. 1579.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02941.x

Hill G.E., Johnson J.D. 2013. The mitonuclear compatibility hypothesis of sexual selection // Proc. Biol. Sci. 2013280:20131314.
https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1314

Hinegardner R. 1968. Evolution of Cellular DNA Content in Teleost Fishes // The American Naturalist. V. 102. № 928. P. 517.
https://doi.org/10.1086/282564

Hubbs C.L., Kuronuma K. 1942. Hybridization in nature between two genera of flounders in Japan // Papers Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. V. 27. P. 267.

Kopiejewska W., Terlecki J., Chybowski L. 2003. Varied somatic growth and sex cell development in reciprocal hybrids of roach *Rutilus rutilus* (L.) and ide *Leuciscus idus* (L.) // Arch. Polish Fisheries. V. 11. № 1. P. 33.
https://doi.org/10.3750/AIP2004.34.1.05

Konopinski M.K., Amirowicz A. 2018. Genetic composition of a population of natural common bream *Abramis brama* × roach *Rutilus rutilus* hybrids and their morphological characteristics in comparison with parent species // J. Fish Biol. V. 92. № 2. P. 365.
https://doi.org/10.1111/jfb.13506

Koonin E.V., Wolf Y.I. 2006. Evolutionary Systems Biology: Links Between Gene Evolution and Function // Curr. Opin. Biotechnol. V. 17. P. 481.

Lane N. 2011. Mitonuclear match: optimizing fitness and fertility over generations drives ageing within generations // Bioessays. V. 33. P. 860.
https://doi.org/10.1002/bies.201100051

Lane N., Martin W. 2010. The energetics of genome complexity // Nature. V. 467. P. 929.

Larson D.E., Zahradka P., Sells B.H. 1991. Control points in eucaryotic ribosome biogenesis // Biochem. Cell. Biol. V. 69. P. 5.
https://doi.org/10.1139/o91-002

López G.J., Chiaraviglio M., Cardozo G. 2018. Macroevolution of sexual size dimorphism and reproduction-related phenotypic traits in lizards of the Chaco Domain // Evol. Biology. V. 18. P. 186.
https://doi.org/10.1186/s12862-018-1299-6

Marckmann K. 1954. Is there any correlation between metabolism, and number of vertebrae (and other meristic characters) in the sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) // Medd. Dan. fisk.-og havUnders. V. 1. № 3. P. 1.

Matondo B.N., Ovidio M., Poncin P. et al. 2008. Morphological recognition of artificial F1 hybrids between three common European cyprinid species: *Rutilus rutilus, Blicca bjoerkna* and *Abramis brama* // Acta Zool. Sin. V. 54. № 1. P. 144.

Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press.

McKinnon J.S., Mori S., Blackman B.K. et al. Evidence for ecology's role in speciation // Nature. 2004. V. 429. P. 294.
https://doi.org/10.1038/nature02556

McLain D.K. 1993. Cope's rules, sexual selection, and the loss of ecological plasticity // Oikos. V. 68. P. 490.
https://doi.org/10.2307/3544917

Olmo E. 2003. Reptiles: a group of transition in the evolution of genome size and of the nucleotypic effect // Cytogenet Genome Res. V. 101. P. 166.
https://doi.org/10.1159/000074174

Orr H.A., Turelli M. 2001. The evolution of postzygotic isolation: accumulating Dobzhansky-Muller incompatibilities // Evolution. V. 55. P. 10854.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00628.x

Muller H.J. 1942. Isolating mechanisms, evolution and temperature // Biol. Symp. V. 6. P. 71.

Pierce B.A., Mitton J.B. 1980. The relationship between genome size and genetic variation // Am. Nat. V. 116. P. 850.

Prokopowich C.D., Gregory T.R., Crease T.J. 2003. The correlation between rDNA copy number and genome size in eukaryotes // Genome. V. 46. P. 48.

Purdom C.E. 1979. Genetics of growth and reproduction in teleosts. Fish phenology: anabolic adaptiveness in teleosts. London; New York: Acad. Press. P. 207.

Rand D.M., Haney R.A., Fry A.J. 2004. Cytonuclear coevolution: the genomics of cooperation // Trends Ecol. Evol. V. 19. P. 645.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.10.003

Reeder R.H. 1985. Mechanisms of nucleolar dominance in animals and plants // J. Cell Biol. V. 101. P. 2013.

Rensch B. 1959. Evolution above the species level. New York: Columbia Univ. Press.

Richard G.F., Kerrest A., Dujon B. 2008. Comparative genomics and molecular dynamics of DNA repeats in eukaryotes // Microbiol. Mol. Biol. Rev. V. 72. № 4. P. 686.
https://doi.org/10.1128/MMBR.00011-08

Rocher C., Taanman J.-W., Pierron D. et al. 2008. Influence of mitochondrial DNA level on cellular energy metabolism: implications for mitochondrial diseases // J. Bioenerg. Biomembr. V. 40. P. 59.

Schrader M., Fuller R.C., Travis J. 2013. Differences in offspring size predict the direction of isolation asymmetry between populations of a placental fish // Biology Letters. V. 9. № 55. P. 20130327.
https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0327

Shipley J.R., Campbell P., Searle J.B., Pasch B. 2016. Asymmetric energetic costs in reciprocal-cross hybrids between carnivorous mice (*Onychomys*) // J. Exp. Biology. V. 219. P. 3803.
https://doi.org/10.1242/jeb.148890

Skaliská K., Lim K.Y., Matyásek R. et al. 2003. Rapid evolution of parental rDNA in a synthetic tobacco allotetraploid line // Am. J. Bot. V. 90. № 7. P. 988.
https://doi.org/10.3732/ajb.90.7.988

Stolbunova V.V., Pavlova V.V., Kodukhova Y.V. 2020. Asymmetric hybridization of roach *Rutilus rutilus* L. and common bream *Abramis brama* L. in controlled backcrosses: Genetic and morphological patterns // Biosyst. Divers. V. 28. № 4. P. 35.
https://doi.org/10.15421/012048

Vinogradov A. E., Anatskaya O.V. 2006. Genome size and metabolic intensity in tetrapods: a tale of two lines // Proc. R. Soc. B. V. 273. P. 27.
https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3266

Wilson A.C., Maxson L.R., Sarish V.M. 1974. Two types of molecular evolution evidence from studies of interspecific hybridization // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 71. № 7. P. 2843.
https://doi.org/10.1073/pnas.71.7.2843

Wirtz P. 1999. Mother species-father species: unidirectional hybridization in animals with female choice // Anim. Behav. V. 58. № 1. P. 1.
https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1144

Wyatt P.M.W., Pitts C.S., Butlin R.K. 2006. A molecular approach to detect hybridization between bream *Abramis brama*, roach *Rutilus rutilus* and rudd *Scardinius erythrophthalmus* // J. Fish Biol. V. 69. P. 52.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01104.x

Nuclear Cytoplasmic Conflict in Hybrids of Roach *Rutilus rutilus* and Bream *Abramis brama* as a Consequence of the Divergence Species in Body and Genome Sizes

V. V. Stolbunova[1], * and Yu. V. Kodukhova[1]

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

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

Species divergence in body size is often associated with changes in genome size and the rate of evolution of mitochondrial DNA (mtDNA), which can lead to problems of nuclear-cytoplasmic compatibility and embryonic genome activation and reduce the fitness of hybrids. The bream *Abramis brama* (L.) is larger than the roach *Rutilus rutilus* (L.) in body and genome sizes. In the first generation of hybrids according to the ITS1 region of ribosomal DNA, a change in the donor genome of male to the level of the maternal species was previously established, which can affect the inheritance of traits from the male and, in particular, body size. Body length and height, a complex of diagnostic morphological characters, and genotyping (ITS1 rDNA and cyt *b* mtDNA) of underyearlings and mature individuals of bream, roach, F1 hybrids and underyearlings of backcrosses (Fb) were analyzed. Sexually mature hybrids of both directions of crossing are close in body length to *R. rutilus*, which indicates a violation of the paternal effect when inheriting the body length of a larger of species. Violation of the inheritance of bream body length in hybrids of cross *R. rutilus* × *A. brama* (♀ <♂, RA) is considered as a developmental deviation, which, obviously, can affect the adaptation of hybrids and determines the rarity of this variant in nature. At the same time, alloplasmic $_{A}$RR backcrosses restore the body length of the bream even in the presence of the roach nuclear genome, which indicates the influence of mitochondrial genes on the development of this trait. The observed decrease in the fitness of first-generation hybrids with roach mtDNA may be associated with to an insufficient level of transcription of ribosomal genes due to a decrease in the number and variability of copies of the donor bream rDNA. Moreover, the high level of changes of mtDNA roach indicate a suboptimal mitochondrial-nuclear correspondence of respiratory a complexes in hybrids RA, which negatively affects key physiological processes, including growth and development of a large body size. Presumably, the development of large body size, as a complex trait with high aerobic fitness, is blocked in RA hybrids for energy reasons. The paper shows that differences families of repeated sequences rDNA and mtDNA in terms of the number and variability of copies in genome of *R. rutilus* and *A. brama* can lead to regulatory nuclear-cytoplasmic incompatibility of genomes and affect the fitness of hybrids already in the first generation.

Keywords: Cyprinidae, remote hybridization, nuclear-cytoplasmic conflict, body and genome size, repeat sequence families

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 106–114

ПАРАЗИТОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 581.524.32

ПАРАЗИТЫ РЫБ ГИПЕРПРИЛИВНОГО ЭСТУАРИЯ р. ПЕНЖИНА (БАССЕЙН ОХОТСКОГО МОРЯ)

© 2023 г. Т. Е. Буторина[a], *, О. Ю. Бусарова[a], М. В. Коваль[b]

[a]*Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток, Россия*

[b]*Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Петропавловск-Камчатский, Россия*

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

Поступила в редакцию 15.04.2022 г.
После доработки 02.06.2022 г.
Принята к публикации 06.09.2022 г.

Изучен видовой состав паразитов рыб эстуария р. Пенжина (114 видов). Показано влияние специфических условий эстуария на паразитофауну. Высокие скорости течения, перемешивание пресных и морских вод, обилие органики определяют преобладание видов паразитов с морфологическими адаптациями для надежной фиксации на рыбах, толерантных к изменениям солености и связанных в жизненном цикле с бентосом. Отмечены переходы паразитов на нетипичных хозяев. Компонентные сообщества паразитов большинства видов рыб характеризуются высокими индексами разнообразия и выравненности и низкими – доминирования. В краевых популяциях щуки и сиговых рыб они сильно обеднены с выраженными доминантами и их сменой в онтогенезе. Арктические и тихоокеанские элементы в ихтиопаразитофауне свидетельствуют о влиянии на ее формирование Северного Ледовитого и Тихого океанов.

Ключевые слова: паразиты рыб, эстуарий, видовой состав, структура сообщества, разнообразие, выравненность, доминирование видов, р. Пенжина, Камчатка

DOI: 10.31857/S0320965223010047, **EDN:** KSAKFP

ВВЕДЕНИЕ

Одним из ключевых элементов любой экосистемы считаются паразиты, которые регулируют численность ее компонентов и поддерживают баланс (Hudson, 2005; Dougherty et al., 2016). Состав паразитов – удобный биологический индикатор (Бакай, 2021; Bakay, 2020), отражающий состояние экосистемы в целом (Lansberg et al., 1998; Palm, 2011).

Эстуарии крупных рек представляют собой высокопродуктивные переходные экосистемы (Elliott, Whitfield, 2011; Колпаков, 2015), для которых характерен широкий диапазон изменения солености и температуры (Martino, Able, 2003; Harrison, Whitfield, 2006; Nicolas et al., 2010). Русловые эстуарии, к которым относится устье р. Пенжина, отличают высокая мутность воды и сильные течения (Harrison, Whitfield, 2006; Elliott, Whitfield, 2011; Мочек, Павлов, 2021) в сочетании с небольшой глубиной. Периодическая смена направления течения влияет на состав биоты (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2018). Гидробионты адаптированы к экстремальным гидрологическим условиям и их изменениям (Peterson, Ross, 1991; Elliott et al., 2007; Elliott, Whitfield, 2011).

Паразитофауна рыб определяется спецификой конкретного эстуария (Snigirov et al., 2019). Река Пенжина уникальна для Дальнего Востока по разнообразию и составу ихтиофауны: в отличие от других рек Дальнего Востока, где доминируют проходные лососевые, в ней преобладает пресноводный комплекс рыб (сиговые, щука *Esox lucius* (Linnaeus), тонкохвостый налим *Lota lota leptura* Hubbs, Schulz, речной гольян *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus), колымский подкаменщик *Cottus kolymensis* Sideleva et Goto и др.) (Коваль и др., 2015, 2018). Для эстуария р. Пенжина характерны гиперприливы, достигающие ≥13.0 м (Гидрометеорология..., 1998), самые высокие на тихоокеанском побережье России. Река Пенжина имеет очень своеобразную, протяженную устьевую область, границы между пресноводной, эстуарной и неритической зонами изменяются из-за периодических мощных приливно-отливных явлений. Пресноводные рыбы и их молодь заносятся в эстуарий и Пенжинскую губу, а солоноватоводные рыбы и ракообразные – вверх по р. Пенжина до 30 км, в отлив граница перемешивания вод эстуарной и неритической зон сдвигается в открытую часть Пенжинской губы до 20 км (Коваль и др., 2018). Вместе с тем, р. Пенжина изучена гораздо

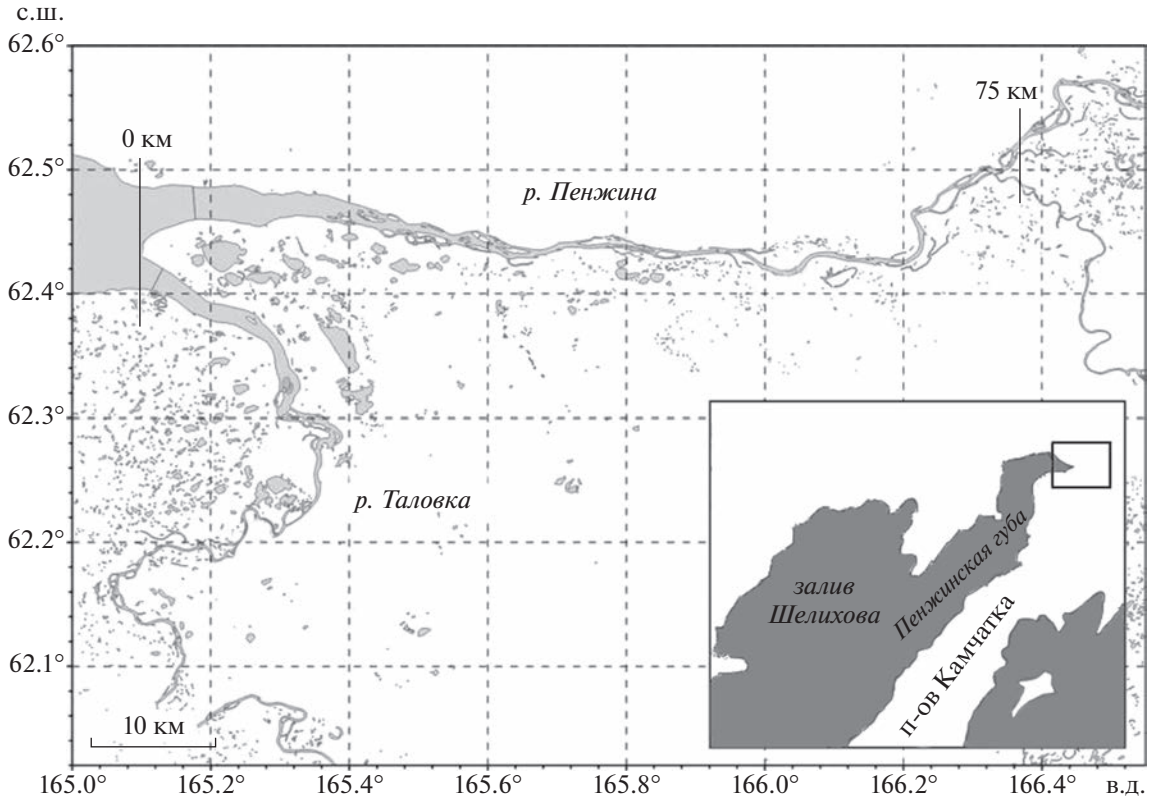

Рис. 1. Карта-схема устьевой области р. Пенжина.

слабее других рек из-за труднодоступности и сложной проходимости. Ранее анализ ихтиопаразитофауны реки не проводили, за исключением паразитов отдельных видов рыб в устьевой области, информация о них разбросана по старым труднодоступным источникам.

Цель работы – исследовать видовое богатство паразитов рыб, сложившееся в нижнем течении р. Пенжина под влиянием гиперприливного эстуария. Для этого авторы получили новые данные о паразитофауне рыб, в том числе неисследованных ранее (Бусарова, Коваль, 2017; Boutorina et al., 2017; Буторина и др., 2018; Бусарова и др., 2019; Буторина, Коваль, 2019) и изучили состав паразитов рыб в целом, для его объективной оценки, объединив собственные и разрозненные литературные данные о паразитах рыб эстуария р. Пенжины (Boutorina et al., 2021).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Пенжина – самая большая в Камчатской обл. по площади водосбора (73.5 тыс. км^2), длиной 713 км (Горин и др., 2015). Берет начало на Колымском нагорье на высоте 740 м над уровнем моря, протекает между Колымским и Корякским нагорьями и Анадырским плоскогорьем и впадает в Пенжинскую губу Охотского моря (рис. 1). Две крупные реки Пенжина и Таловка образуют общую эстуарную область (рис. 1). В бассейне р. Пенжина обитает 21 вид рыб и круглоротых (Коваль и др., 2015).

Рыбы для исследования пойманы мальковым неводом размером 3 × 8 м с ячеей 4 мм и жаберными сетями в нижнем течении р. Пенжина на расстоянии 0–75 км от устьевого створа в июле 2015 г. (рис. 1). Их поместили в холодильник и доставили в лабораторию, где проводили дальнейшее исследование. У лососеобразных рыб определяли длину тела по Смитту (*FL*), у остальных – длину без хвостового плавника (*SL*) (табл. 1). Рыб обследовали на зараженность паразитами методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985), рассчитывали стандартные показатели заражения: экстенсивность инвазии (ЭИ), % и индекс обилия (ИО) каждого вида паразитов. Для идентификации паразитов использовали определители, каталоги (Определитель..., 1984, 1985, 1987; Пугачев, 2001) и оригинальные работы (Коновалов, 1971; Nagasawa, Egusa, 1981; Пугачев, 1983; Moravec, 1994; Судариков и др., 2002; Mikhailova, Atrashkevich, 2008).

Для изучения структуры компонентных сообществ паразитов конкретных видов рыб использовали индексы разнообразия Шеннона (H'), выравненности видов (E) по обилию и доминирова-

Таблица 1. Размерно-массовые показатели исследованных видов рыб эстуария р. Пенжина

Вид рыб	Длина тела, см	Масса тела, г	*N*, экз.
Phoxinus phoxinus	5.6 ± 0.3 (4.1–7.0)	1.7 ± 0.2 (0.65–2.85)	30
Pungitius pungitius	5.8 ± 0.4 (4.8–6.7)	1.34 ± 0.01 (0.85–2.10)	20
Thymallus arcticus mertensii Valenciennes, juv.	14.9 ± 1.0 (7.5–25.4)	54.3 ± 9.7 (4.1–205.0)	25
Cottus kolymensis	6.3 ± 0.1 (3.9–11.0)	5.1 ± 4.6 (1.4–26.4)	32
Prosopium cylindraceum, juv.	14.7 ± 0.8 (9.0–23.0)	42.9 ± 7.7 (7.2–139.5)	25
Coregonus pidschian (Gmelin), juv.	11.5 ± 0.9 (8.0–22.0)	33.0 ± 10.0 (6.8–177.4)	19
C. sardinella, juv.	10.9 ± 1.8 (6.0–29.0)	11.9 ± 10.5 (1.7–32.9)	10
C. subautumnalis, juv.	7.8 ± 0.7 (5.0–18.0)	11.1 ± 3.9 (1.4–70.3)	22

Примечание. Даны средние ± ошибка среднего, в скобках — min–max. *N* — число рыб.

ния Бергера–Паркера (d) по числу особей (Мэгарран, 1992). К доминантным относили виды паразитов с наибольшим индексом обилия. Для оценки сходства сообществ паразитов использовали индекс Чекановского–Серенсена для качественных признаков.

Для анализа состава паразитов рыб использовали, кроме наших, опубликованные данные о паразитах рыб эстуария р. Пенжина (Трофименко, 1962; Скрябина, 1963; Казаков, 1967; Коновалов, 1967, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав паразитов рыб эстуария р. Пенжина. У рыб в эстуарии р. Пенжина отмечено 114 видов паразитов, 81.1% пресноводных и 18.9% – морских. Наиболее богатую фауну паразитов имеют речной гольян (34 вида), тонкохвостый налим (23), камчатский хариус (22), молодь щуки (20), подкаменщик (19), наиболее бедную – молодь сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes) (четыре) и пенжинского омуля *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky in Berg (шесть).

Большинство паразитов представлено миксоспоридиями и инфузориями, гельминты имеют промежуточное число видов; прочие группы – малое число видов (рис. 2). Миксоспоридии составляют 20.2% всего видового состава паразитов, на их долю приходится у *Pungitius pungitius* (Linnaeus) 45.5% видов, у подкаменщика – 26.3%, у сеголетков щуки – 23.8%, у гольяна – 18.8%. Инфузории – следующая по числу видов группа паразитов (19.3% видов). К ним относятся подвижные кругоресничные (11 видов) и сидячие формы рода *Apiosoma* (10 видов), один вид сосущих *Capriniana piscium* (Bütschli). Инфузории наиболее богато представлены у сеголетков щуки (50% видов), гольяна (43.8%) и подкаменщика (36.8%). Трематоды составили третью по числу видов группу (14.0%): морские преобладали среди половозрелых сосальщиков (66.7%), пресноводные представлены в основном личинками родов *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus* (62.5%). Последние составляли 25.0–35.7% видов паразитов сиговых рыб, половозрелые морские чаще встречались (23.1–27.3% фауны) у проходных рыб – зубастой корюшки *Osmerus dentex* Steindachner et Kner и гольца Леванидова *Salvelinus levanidovi* Chereshnev, Skopetz et Gudkov.

Влияние специфических условий эстуария на состав паразитов

Высокие скорости течения. В устье р. Пенжина скорость течения летом достигает ≥1.5–2.0 м/с. Этот фактор определяет преобладание групп паразитов, морфологические особенности которых позволяют им удерживаться на рыбах. Сидячие инфузории рода *Apiosoma*, в отличие от других родов семейства, утратили стебель, снабжены подошвой для прикрепления и имеют относительно низкое тело в форме бочонка (*Apiosoma incertum* Pugachev) или широкого укороченного цилиндра (*A. compacta* Scheubel), у некоторых есть короткая толстая ножка (*A. peculiforme* (Zhukov), *A. phoxini* Lom, *A. robusta* (Zhukov)). Кругоресничные инфузории используют адоральный диск с развитым венчиком зубцов для прикрепления к плавникам и жабрам рыб. Сидячие и кругоресничные инфузории преобладают в паразитофауне рыб эстуария р. Пенжина, группы инфузорий со слабыми органами фиксации отсутствуют.

Обилие органики. Эстуарная область р. Пенжина характеризуется большим количеством органики, образующейся в результате мощного речного стока с огромной площади водосборного бассейна, приливно-отливные процессы вызывают размывание и взмучивание глинистых донных отложений. Избыток органики в воде создает благоприятные условия для определенных групп паразитов (инфузорий, миксоспоридий), высокую численность имеют виды, связанные с бентосом. Благодаря органике, бентос хорошо развит, планктон малочислен из-за постоянного сноса течениями.

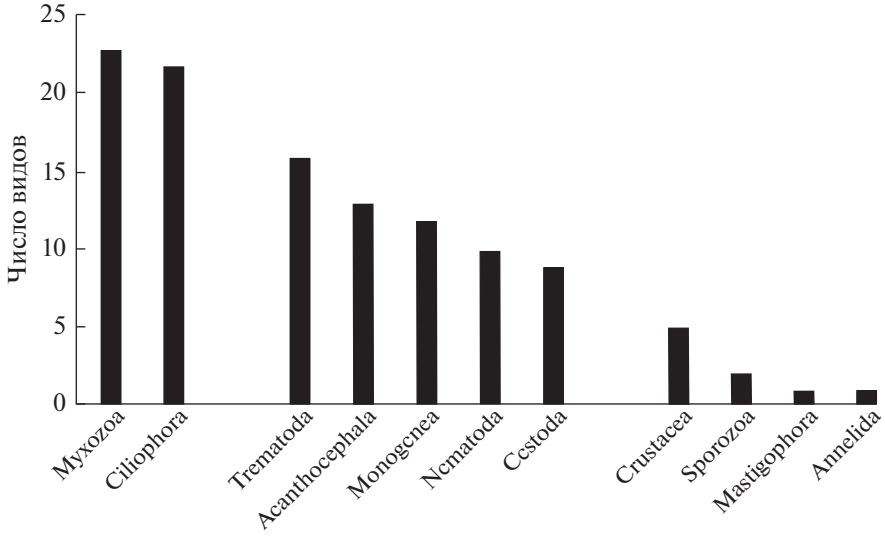

Рис. 2. Таксономический состав паразитов рыб эстуария р. Пенжина по видовому богатству.

Большинство исследованных видов рыб (71.4%) питается бентосом: личинками и куколками амфибиотических насекомых, амфиподами и олигохетами. По нашим данным, разные виды рыб специализируются на питании определенной группой, планктон в питании рыб отмечен единично. Рыбы инвазированы гельминтами *Raphidascaris acus* (Bloch), *Neoechinorhynchus beringianus* Mikhailova et Atrashkevich, *Echinorhynchus cotti* Yamaguti, метацеркариями родов *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus*, промежуточные (или транспортные) хозяева которых – донные организмы.

В паразитофауне рыб слабо представлены виды, связанные с планктоном (например, цестоды). Видовой состав пресноводных цестод в реке беден (пять видов), интенсивность инвазии рыб единична (кроме специфичных паразитов щуки *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) и *T. crassus* Forel), также заметна обедненность фауны моногеней (рис. 2), особенно у гольяна (два вида).

Переход паразитов на нехарактерных хозяев. В эстуарии р. Пенжина часты случаи перехода морских паразитов на пресноводных рыб и пресноводных на морских хозяев. Так, морские трематоды *Prosorhynchoides gracilescens* s. lato (Rudolphi) найдены у щуки, *Podocotyle atomon* (Rudolphi) – у гольяна, *Pronoprymna petrowi* (Layman) – у молоди сибирской ряпушки и пенжинского омуля, *Brachyphallus crenatus* (Rudolphi) – у налима, личинки морских скребней *Corynosoma* spp. – у щуки и налима. Скребень *Echinorhynchus cotti* в эстуарии р. Пенжина паразитирует у широкого круга рыб. При этом типичный хозяин колымский подкаменщик заражен *E. cotti* слабее (ЭИ = 9.4%; ИО = 0.4), чем нехарактерные: хариус (96%; 33.0) и пыжьян (84.2%; 5.9). Скребень *Neoechinorhynchus beringianus* обнаружен нами в эстуарии р. Пенжина и у девятииглой колюшки (20.0%; ИО = 0.4), и у гольяна (6.7%; ИО = 0.1). *Eimeria gasterostei* (Thelohan) и *Diplostomum pungitii* Shigin, также отмеченные нами у девятииглой колюшки в эстуарии р. Пенжина, заражают гольяна и подкаменщика. Нематода *Pseudocapillaria salvelini* (Polyansky) – гельминт лососеобразных рыб, в р. Пенжина встречается у подкаменщика.

Оценка компонентных сообществ паразитов рыб по экологическим индексам

Изучение компонентных сообществ паразитов рыб показало (табл. 2), что большое разнообразие и выравненность обилий видов характерны для гольяна, подкаменщика, хариуса, налима, в то время как низкие значения индекса разнообразия Шеннона отмечены у сиговых рыб, половозрелой щуки и молоди хариуса. Наиболее заметно обеднена фауна паразитов у сиговых рыб (сибирской ряпушки, пенжинского омуля, пыжьяна, валька) и половозрелой щуки.

В компонентных сообществах паразитов разных видов рыб доминируют специфичные для них паразиты: *Diplostomum phoxini* (Faust) – у гольяна, *Trichodina tumefaciens* Davis – у подкаменщика, *Gyrodactylus lavareti* – у чира *Coregonus nasus* (Pallas), *Tetraonchus monenteron* (Wagener) – у щуки, у девятииглой колюшки – наиболее характерный для нее *Neoechinorhynchus beringianus*. У налима слабо выражено доминирование личинок щучьего паразита *Triaenophorus nodulosus* при высоком разнообразии паразитов (табл. 2).

В компонентном сообществе паразитов хариуса по мере увеличения размеров и созревания рыб происходит смена доминанта с *Echinorhynchus cotti* у молоди на *Tetraonchus borealis* (Ollson) у

Таблица 2. Экологическая характеристика компонентных сообществ паразитов рыб эстуария р. Пенжина

Вид ($N_п/N$)	H'	E	d	Доминантные виды паразитов по численности
Phoxinus phoxinus (34/30)	2.61	0.74	0.26	*Diplostomum phoxini*
Cottus kolymensis (19/32)	2.15	0.73	0.38	*Trichodina tumefaciens*
Pungitius pungitius (11/20)	2.04	0.85	0.36	*Neoechinorhynchus beringianus*
Thymallus arcticus mertensii juv. (9/25)	0.75	0.34	0.83	*Echinorhynchus cotti*
T. arcticus mertensii половозр. (18/15)	2.28	0.79	0.30	*Tetraonchus borealis*
Coregonus sardinella juv. (4/10)	1.08	0.78	0.59	*Pseudocapillaria salvelini*
Coregonus subautumnalis juv. (6/22)	1.44	0.81	0.47	*Echinorhynchus cotti*
Coregonus pidschian juv. (6/19)	0.82	0.46	0.73	*Echinorhynchus cotti*
C. pidschian половозр. (6/15)	0.70	0.39	0.76	*Proteocephalus longicollis*
Prosopium cylindraceum juv. (4/25)	1.29	0.93	0.38	*Echinorhynchus cotti*
P. cylindraceum половозр. (7/15)	1.06	0.54	0.68	*Ichthyocotylurus erraticus*
Coregonus nasus (12/15)	1.33	0.53	0.57	*Gyrodactylus lavareti*
Lota lota leptura (23/15)	2.39	0.76	0.44	*Triaenophorus nodulosus* pl.
Esox lucius juv. (20/15)	2.66	0.89	0.17	Нет
E. lucius половозр. (11/15)	0.94	0.39	0.66	*Triaenophorus monenteron*
Salvelinus leucomaenis (10/5)	1.83	0.63	0.34	*Brachyphallus crenatus*
Salvelinus levanidovi (11/5)	1.56	0.65	0.40	*Brachyphallus crenatus*

Примечание. Экологические индексы: H' — индекс разнообразия; E — индекс выравненности; d — индекс доминирования. $N_п/N$ – число видов паразитов/число рыб.

половозрелых рыб, расширяется видовой состав паразитов, растет разнообразие и выравненность обилий видов, снижается относительная значимость доминирующего вида (табл. 2). Обратная картина (сужение видового состава, снижение индексов H', E и рост d наблюдается у щуки: у половозрелых рыб доминирует специфичный *T. monenteron*, сеголетки щуки заражаются паразитами других рыб при отсутствии доминанта (табл. 2). В сообществах паразитов пыжьяна *Coregonus pidschian* (Gmelin) и валька *Prosopium cylindraceum* (Penant) в онтогенезе также происходит смена доминанта, фоновый для эстуария р. Пенжина *Echinorhynchus cotti* (у молоди) замещается на *Proteocephalus longicollis* (Zeder) у пыжьяна и *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi) у валька с возрастом без увеличения видового разнообразия сообщества паразитов.

Среди паразитов рыб эстуария р. Пенжина по числу видов определяющее положение занимают группы паразитов, которые нуждаются в органике (сидячие инфузории и триходиниды) или используют организмы бентоса в качестве хозяев (диплостомиды – брюхоногих моллюсков, миксоспоридии и капилляриды – олигохет). Вторая черта паразитофауны – частые находки пресноводных гельминтов массовых видов рыб р. Пенжина у нехарактерных для них хозяев. Это паразиты щуки (*Triaenophorus nodulosus* и *Raphidascaris acus*), девятииглой колюшки (*Diplostomum pungitii* и *Neoechinorhynchus beringianus*), которые инвазируют молодь пресноводных рыб. Третья особенность – обнаружение морских видов у пресноводных рыб. Почти всем исследованным видам рыб присуще питание в основном бентосом и заражение паразитами через бентосные трофические цепи.

Оценка сходства видового состава паразитов рыб эстуария р. Пенжина

Наибольшее сходство состава паразитов отмечается между молодью сибирской ряпушки и пенжинского омуля, а также молодью пенжинского омуля и пыжьяна (на уровне 80.0%), для валька и пыжьяна индекс общности достигает 57.1%, у остальных рыб уровень сходства низок (≤40.8%), что не позволяет выделить в составном сообществе паразитов рыб какие-либо группы.

Фаунистические комплексы паразитов рыб эстуария р. Пенжина

В фауне паразитов рыб устьевой области р. Пенжина представлены арктические (~61%) и тихоокеанские (39%) элементы. Основой фауны пресноводных паразитов служат представители бореального равнинного (28.3%) и арктического пресноводного (24.8%) фаунистических комплексов. В составе ихтиофауны к арктической группе отнесены *Coregonus sardinella*, *Coregonus*

pidschian, *Coregonus nasus*, *Prosopium cylindraceum*, *Phoxinus phoxinus*, *Esox lucius*, *Thymallus arcticus mertensii*, *Lota lota leptura, Cottus kolymensis*. Тихоокеанская фауна представлена *Oncorhynchus keta* (Walbaum), *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum), *Salvelinus malma* (Walbaum), *Salvelinus leucomaenis*, *Hypomesus olidus* (Pallas), *Osmerus dentex, Pungitius pungitius, Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, соотношение арктической и тихоокеанской групп рыб примерно равное.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Высокая скорость течения – один из механизмов отбора в сообществе паразитов рыб эстуария р. Пенжина, что проявляется в преобладании паразитов с развитыми органами фиксации (инфузории) и связанных с бентосными цепями питания, бедностью видов, легко сносимых течением (моногенеи) либо использующих планктонные организмы в качестве хозяев (цестоды и ряд других). Обеднение фауны моногеней в эстуарии р. Пенжина особенно наглядно при сравнении гольяна из р. Пенжина и других рек Дальнего Востока. В паразитофауне гольянов на моногеней приходится от 18.9% (р. Унгра, Якутия) до 43.8% всех видов (р. Колыма, Чукотка) (Пугачев, 1984; наши данные) в эстуарии р. Пенжина – лишь 6.3%. Сильные течения и частое перемешивание донных отложений (Романенко, 2015) способствуют заражению рыб паразитами, промежуточными хозяевами которых служат организмы бентоса.

Обилие автохтонной и аллохтонной органики в устьевой области р. Пенжина создает благоприятные условия для сидячих и кругоресничных инфузорий, достигающих высокой численности в местообитаниях с высоким содержанием органики, способствует высокой численности паразитов, жизненные циклы которых связаны с бентосом. Брюхоногие моллюски служат промежуточными хозяевами трематод сем. Strigeidae (Судариков и др., 2002), в олигохетах происходит развитие миксоспоридий (Okamura et al., 2015) и личинок нематод *Pseudocapillaria salvelini* (Ломакин, Трофименко, 1982), в амфиподах – скребней *Echinorhynchus cotti* (Nagasawa, Egusa, 1981), в бентосных остракодах рода *Candona* – скребней *Neoechinorhynchus beringianus* (Mikhailova, Atrashkevich, 2008). Личинки нематод *Raphidascaris acus* также аккумулируются в донных беспозвоночных: олигохетах, брюхоногих моллюсках, ракообразных, личинках водных насекомых (Smith, 1984; Moravec, 1994). Избыток органики во многом определяет преобладание в паразитарном сообществе рыб эстуария р. Пенжина инфузорий, миксоспоридий, личинок пресноводных трематод, нематод и скребней.

Заражение пресноводных рыб морскими паразитами происходит во время приливов, когда морские организмы заносятся в устье реки и вверх по течению, либо во время отливов, когда мелкие рыбы уносятся течением в солоноватоводную Пенжинскую губу. При этом увеличивается число контактов между морскими и пресноводными гидробионтами, растет вероятность поедания пресноводными рыбами эстуарных промежуточных хозяев и заражения пресноводных рыб морскими паразитами. Занесенные течениями пресноводные и морские виды временно становятся компонентами общей эстуарной системы, в которой происходит обмен паразитами.

Мелкие нехищные рыбы и молодь приобретают паразитов, характерных для массовых, фоновых видов рыб (Ермоленко, 1992; Amin et al., 2007; Атрашкевич и др., 2016), в нижнем течении р. Пенжина к ним относятся сиговые рыбы, хариус, девятииглая колюшка, налим, подкаменщик и щука; их паразиты чаще всего присутствуют у нетипичных хозяев.

Для большинства видов рыб эстуария р. Пенжина компонентные сообщества паразитов можно охарактеризовать как богатые по числу видов, выравненные по обилию и невысоким значениям доминирования видов, специфичных или характерных для рыб. Только у рыб из краевых популяций на границе ареала вида (щука, сиговые рыбы) компонентные сообщества паразитов характеризуются низкими значениями индексов разнообразия, выравненности обилий видов, высоким уровнем доминирования широко распространенных видов паразитов и сменой доминантов в онтогенезе.

В пресноводном компоненте паразитофауны рыб эстуария р. Пенжина преобладают представители арктического пресноводного и бореального равнинного комплексов, что характерно для сибирской фауны паразитов, становление которой происходило под определяющим влиянием Северного Ледовитого океана (Пугачев, 1984). Бассейн р. Пенжина в разное историческое время был связан с бассейнами рек Анадырь и Колыма (Черешнев, 1996, 1998; Коваль и др., 2018), это отразилось на видовом составе рыб и их паразитов, вселение которых в р. Пенжина происходило неоднократно через общие водоразделы рек Колыма и Пенжина, Пенжина и Анадырь. Паразитологические данные служат подтверждением формирования биоты р. Пенжина под влиянием Арктического и Тихого океанов.

Выводы. Основной фактор, определяющий состав фауны паразитов рыб в эстуарии р. Пенжина, – сильные приливно-отливные течения и связанные с ними явления. Среди паразитов рыб преобладают виды, имеющие морфологические адаптации для закрепления на теле рыб и связанные в жизненном цикле с организмами бентоса. Изменения направления течения, перемещения водных масс способствуют обмену паразитами меж-

ду морскими и пресноводными рыбами и переходу паразитов на нетипичных хозяев. Сообщества паразитов массовых видов рыб характеризуются высоким видовым разнообразием и выравненностью, сообщества паразитов щуки и сиговых рыб в краевых популяциях имеют обедненный видовой состав. Фауна рыб и их паразитов в эстуарии р. Пенжина сложилась под влиянием Северного Ледовитого и Тихого океанов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атрашкевич Г.И., Михайлова Е.И., Орловская О.М., Поспехов В.В. 2016. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики // Паразитология. Т. 50. Вып. 4. С. 263.

Бакай Ю.И. 2021. Сообщества паразитов как индикаторы экологии, внутривидовой и надвидовой структуры морских окуней рода *Sebastes* (Scorpaeniformes: Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва: Всерос. науч.-иссл. ин-т рыбн. хоз-ва и океаногр.

Бусарова О.Ю., Коваль М.В. 2017. О разнообразии паразитов камчатского хариуса (*Thymallus arcticus mertensii*) реки Пенжина, бассейн Охотского моря // Дальневосточные моря и их бассейны: биоразнообразие, ресурсы, экологические проблемы: Матер. 2 Всерос. конф. с межд. уч., приуроч. к году экологии в России. Владивосток: Дальневосточный федеральный ун-т. С. 20.

Бусарова О.Ю., Коваль М.В., Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2019. Разделение трофических ниш молоди лососеобразных рыб в нижнем течении реки Пенжина (Камчатский край, Россия) // Заповедная наука. Вып. 4. № 2. С. 83. https://doi.org/10.24189/ncr.2019.018

Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Коваль М.В. 2018. Паразитофауна полупроходной девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* нижнего течения реки Пенжина // Паразитология. Т. 52. Вып. 3. С. 214.

Буторина Т.Е., Коваль М.В. 2019. Фауна паразитов обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* нижнего течения рек Пенжина и Таловка // Паразитология. Т. 53. Вып. 1. С. 61. https://doi.org/10.1134/S003118471901006X

Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Ленинград: Наука.

Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX. Охотское море. № 1. Гидрометеорологические условия. 1998. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.

Горин С.Л., Коваль М.В., Сазонов А.А., Терский П.Н. 2015. Современный гидрологический режим нижнего течения реки Пенжина и первые сведения о гидрологических процессах в ее эстуарии (по материалам экспедиции 2014 г.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 37. С. 33. https://doi.org/10.15853/2072-8212.2015.37.33-52

Ермоленко А.В. 1992. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток: Дальневосточное отделение РАН.

Казаков Б.Е. 1967. Новые данные о гельминтах корюшки и краткий экологический анализ ее гельминтофауны // Сборник работ по гельминтофауне рыб и птиц. Москва. Деп. № 162-67. С. 18.

Колпаков Н.В. 2015. Продукция макрозообентоса в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 197.

Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В. и др. 2015. Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 37. С. 53. https://doi.org/10.15853/2072-8212.2015.37.53-145

Коваль М.В., Есин Е.В., Горин С.Л. и др. 2018. Видовое разнообразие, распространение и расселение рыб в реках бассейна Пенжинской губы // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 1. https://doi.org/10.1134/S0042875218050132

Коновалов С.М. 1967. Особенности паразитофауны щуки р. Пенжины // Паразитология. Т. 1. Вып. 6. С. 539.

Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Ленинград: Наука.

Ломакин В.В., Трофименко В.Я. 1982. Капилляриды (Nematoda: Carpillariidae) пресноводных рыб фауны СССР // Тр. Гельминт. лаб. АН СССР. Т. 31. С. 60.

Мочек А.Д., Павлов Д.С. 2021. Сравнительный анализ распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах (обзор) // Биология внутр. вод. № 2. С. 179. https://doi.org/10.31857/S032096522102011X

Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир. (*Magurran A.E.* 1983. Ecological Diversity and its measurement. London: Croom Helm Royal Soc. Univ. Res. Fellow Univ. College of North Wales).

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Т. 1. Паразитические простейшие. Ленинград: Наука.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1985. Т. 2. Паразитические многоклеточные (Coelenterata and Monogenea). Ленинград: Наука.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Ленинград: Наука.

Пугачев О.Н. 1983. Паразитические простейшие пресноводных рыб Северо-Востока СССР // Паразитол. сб. Т. 31. С. 158.

Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР.

Пугачев О.Н. 2001. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН.

Романенко Ф.А. 2015. Рельеф и рыхлые отложения нижнего течения реки Пенжины и прилегающей части Пенжинской губы // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 37. С. 7. https://doi.org/10.15853/2072-8212.2015.37

Скрябина Е.С. 1963. К гельминтофауне морских рыб Камчатки // Тр. Гельминт. лаб. АН СССР. Т. 13. С. 313.

Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В. и др. 2002. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов центральной России. Москва: Наука.

Трофименко В.Я. 1962. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки // Тр. Гельминт. лаб. АН СССР. Т. 12. С. 232.

Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука.

Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука.

Amin O.M., Nagasawa K., Grygier M.J. 2007. Host and Seasonal Distribution of Fish Acanthocephalans from the Lake Biwa Basin, Japan // Comparative Parasitol. V. 74. № 2. P. 244. https://doi.org/10.1654/4283.1

Bakay Y.I. 2020. Ecological and Population features of beaked redfish *Sebastes mentella* (Sebastidae) in the Northwest Atlantic based on the analysis of its parasite fauna // J. Ichthyol. V. 60. P. 475. https://doi.org/10.1134/S0032945220030030

Boutorina T.E., Aseeva N.L., Koval M.V., Nguyen C.C. 2017. Parasite fauna of the bullhead *Cottus kolymensis* from downstreams of the Penzhina and Talovka rivers (North-East Asia) // Advances in Biology & Earth Sciences. V. 2. № 1. P. 92.

Boutorina T., Busarova O., Koval M. 2021. Data: Diversity of Fish parasites of the Penzhina River (Kamchatka Krai, Russia) // Dryad, Dataset. https://doi.org/10.5061/dryad.69p8cz92j

Dougherty E.R., Carlson C.J., Bueno V.M. et al. 2016. Paradigms for parasite conservation // Conserv. Biol. V. 30. № 4. P. 724.

Elliott M., Whitfield A.K., Potter I.C. et al. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review // Fish and Fisheries. V. 8. P. 241.

Elliott M., Whitfield A.K. 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 94. P. 306. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.016

Harrison T.D., Whitfield A.K. 2006. Estuarine typology and the structuring of fish communities in South Africa // Environ. Biol. Fishes. V. 75. P. 269. https://doi.org/10.1007/s10641-006-0028-y

Hudson P. 2005. Parasites, diversity, and the ecosystem // Parasitism and ecosystems. Oxford: Oxford University Press. P. 1.

Landsberg J., Blakesley B., Reese R. et al. 1998. Parasites of Fish as Indicators of Environmental Stress // Environ. Monit. Assess. V. 51. P. 211.

Martino E.J., Able K.W. 2003. Fish assemblages across the marine to low salinity transition zone of a temperate estuary // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 56. P. 969.

Mikhailova E.I., Atrashkevich G.I. 2008. Description and morphological variability of *Neoechinorhynchus beringianus* n.sp. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from North-Eastern Asia // Syst. Parasitol. V. 71. P. 41. https://doi.org/10.1007/s11230-008-9145-7

Moravec F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Prague: Academia Press.

Nagasawa K., Egusa S. 1981. *Echinorhynchus cotti* Yamaguti, 1935 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in fish of the Kanita River, with a note on the life cycle // Jap. J. Parasitol. V. 30. P. 45.

Nicolas D., Lobry J., Le Pape O., Boet P. 2010. Functional diversity in European estuaries: relating the compositions of fish assemblages to the abiotic environment // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 88. P. 329. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.006

Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J.L. 2015. Myxozoan evolution, ecology and development. Switzerland: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14753-6

Palm H.W. 2011. Fish Parasites as Biological Indicators in a Changing World: can we monitor Environmental Impact and Climate Change? // Progress in Parasitology, Research Monographs. V. 2. P. 223.

Peterson M.S., Ross S.T. 1991. Dynamics of Littoral Fishes and Decapods along a Coastal River-Estuarine Gradient // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 33. P. 467.

Smith J.D. 1984. Development of *Raphidascaris acus* (Nematoda: Anisakidae) in paratenic, intermediate, and definitive hosts // Can. J. Zool. V. 62. № 7. P. 1378.

Snigirov S., Kvach Y., Goncharov O. et al. 2019. Hydrology and parasites: What divides the fish community of the lower Dniester and Dniester estuary into three? // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 217. P. 120. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.11.022

The Fish Parasite Community in a Hypertid Estuary Penzhina River (Basin of the Sea of Okhotsk)

T. E. Boutorina[1], *, O. Yu. Busarova[1], and M. V. Koval[2]

[1]Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Russia

[2]Kamchatka State Research Institute of Fisheries and Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

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

The species composition of parasites in the estuary of the Penzhina River was studied (114 species). The influence of the specific conditions of the estuary on the parasite fauna was shown. High flow rates, mixing of fresh and sea waters, and the abundance of organic matter determine the predominance among parasites of species with morphological adaptations for reliable fixation on fish tolerant to changes in salinity and associated with benthos in the life cycle. Transitions of parasites to atypical hosts have been noted. The component communities of parasites of most fish species are characterized by high indices of diversity and evenness and low indices of dominance. In the marginal populations of pike and whitefish, they are strongly depleted with pronounced dominants and their change in ontogeny. The Arctic and Pacific elements of the ichthyoparasite fauna testify to the influence of the Arctic and Pacific oceans on its formation.

Keywords: fish parasites, estuary, species composition, community structure, biodiversity, evenness, dominance of species, Penzhina river, Kamchatka krai

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 115–124

ПАРАЗИТОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.556.3:576.895.122

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *Azygia lucii* В ПОПУЛЯЦИИ ДЕФИНИТИВНОГО ХОЗЯИНА

© 2023 г. А. Е. Жохов[a], *, М. Н. Пугачева[a]

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

**e-mail: zhokhov@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 23.03.2022 г.
После доработки 23.05.2022 г.
Принята к публикации 08.09.2022 г.

Изучено соотношение длины тела трематод *Azygia lucii* (Müller, 1776) и длины тела щук в популяции Рыбинского водохранилища. Материал собирали в сентябре–октябре с 2018 по 2021 гг. Всего исследовано 386 щук, разделенных на семь размерных классов по длине тела (диапазон 4.7–83 см). Встречаемость *A. lucii* увеличивалась с 14.2% у сеголетков до 46.2% у щук в возрасте 9+. Распределение трематод по всем размерным классам было агрегированным. Во всех классах обычной интенсивностью инвазии была 1–3 трематоды, доля рыб с такой интенсивностью изменялась от 62.5 до 83.3%. Измерено 259 червей, длина их тела колебалась от 0.49 до 3.5 см. Средняя длина *A. lucii* увеличивалась с размером хозяина от 1.39 см у сеголетков до 2.39 см у старых щук. Самые длинные трематоды (3–3.5 см) встречались у наиболее крупных щук. Распределение/перераспределение трематод в популяции щуки происходит вследствие каннибализма щук, в результате этого у крупных щук формируется группировка трематод, состоящая из червей разного возраста и размера. Важную роль в формировании таких группировок трематод играют паратенические хозяева, значение которых определяется их зараженностью и ролью в питании щуки в конкретном водоеме. Особенности биологии *A. lucii* (большие размеры трематод и непродолжительный контакт трематод с моллюсками) предполагают большую продолжительность жизни марит, в течение которой они могут несколько раз реализовать возможность заразить моллюсков.

Ключевые слова: Trematoda, *Azygia lucii*, щука, *Esox lucius*, каннибализм, продолжительность жизни, распределение, паратенические хозяева

DOI: 10.31857/S0320965223010205, **EDN:** KTZWOZ

ВВЕДЕНИЕ

Трематода *Azygia lucii* (Müller, 1776) – типовой вид немногочисленного рода *Azygia*, паразитирующего у пресноводных хищных рыб, имеет двуххозяинный жизненный цикл. Дефинитивным хозяином служит щука, у которой трематоды локализуются в желудке и пищеводе. В качестве паратенических хозяев *A. lucii*, в которых трематоды, как правило, не достигают половой зрелости, отмечены рыбы различных семейств (окуневые, лососевидные, карповые и др.). Роль первого промежуточного хозяина червей выполняют брюхоногие моллюски сем. Planorbiidae (Odening, 1976). Из моллюсков в воду выходят церкарии, похожие внешним видом и поведением на личинок комаров-кулицид. Церкарий поедают мальки щуки (Odening, Bockhardt, 1976). Так происходит первичная инвазия щук. Вторичная инвазия осуществляется путем передачи взрослых трематод от щуки к щуке в результате каннибализма и от паратенических хозяев в любом возрасте. Сезонно ограничено только первичное заражение сеголетков – происходит только летом, взрослые щуки заражаются круглый год. Зрелые трематоды *A. lucii* имеют крупные размеры, длина их тела может достигать 60 мм (Скрябин, 1958; Быховская-Павловская, Кулакова, 1987). Таким образом, поступление новых трематод в популяцию щуки происходит в основном через щук-сеголетков, дальнейшее распределение/перераспределение червей в половозрелой части популяции щук связано с их каннибализмом и с передачей от паратенических хозяев. Определенное значение в этом процессе играет продолжительность жизни трематод, превышающая год и, вероятно, более (Маркова, 1958; Odening, Bockhardt, 1976).

Цель работы – рассмотрение распределения трематоды *A. lucii* в популяции щуки как проявление каннибализма щук и способ увеличения продолжительности жизни трематод.

Таблица 1. Статистические данные щук и их зараженности трематодой *A. lucii* с разбивкой по размерным классам в Рыбинском водохранилище

Показатель	Размерный класс						
	1	2	3	4	5	6	7
n, рыб	134	68	56	50	39	21	18
Стандартная длина рыб, см	4.7–19	20–29	30–39	40–49	50–59	60–69	70–100
средняя ± SD	12.5 ± 4.3	24.2 ± 3	34.6 ± 3	44.2 ± 2.9	53.9 ± 2.9	64.2 ± 2.8	76.9 ± 7
медиана	12	24	35	44	54	64	75
Возраст щук*	1 (0+)	1–2	3–4	3–5	4–6	5–8	8–10
Экстенсивность инвазии, %	14.2	20.6	19.6	16	38.5	42.9	46.2
Индекс обилия ± SE	0.41 ± 0.18	0.57 ± 0.25	1.4 ± 0.93	0.45 ± 0.25	1.74 ± 0.6	0.65 ± 0.23	4.44 ± 2.13
Средняя интенсивность инвазии ± SE	3.06 ± 1.2	2.9 ± 1.1	7.7 ± 4.8	3.14 ± 1.4	4.71 ± 1.3	1.63 ± 0.38	10.1 ± 4.36
Максимальная интенсивность инвазии	21	15	50	11	17	4	37
n, трематод	57	39	81	26	68	14	113

* По: (Пермитин, 1959; Иванова, Свирская, 2002).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Щук ловили сетями и неводом в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в период с 2018 по 2021 гг. Основное количество щук и все сеголетки пойманы в сентябре–октябре. У рыб измеряли стандартную длину тела (*SL*). Извлеченных из желудков трематод помещали в физиологический раствор и умертвляли горячей водой. У расслабленных таким способом трематод измеряли длину тела. Из *A. lucii*, собранных у сеголетков щук, делали тотальные препараты для выявления степени их созревания. Всего исследовано 386 щук. Для изучения размерной динамики зараженности щук их разделяли на семь размерных классов (табл. 1). Зараженность щук оценивали по: экстенсивности инвазии (prevalence, %), индексу обилия (mean abundance) и интенсивности инвазии как минимальное и максимальное значения (invasion intensity, range). Возраст щук оценивали по данным для Рыбинского водохранилища (Пермитин, 1959; Иванова, Свирская, 2002) (табл. 1). Связь между длиной щук и длиной трематод оценивали с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена. Различия в экстенсивности инвазии анализировали с помощью критерия Фишера, частотное распределение интенсивности инвазии – с помощью критерия Крускала–Уоллиса, при сравнении двух выборок использовали Манна–Уитни *U*-test. Для сравнения длины *A. lucii* с длиной щук применяли параметрический критерий Стьюдента. Степень агрегированности трематод рассчитывали как отношение дисперсии выборки к ее среднему. Для статистической обработки данных использовали программы Quantitative Parasitology (QP 3.0) (Rózsa et al., 2000) и Statistica version 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Возрастная динамика зараженности щук. Данные о зараженности щук по размерным классам приведены в табл. 1. Экстенсивность инвазии щук *A. lucii* с возрастом увеличивалась. При этом экстенсивность инвазии щук с первого по четвертый размерные классы не превышала 20%; значительных различий между сеголетками и рыбами второго–четвертого классов не было (критерий Фишера $P = 0.314–0.816$). Экстенсивность инвазии крупных щук (пятый–седьмой классы) резко возрастала до 40–50% и также не различалась между классами ($P = 0.612–1.0$), но достоверно отличалась от экстенсивности инвазии сеголетков ($P = 0.001–0.02$). Статистически значимые изменения в экстенсивности инвазии наблюдали в большинстве случаев и между остальными классами (2–4 и 5–7) ($P < 0.05$).

Частотное распределение интенсивности инвазии между размерными классами показало отсутствие различий между всеми классами (критерий Крускала–Уоллиса $\chi^2 = 10.26$, $H = 9.22$, $P = 0.161$). Во всех классах наиболее частой была интенсивность инвазии одна–три трематоды. Доля рыб с такой интенсивностью инвазии изменялась от 62.5 до 83.3% (рис. 1), показывая лишь незначительную тенденцию к снижению по мере увеличения размера щук, значимых различий между классами не было ($\chi^2 = 10.17$, $H = 10.11$, $P = 0.12$). При сравнении щук–сеголетков с каждым последующим возрастным классом различия также отсутствовали (Манна–Уитни *U*-test, $P > 0.05$), за исключением первого и пятого классов ($U = 81$, $Z = -2.12$, $P = 0.034$). Между длиной щук и интенсивностью инвазии в совокупной выборке корреляция отсутствовала ($R = 0.14$, $P = 0.2$).

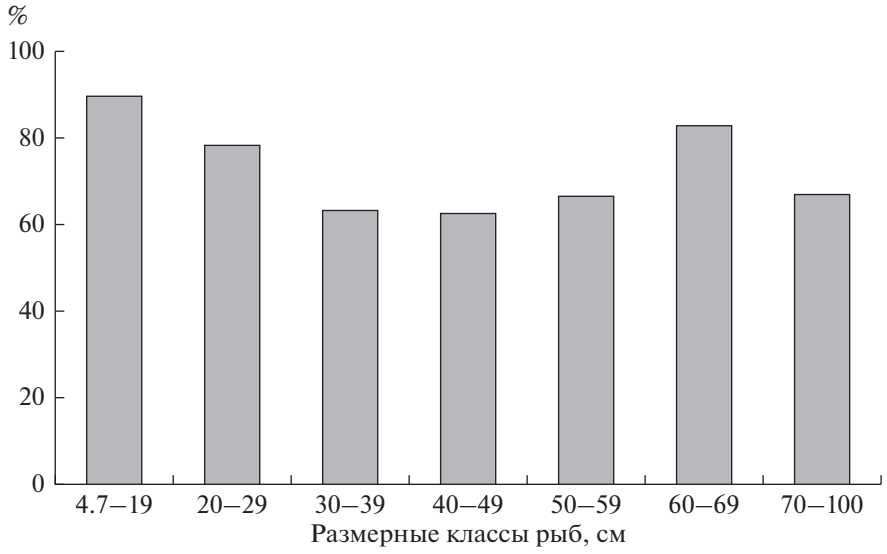

Рис. 1. Доля рыб (%) с интенсивностью инвазии 1–3 трематоды *Azygia lucii*.

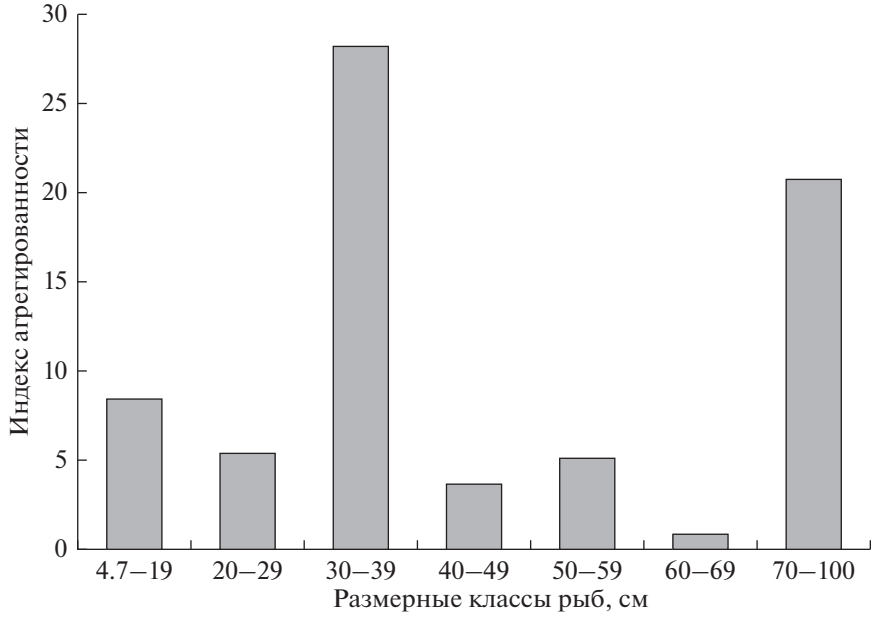

Рис. 2. Агрегированность распределения *Azygia lucii* в размерных классах щук.

Распределение трематод в щуках всех размерных классов было агрегировано и соответствовало отрицательному биномиальному распределению. Индекс агрегированности D имел наибольшее значение в третьем и седьмом размерных классах и имел тенденцию роста с возрастом рыб (рис. 2). Даже среди сеголетков щук были две особи с интенсивностью инвазии 12 и 21 трематода. У крупных щук интенсивность инвазии достигала 37–50 трематод (табл. 1).

Рост и размер трематод. Всего было собрано и измерено 259 особей *A. lucii* из 55 щук всех размерных классов. У щук-сеголетков к концу сентября черви достигали в среднем 1.39 см длины (0.49–2.05 см). Значительная часть трематод уже содержала яйца в матке. С увеличением размера щук увеличивалась средняя длина паразитирующих у них трематод (рис. 3). Распределение длины *A. lucii* различалось между размерными классами рыб. Черви <0.5 см встречались только у рыб первого и второго размерных классов, черви длиной >3 см – только у крупных рыб шестого и седьмого классов (рис. 4). Наиболее крупные особи *A. lucii* (3.5 см) найдены у самой крупной (83

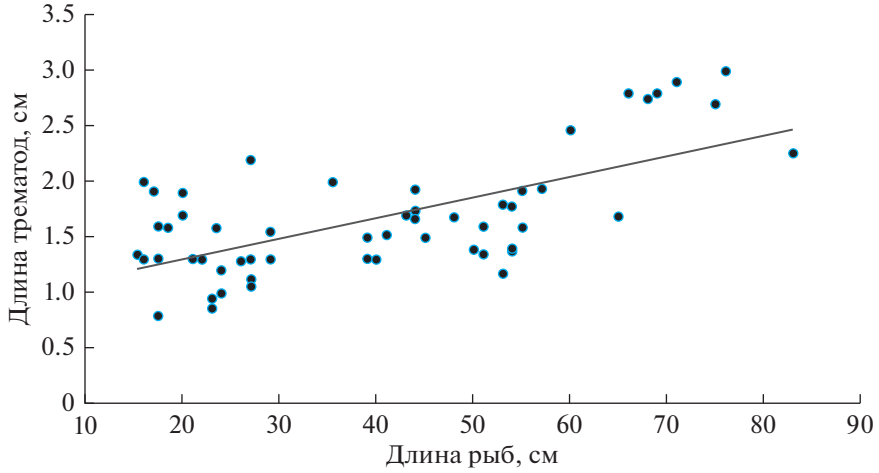

Рис. 3. Распределение средней длины тела *Azygia lucii* в исследованной выборке щук.

см) из исследованных щук. Средняя длина червей между размерными классами значительно различалась ($P < 0.001$) и постепенно увеличивалась от 1.39 см у сеголетков до 2.39 см у старых щук (рис. 4). Обнаружено, что в сентябре у одних щук-сеголетков все найденные *A. lucii* имели равную или почти равную длину, у других рыб длина *A. lucii* была больше в 2–3 раза (например, 0.49 и 1.65 см). Эти различия указывают на разное время заражения сеголетков в течение лета. Связь между средней длиной *A. lucii* и интенсивностью инвазии отсутствовала в каждом размерном классе и во всей выборке зараженных щук ($R = 0.18$, $P = 0.19$).

Сравнение средней длины *A. lucii* у сеголетков ($n = 8$) и крупных рыб пятого–седьмого классов ($n = 13$) показало, что при интенсивности инвазии 1–3 трематоды у крупных щук трематоды ($n = 23$) в среднем крупнее (2.15 ± 0.67), чем трематоды ($n = 18$) у сеголетков (1.46 ± 0.47) ($t = 2.02$; $P < 0.001$). При этом отношение максимальной к минимальной длине трематод у сеголетков и крупных рыб было одинаковым – 2.9 и 2.8 соответственно. Иначе выглядел разброс длины *A. lucii* у крупных щук пятого–седьмого классов ($n = 5$) с высокой интенсивностью инвазии (13–34 экз.). Черви ($n = 98$) сильно отличались по длине (от 0.61 до 3.5 см), отношение максимума к минимуму длины достигало 5.74.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Предыдущие немногочисленные исследования возрастных изменений зараженности щук *A. lucii* показывали рост зараженности с возрастом рыб, достигающий максимума у самых старых рыб. В Кончозере щуки-годовики были заражены на 19%, крупные щуки (5+–11+) – на 93.4% (Горбунова, 1936). В нашей работе резкий скачок встречаемости *A. lucii* (до 38%) произошел у четырех–шестилетних щук, в Кончозере аналогичный скачок (до 59%) наблюдали у трехлетних щук (Горбунова, 1936). Средняя интенсивность инвазии в обоих исследованиях так же возрастала до максимума у самых старых рыб. В Кончозере у щук была отмечена высокая агрегированность трематод. Встречались щуки с интенсивностью инвазии 57, 78, 116 и 132 особи *A. lucii* (Петрушевский, Быховская-Павловская, 1935; Горбунова, 1936). В р. Тобол распределение трематод также было агрегированным, максимальная интенсивность инвазии щук в возрасте 4+, 5+ и 6+ была 120, 51 и 94 экз. соответственно (Либерман, Козлов, 2018). По-видимому, высокая агрегированность свойственна этому виду трематод. Щуки с интенсивностью инвазии 90 и 132 червя найдены в реках Обь и Ока (Петрушевский и др., 1948; Маркова, 1958). Каким образом формируется столь высокая интенсивность инвазии отдельных рыб, если новые трематоды поступают в популяцию щук через сеголетков щук и с паратеническими хозяевами? При этом интенсивность инвазии сеголетков щук и мальков других видов рыб низкая. По нашим данным, у сеголетков щук чаще всего встречалось по 1–3 трематоды. Такую же интенсивность инвазии наблюдали в озерах Карелии, где трематоды впервые появлялись у щук в возрасте 1+ (Горбунова, 1936; Полянский, Шульман, 1956). В других водоемах у сеголетков щуки, судака, окуня, язя и плотвы *A. lucii* встречалась также в единичных экземплярах (Кулемина, 1969; Комарова, 1982).

Важную роль каннибализма в передаче трематод от щуки к щуке отмечена в работе (Odening, Bockhardt, 1976). Питание щуки в различных водоемах и водотоках изучено очень подробно и везде ихтиологи отмечают каннибализм щук. Од-

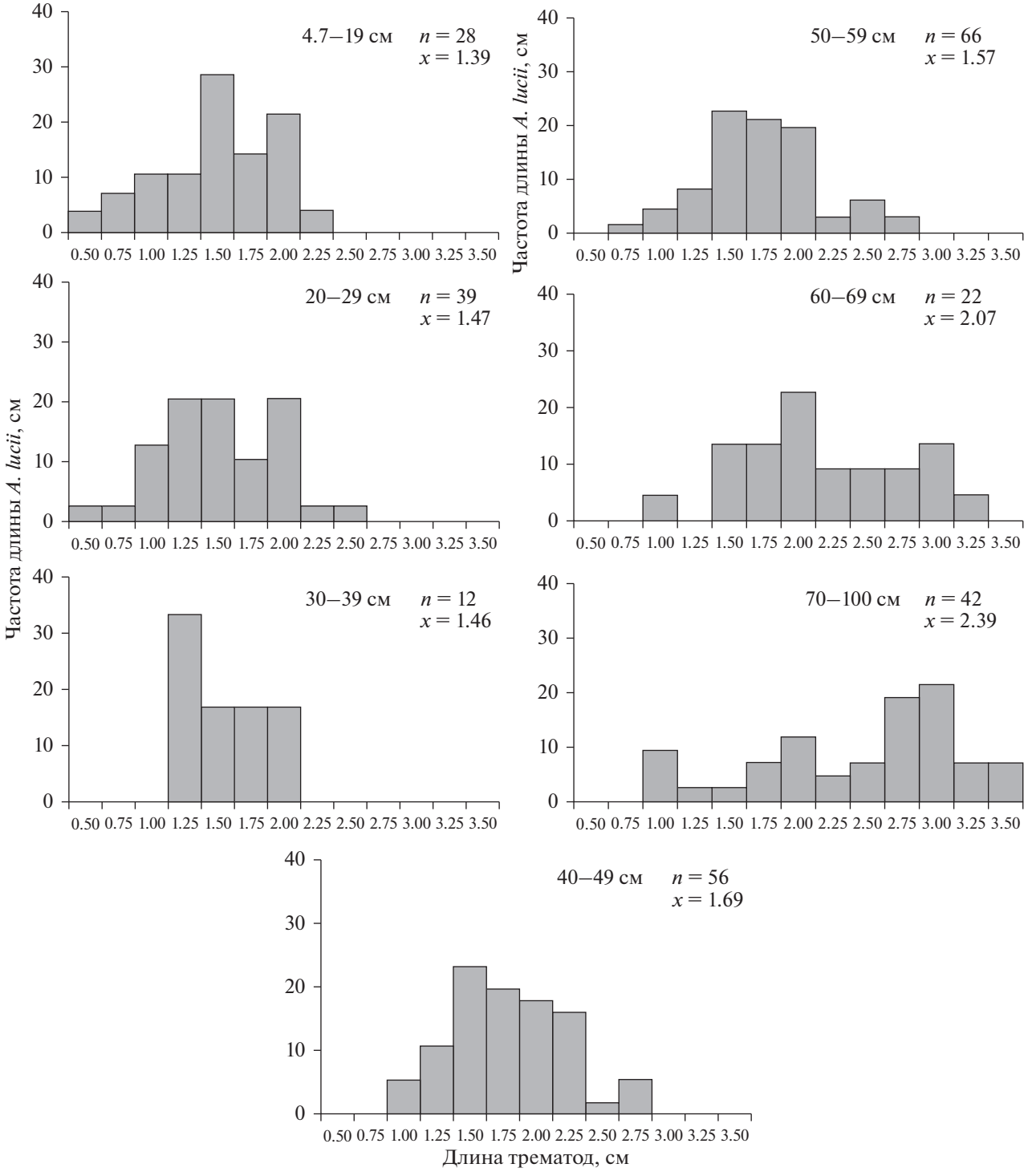

Рис. 4. Изменения длины тела *Azygia lucii* в размерных классах щуки.

нако специальные исследования количественной оценки каннибализма щук с учетом влияния различных факторов отсутствуют. Очевидно, чаще всего объектом каннибализма становятся молодые щуки – сеголетки и годовики (Фортунатов, Попова, 1973). Каннибализм проявляется очень рано, и, будучи сеголетками, щуки способны поедать себе подобных. В Сямозере каннибализм годовиков 1+ (2%) был выше, чем у рыб в возрасте 2+, 3+, 4+, 5+, 6+ (0.4, 1.0, 0.5, 0.5, 0% соответственно) (Балагурова, 1967). В процентном отношении питание щуки себе подобными сравни-

мо с питанием другими немассовыми видами жертв. Отмечается также, что с возрастом доля каннибализма в питании щуки снижается и крупные особи совсем не питаются особями своего вида. Например, в р. Печора каннибализм щуки достигал в среднем 3.3% по встречаемости (Теплова, Теплов, 1953; Новоселов, 2021), в Сямозере он был в среднем 1.1% и с возрастом снижался до нуля у старых рыб (Балагурова, 1967). В Рыбинском водохранилище процент каннибализма у сеголетков щуки был невелик – 1–3.5% (Макковеева, 1956). Там же каннибализм крупной щуки (>80 см) достигал в среднем 5.7%, средней щуки (>60 см) – 7.2%, а в среднем каннибализм не превышал 6.8% (Задульская, 1960). По другим данным, в Рыбинском водохранилище каннибализм крупной щуки (>70 см) был лишь 0.4–0.9% (Иванова, 1959). Каннибализм щук имел некоторые сезонные особенности. В р. Печора он чаще проявлялся в мае (2.8%) и сентябре (3%), чем в другие месяцы (Теплова, Теплов, 1953).

Приведенные примеры высокой интенсивности инвазии щук *A. lucii* позволяют предположить, что отдельные щуки в результате частого каннибализма накапливают с возрастом значительное количество трематод. Процесс этот может быть растянут во времени, поскольку не каждая съеденная щука заражена *A. lucii*. Кроме того, съеденными могут быть и сеголетки с мелкими молодыми трематодами, и более крупные рыбы со зрелыми червями. В итоге сформировавшаяся в крупной щуке группировка трематод может состоять из червей разного возраста и размера. Действительно, у крупных щук с высокой интенсивностью инвазии встречались трематоды с длиной тела от 0.61 до 3.5 см. Такая группировка трематод сформировалась в результате добавления к уже паразитирующим в щуке старым трематодам очень молодых трематод, полученных в результате поедания зараженных сеголетков щук, более старших щук, а также паратенических хозяев.

Анализ длины трематод из щук-сеголетков и рыб в возрасте 5–10 лет с интенсивностью инвазии 1–3 червя показал, что у старых рыб трематоды в два раза длиннее, чем у сеголетков. Вполне возможно, что такая низкая интенсивность у старых щук сохранилась с момента их заражения церкариями в возрасте 0+, а увеличение размеров свидетельствует о росте трематод и, косвенно, о большой продолжительности их жизни.

В паратенических хозяевах трематоды почти не растут и не достигают половой зрелости. По данным (Петрушевский, Быховская-Павловская, 1935), длина червей из взрослых окуней была лишь 0.18–0.4 см, из налима – 0.7 см, что меньше или сопоставимо с длиной червей из сеголетков щук. Оценивая важность паратенических хозяев в передаче *A. lucii* щуке, в первую очередь следует учитывать их различную зараженность в разных водоемах. Также необходимо знать какую долю в питании щуки занимает тот или иной вид рыбы в данном водоеме. Хотя потенциальный круг паратенических хозяев *A. lucii* в ареале щуки очень широкий (Быховская-Павловская, Кулакова, 1987), в отдельных водоемах он может быть очень узок. В качестве примеров нами использованы лишь те водоемы, в которых с наибольшей вероятностью обитает только *A. lucii*. Так, в Чудском озере из 16 исследованных видов рыб *A. lucii* найдена только у судака (20%, 1–7 экз.) (Когтева, 1957), в оз. Выртсъярв из 11 видов рыб – тоже у судака (6.6%, 1) (Шляпникова, 1957), в оз. Сивер из 11 видов рыб – у окуня (6.6%, 1) (Рейнсоне, 1955), в оз. Дривяты из 19 видов рыб – у судака (Петрушевский и др., 1957). В оз. Селигер азигия найдена у взрослых судаков (58.6%, 1–8) и окуней (26.6%, 1–8), у щук азигия встречалась реже (20%, 1–2), чем у паратенических хозяев (Шульман, Чернышева, 1969). У мальков в этом озере азигия в единичных экземплярах найдена у щуки (33%), окуня (6.6%), язя (1.3%) и плотвы (6.6%, 2) (Кулемина, 1969). В Кременчугском водохранилище азигия в единичных экземплярах встречалась у мальков щуки (6.6%), судака (5.5%) и язя (0.2%) (Комарова, 1982). В небольшом оз. Святое (Дарвинский заповедник), ихтиоценоз которого состоял из щуки, ерша и окуня, азигия встречалась у окуня (40%, 1–3) и ерша (13%, 1–4), по щуке данные отсутствуют (Жохов, Тютин, 1994). Очевидно, в этом озере окунь и ерш были основным рационом щуки. Из приведенных данных видно, что паратеническими хозяевами *A. lucii* в разных водоемах чаще всего бывают судак и окунь, реже – ерш и налим, т.е. рыбы, имеющие желудок. Карповые рыбы – это случайные хозяева, которые заражаются только на стадии личинки или малька. Кроме того, трематоды встречаются у сеголетков и взрослых рыб – паратенических хозяев, и зараженность последних с возрастом увеличивается. Последнее обстоятельство показывает, что паратенические хозяева могут сохранять и накапливать в себе трематод.

В Рыбинском водохранилище паратенические хозяева *A. lucii* были представлены пятью видами рыб: ерш (4%, 1), судак (возраст 7+, 7.7–29.6%, 2–4), окунь (8+, 10–23.7%, 1–2), налим (30–49.4%, 2–36), чехонь (7+, 7%, 1) (Изюмова, 1958, 1959а, 1959б). При такой высокой зараженности эти виды рыб могли играть заметную роль в пополнении группировки *A. lucii* у щук, тем более, что в составе пищи щуки (данные 1953–1963 гг.) окунь достигал 31.6% от общего количества заглочен-

ных рыб, судак 1.1%, ерш 12.4%, налим 0.2%, чехонь 0.7% (Герасимов и др., 2015). Позднее зараженность азигией некоторых паратенических хозяев в водохранилище снизилась. У ерша *A. lucii* отсутствовала (Жохов и др., 2006), зараженность взрослого окуня снизилась (наши данные за 2016 г.: 3+, 2.8%, 1). Изменился и состав пищи щуки (данные 2005–2012 гг.): окунь 15.3%, судак 6.1%, ерш 4.6%, налим 1.5%, чехонь 0% (Герасимов и др., 2015). Высокая зараженность азигией взрослых судаков и окуней служит причиной передачи червей крупным щукам, поскольку крупные щуки питаются более крупной рыбой (Иванова, 1959). В результате к крупным щукам попадают мелкие незрелые трематоды. Это приводит к формированию у крупных щук с высокой интенсивностью инвазии неоднородной по размеру группировки трематод, состоящей из мелких червей, полученных от паратенических хозяев, и из крупных червей, полученных в результате каннибализма или выросших в щуке со времени заражения церкариями. Приведенные примеры свидетельствуют, что в отдельных водоемах паратенические хозяева *A. lucii* играют важную роль в динамике ее численности, в других – их значение невелико. Рассуждая о значении паратенических хозяев для *A. lucii*, следует отметить, что в некоторых водоемах азигии в паратенических хозяевах достигают полой зрелости и фактически становятся дефинитивными хозяевами. Половозрелых *A. lucii* находили у окуня (Петрушевский, Быховская-Павловская, 1935), налима и окуня (Kozicka, 1959), но, несмотря на половозрелость, трематоды из этих рыб всегда имели меньшие размеры, чем трематоды из щуки.

Хотя мариты *A. lucii* имеют высокую плодовитость, зараженность моллюсков всегда очень низкая. В озерах Карелии *Anisus vortex* (L., 1758) был заражен церкариями *A. lucii* на 0.83–1.76% (Фролова, 1975), в Киевском водохранилище *Planorbis planorbis* – на 0.49% (Черногоренко, 1983), в водоемах Казахстана – на 0.1–0.4% (Белякова, 1975). Следует учесть, что размеры самих моллюсков небольшие (диаметр раковины 11–19 мм), а размеры выходящих из них церкарий *A. lucii*, наоборот, очень крупные (1.5–2 мм длины с камерой). Это говорит об очень низкой плодовитости партенит в моллюске. Поедание церкарий мальками щуки – важный и критический момент в жизненном цикле *A. lucii*, благодаря которому в популяцию щуки поступает новое поколение трематод.

Трематоды в щуках быстро растут и созревают. Длина тела церкарий *A. lucii* (*Cercaria splendens* Szidat) достигает 0.085–0.093 см (Оденинг, 1975; Черногоренко, 1983). У исследованных нами сеголеток щук (*SL* 15–20 см, $n = 11$) в конце сентября мариты *A. lucii* имели очень разную длину – от 0.49 до 2.05 см. По данным (Odening, Bockhardt, 1976), мальки щуки поедают церкарий *A. lucii* будучи ≤1.2–3 см. В Рыбинском водохранилище мальки щуки достигают такого размера в начале июня (Иванова, Свирская, 2009). С переходом к хищничеству процесс заражения церкариями прекращается. Сеголетки щуки становятся каннибалами уже при общей длине тела 10–11 см и их жертвы лишь немного уступают им по длине (9.0–9.5 см), а первые проявления каннибализма происходят при длине тела 1.9–2.1 см (Иванова, Свирская, 2013). Количество корма, которое получали за один удачный бросок сеголетки-каннибалы (52–64% массы тела), было в 2–3 раза больше, чем суточный рацион остальных сеголетков, питавшихся молодью карповых рыб. Ранний каннибализм давал сеголеткам преимущество в росте и, как следствие, они достигли бóльших размеров (Иванова, Свирская, 2013). Возможно, что ускорение роста происходит и у трематод, паразитирующих у сеголетков–каннибалов. Этим, вероятно, можно объяснить наблюдаемый осенью у трематод из сеголетков щук большой разброс по длине тела, когда крупные черви длиннее мелких в 4 раза.

В литературе очень мало данных о продолжительности жизни трематод. Принято считать, что большинство рыбных трематод в умеренных широтах живут один год (Moravec, 1982; Тютин, 1996), менее года (Стенько, 1976; Pojmanska, 1985), и только у некоторых видов продолжительность жизни превышает год – 930 сут (Margolis, Boyce, 1969). О продолжительности жизни марит *A. lucii* нет информации, но, учитывая размер трематод, можно предположительно отнести их к долгожителям среди трематод. Исследована связь продолжительности жизни и длины тела эукариот. Установлено, что с увеличением размеров тела продолжительность жизни увеличивается (Шмидт-Ниельсен, 1987; Метельский, 1995). По сравнению со многими другими рыбными трематодами, мариты *A. lucii* выглядят гигантами по размеру и, вероятно, лидируют по продолжительности жизни. По всей видимости, продолжительность жизни *A. lucii* может достигать нескольких лет. Оденинг и Бокхардт (Odening, Bockhardt, 1976) также считали, что продолжительность жизни *A. lucii* значительно больше одного года.

Основанием для такого предположения служат особенности экологии *A. lucii*. Моллюски сем. Planorbiidae (первый промежуточный хозяин *A. lucii*) обитают в самой прибрежной части водоемов на глубинах 0–30 см, редко превышающих 50 см (Березкина, Старобогатов, 1988). Весной эти биотопы заливаются водой, и здесь нерестит-

ся щука. Чтобы реализовать свой репродуктивный потенциал и заразить моллюсков, трематоды должны именно в период нереста щуки массово откладывать яйца. После нереста щуки покидают нерестилища и откочевывают в более глубокие участки водоема, где моллюски-планорбиды отсутствуют. Самые мелкие щуки (*SL* 10–30 см) с весны до конца лета обитают в прибрежной зоне в диапазоне глубин 1–4 м. Впервые созревающие особи (*SL* 30–40 см) весной встречаются преимущественно на мелководье и на глубине <3–4 м. Крупные особи (*SL* 40–70 см) в конце мая–начале июня уходят на участки с глубинами >10 м (Герасимов и др., 2018). Следующий массовый контакт между трематодами и моллюсками возможен только через год. Возможно, только мелкие щуки дольше других имеют контакт с моллюсками, но их зараженность невелика. Такая стратегия размножения, когда контакт трематод с моллюсками длится непродолжительное время, предполагает большую продолжительность жизни, в течение которой трематоды могут несколько раз реализовать возможность заразить моллюсков.

Выводы. Распределение трематоды *A. lucii* в популяциях щук в большей степени связано с каннибализмом щук и с большой продолжительностью жизни трематод. Агрегированность распределения трематод обусловлена высокой степенью каннибализма, свойственной, по-видимому, только отдельным особям щук. Паратенические хозяева имеют важное значение в динамике численности *A. lucii*, особенно в отдельных водоемах, формируя у крупных щук неоднородную по размеру и возрасту группировку трематод. Особенность жизненного цикла, при которой время контакта трематод с моллюсками непродолжительно, предполагает продолжительность жизни марит *A. lucii*, значительно превышающую один год.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки (121051100100-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балагурова М.В. 1967. Материалы по питанию щуки // Изв. ВНИИОРХ. Т. 62. С. 195.

Белякова Ю.В. 1975. Зараженность пресноводных моллюсков Казахстана личинками трематод, паразитирующих у рыб // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата: “Наука” Казахской ССР. С. 173.

Березкина Г.В., Старобогатов Я.И. 1988. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 174. Ленинград.

Быховская-Павловская И.Е., Кулакова А.П. 1987. Класс Трематоды – Trematoda. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ленинград: Изд-во “Наука”. С. 77.

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2015. Щука // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 184.

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2018. Пространственное распределение и структура популяции щуки *Esox lucius* Рыбинского водохранилища в период потепления климата // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 31. https://doi.org/10.7868/S0042875218010058

Горбунова М.Н. 1936. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы // Уч. записки Ленинград. гос. ун-та. № 7. Сер. биол. 3. С. 5.

Жохов А.Е., Пугачева М.Н., Молодожникова Н.М., Мироновский А.Н. 2006. Гельминтофауна ерша *Gymnocephalus cernuus* L. (Perciformes, Percidae) Рыбинского водохранилища: восстановление после депрессии численности хозяина // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 702.

Жохов А.Е., Тютин А.В. 1994. Паразитофауна рыб в условиях ацидификации озер // Структура и функционирование экосистем ацидных озер // Тр. Инта биологии внутр. вод РАН. Вып. 70(73). Санкт-Петербург: Наука. С. 186.

Задульская Е.С. 1960. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповед. Вып. VI. С. 345.

Иванова М.Н. 1959. О питании щуки Рыбинского водохранилища // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутр. вод. Москва: Изд-во АН СССР. С. 311.

Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2002. Изменчивость числа позвонков, длины и массы тела сеголеток щуки *Esox lucius* в зависимости от условий обитания родителей // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 4. С. 503.

Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2009. О проявлении компенсационного роста у молоди щуки *Esox lucius* // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Матер. XXVIII Междунар. конф. 5–8 октября 2009 г. г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 240.

Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2013. О размерной иерархии у молоди щуки *Esox lucius* // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 327. https://doi.org/10.7868/S0042875213030041.

Изюмова Н.А. 1958. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь) // Тр. биол. ст. “Борок”. Вып. 3. С. 384.

Изюмова Н.А. 1959а. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 2(5). С. 174.

Изюмова Н.А. 1959б. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (плотва, ерш) // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 1(4). С. 332.

Когтева Е.П. 1957. Паразиты рыб Псковско-Чудского водоема // Изв. ВНИИОРХ. Т. 42. С. 243.

Комарова Т.И. 1982. Паразиты молоди рыб Кременчугского водохранилища и их влияние на организм хозяев. Киев: Наукова думка.

Кулемина И.В. 1969. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. С. 87.

Либерман Е.Л., Козлов С.А. 2018. Особенности паразитофауны *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) реки Тобол в зимний период жизненного цикла // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 20. № 2. С. 124.

Макковеева И.И. 1956. Питание молоди щуки Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Вып. 7. С. 60.

Маркова Т.Г. 1958. Сезонные изменения паразитофауны щуки // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 12. С. 1801.

Метельский С. Т. 1995. Связь продолжительности жизни эукариот (животных и растений) с некоторыми их физическими характеристиками // Журн. общей биологии. Т. 56. № 6. С. 723.

Новоселов А. П. 2021. Видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны бассейна р. Печоры // Биология внутр. вод. № 3. С. 261. https://doi.org/10.31857/S0320965221030116

Оденинг К. 1975. *Cercaria splendens* Szidat – личинка трематоды *Azygia lucii* Looss // Паразитология. Т. 9. Вып. 3. С. 232.

Пермитин И.Е. 1959. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. № 2(5). Москва: Изд-во АН СССР. С. 148.

Петрушевский Г.К., Быховская-Павловская И.Е. 1935. Материалы по паразитологии рыб Карелии. Паразиты рыб района Кончозера // Тр. Бородинской биол. станции в Карелии. Т. 8(1). С. 15.

Петрушевский Г.К., Мосевич М.В., Щупаков И.Г. 1948. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша // Изв. ВНИИОРХ. Т. 27. С. 67.

Петрушевский Г.К., Позднякова М.Н., Шульман С.С. 1957. Паразиты рыб Браславских озер Белоруссии // Изв. ВНИИОРХ. Т. 42. С. 337.

Полянский Ю.И., Шульман С.С. 1956. Возрастные изменения паразитофауны рыб // Тр. Карело-Финского филиала АН СССР. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР. С. 3.

Рейнсоне А.Д. 1955. Материалы по паразитофауне рыб оз. Сивер // Тр. Ин-та биологии АН ЛатвССР. Т. 2. Вып. 1. С. 191.

Скрябин К.И. 1958. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Москва: Изд-во АН СССР. Т. 14. С. 670.

Стенько Р.П. 1976. Жизненный цикл трематоды *Crowcrocaecum skrjabini* (Ivanitzky, 1928) (Allocreadiata, Opecoelidae) // Паразитология. Т. 10. Вып. 1. С. 9.

Теплова Е.Н., Теплов В.П. 1953. Питание щуки в бассейне Верхней Печоры // Вопр. ихтиологии. Вып. 1. С. 94.

Тютин А.В. 1996. Сезонная динамика зараженности окуневых рыб трематодой *Bunodera luciopercae* в условиях Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 1. С. 73.

Фортунатов К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. Москва: Изд-во “Наука”.

Фролова Е.Н. 1975. Личинки трематод в моллюсках Южной Карелии. Ленинград: Изд-во “Наука”.

Черногоренко М.И. 1983. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ. Киев: Наукова думка.

Шляпникова Р.Л. 1957. Материалы к паразитофауне рыб озера Выртсъярв // Изв. ВНИИОРХ. Т. 42. С. 270.

Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? Москва: Мир. (Knut Schmidt-Nielsen. 1984. Why is animal size so important? Cambridge University Press).

Шульман Р.Е., Чернышева Н.Б. 1969. Паразитофауна отдельных видов рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. С. 59.

Kozicka J. 1959. Parasites of fishes of Druzno Lake // Acata Parasitologica Polonica. V. 7. P. 1.

Margolis L., Boyce N.P. 1969. Life span, maturation, and growth of two hemiurid trematodes, *Tubulovesicula lindbergi* and *Lecithaster gibbosus*, in Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. P. 893.

Moravec F. 1982. A contribution to the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Trematoda: Allocreadiidae) // Věst. čs. Společ. Zool. V. 46. P. 15.

Odening K. 1976. Der Lebenzyklus von *Azygia lucii* (Trematoda) – Untersuchungen im Gebiet der DDR // Biologisches Zentralblatt. V. 95. № 1. S. 57.

Odening K., Bockhardt I. 1976. On the seasonal occurrence of *Azygia lucii* (Trematoda) in *Esox lucius* (Pisces) // Zoologischer Anzeiger. V. 196. № 3/4. P. 182.

Pojmanska T. 1985. An analysis of seasonality of incidence and maturation of some fish parasites, with regard to thermal factor. V. Digeneans of the genus *Sphaerostoma* Rudolphi, 1809. General conclusion // Acta Parasitol. Polonica. V. 30. P. 35.

Rózsa L., Reiczigel J., Majoros G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitol. V. 86. P. 228.

Pike Cannibalism, Paratenic Hosts and Trematode Life Span as Factors Influencing the Distribution of *Azygia lucii* in the Definitive Host Population

A. E. Zhokhov[1], * and M. N. Pugacheva[1]

[1]*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*
**e-mail: zhokhov@ibiw.ru*

The ratio of the body length of the trematodes *Azygia lucii* and the body length of pikes in the population of the Rybinsk Reservoir was studied. The material was collected in September–October from 2018 to 2021. A total 386 pike was divided into seven size classes according to body length (range 4.7–83 cm). The prevalence of *A. lucii* increased from 14.2% in underyearlings to 46.2% in pikes 9+. The distribution of the trematodes in all size classes was aggregated. The usual intensity of invasion was 1–3 trematodes in all classes; the proportion of fish with this intensity of invasion varied from 62.5 to 83.3%. A total of 259 worms were measured. The body length of the found worms ranged from 0.49 to 3.5 cm. The average length of *A. lucii* increased with host size from 1.39 cm in underyearlings to 2.39 cm in older pikes. The largest trematodes (3–3.5 cm long) were found in the largest pikes. Distribution/redistribution of trematodes in the pike population occurs due to pike cannibalism. Due to this, a group of trematodes is formed in large pikes, consisting of worms of different ages and sizes. An important role in the formation of such groups of trematodes is played by paratenic hosts. Their significance depends on their infection rate and the proportion in diet of pike in a particular reservoir. Features of the biology of *A. lucii* (large body size, short contact of trematodes with mollusks) suggest a long lifespan of marites.

Keywords: Trematoda, *Azygia lucii*, pike, *Esox lucius*, cannibalism, lifespan, distribution, paratenic host

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 1, с. 125–128

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.261/296

НОВЫЙ ДЛЯ НАУКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ РОДА *Aulacoseira* (Bacillariophyta) ИЗ ЧУКОТКИ (РОССИЯ)

© 2023 г. С. И. Генкал*

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

**e-mail: genkal@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 11.03.2021 г.
После доработки 16.02.2022 г.
Принята к публикации 15.03.2022 г.

С помощью сканирующей электронной микроскопии описан новый для науки вид диатомовых водорослей *Aulacoseira chukotkaensis* sp. nov. Новый вид имеет морфологическое сходство с другими видами рода, но отличается от *A. alpigena* числом рядов ареол в 10 мкм, длиной и формой шипов, от *A. helvetica* – высотой створки и числом рядов ареол в 10 мкм и от *A. pardata* – формой шипов и числом рядов ареол в 10 мкм.

Ключевые слова: река Мамолина, Чукотка, Bacillariophyta, *Aulacoseira chukotkaensis*, новый вид, морфология, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0320965223010059, **EDN:** KRUFAN

ВВЕДЕНИЕ

Центрические диатомовые водоросли рода *Aulacoseira* Twaites долгое время рассматривались в составе рода *Melosira* C. Agardh. В 1979 г. Р. Симонсен (Simonsen, 1979) восстановил этот род и отнес к нему виды так называемой “группы *Melosira granulata*”.

В одной из первых систематических сводок по диатомовым водорослям России (Диатомовый..., 1949; Определитель..., 1951) и последующих работах (Комаренко, Васильева, 1975) приведено ~30 современных пресноводных видов, разновидностей и форм рода *Melosira*, большинство из которых сегодня относят к *Aulacoseira*. Через 40 лет этот список был уточнен, и в него включено 15 видов, разновидностей и форм *Aulacoseira* (Давыдова, Моисеева, 1992). В последние годы описан ряд новых для науки видов, также обнаружены новые для флоры России таксоны, что позволило уточнить и расширить список представителей рода *Aulacoseira*, к настоящему времени насчитывающий 23 вида (Генкал, Трифонова, 2009; Генкал и др., 2011, 2015; Харитонов, Генкал, 2012; Куликовский и др., 2016; Чудаев, Гололобова, 2016; Генкал, Ярушина, 2018).

По литературным источникам (Харитонов, 1978, 1981, 2014; Харитонов, Генкал, 2012), в водоемах Чукотки зафиксировано 17 видов рода *Aulacoseira*. Данные по видовому составу диатомовых водорослей р. Мамолина отсутствуют.

Материалом для настоящей работы послужил фитобентос из р. Мамолина (приток р. Анадырь, Чукотка), собранный в сентябре 1979 г. Освобождение створок диатомей от органического вещества проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975), препарат изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-25S.

При изучении материалов выявлены створки *Aulacoseira*, которые, по нашему мнению, принадлежат новому для науки виду, его описание приведено ниже.

***Aulacoseira chukotkaensis* Genkal sp. nov.** (Fig. 1).

Cells cylindrical, tightly linked with linking spines into chains. Valve dimensions: diameter 5.3–11.8 μm, mantle height 4.5–8.2 μm. Valve face flat, at the valve edge with a ring of areolae between the spines, sometimes other irregularly spaced areolae at the valve margin present. Rest of valve face smooth. Taperred with small lateral processes spines present at the valve face/valve mantle junction. Valve mantle showing longitudinal, obliquely to spirally curved rows of circular to slightly pervalvary elongate areolae running dextrorsely, 14–16 rows in 10 μm, 16–25 areolae in 10 μm in a row. Collar with a ringleist, V-shaped in the cross-section.

Holotype (here designated): Slide № 3610 (marked here in Fig. 1a) in S.I. Genkal’s collection, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences (IBIW RAS), 369 Anadyr River. Fig. 1a illustrates the holotype.

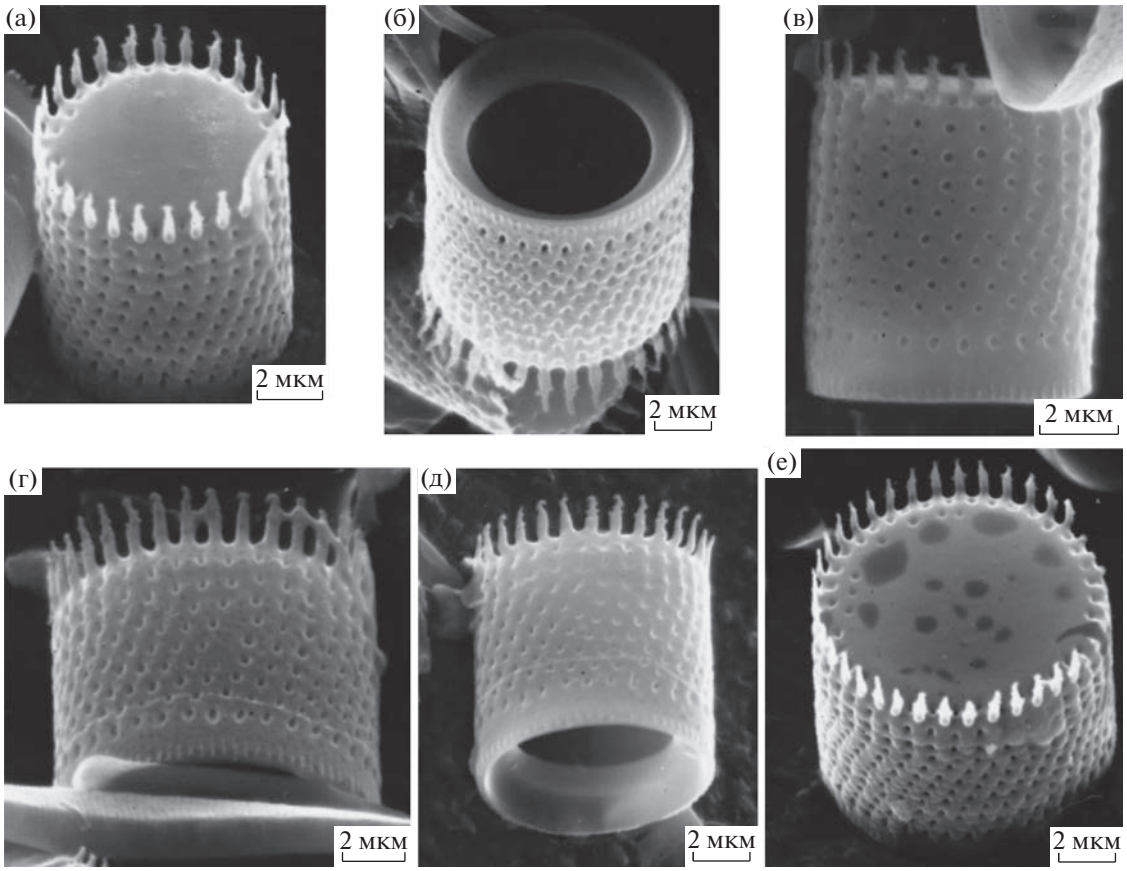

Рис. 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) створок *Aulacoseira chukotkaensis* с наружной поверхности: а–е – шипы, ряды ареол на загибе створки; а, е – лицевая часть створки; б, д – кольцевидная диафрагма.

Type locality: Mamolina River, Chukotka, Russia.

Etymology: The species is named after the region where it was found.

Distribution: Mamolina River (Chukotka).

Вид *A. chukotkaensis* имеет сходство с *A. alpigena* (Grunow) Krammer по размерным признакам и общему абрису створки (табл. 1), но отличается от последнего меньшим числом рядов ареол в 10 мкм, большей длиной шипов и их формой (для сравнения рис. 1 и Houk et al., 2017, Plate 191), которые у *A. alpigena* варьируют от лопатовидных до ветвящихся на конце. Недавно Хоук и др. (Houk et al., 2017) опубликовали результаты изучения *A. helvetica* (Hustedt) Houk, Klee et Tanaka с помощью сканирующей электронной микроскопии (табл. 1). Эти авторы привели иллюстрации типового материала 1932 г. из Швейцарии (Houk et al., 2017, Plate 219) и современного 1983 г. из Словакии (Houk et al., 2017, Plate 220). Створки из типового материала, по нашему мнению, конспецифичны с *A. alpigena*, а приведенные в фототаблице по длине и форме шипов (конические с более или менее притупленными концами) отличаются от таковых *A. alpigena*. По нашему мнению, эта водоросль относится к другому виду и имеет большое сходство с *A. chukotkaensis*, но отличается меньшей высотой створки и бóльшим числом рядов ареол в 10 мкм (согласно измерениям по фотографиям (Houk et al., 2017, Plate 220) – от 1.8–2.2 и 20–25 мкм соответственно). Вид *A. chukotkaensis* также имеет сходство с *A. pardata* English et Potapova (English, Potapova, 2009), который отличается от первого вида формой шипов (раздвоенные на конце или в форме лопатки с небольшими боковыми зубчиками по всей длине шипа), по расположению ареол на загибе створки и числу рядов ареол в 10 мкм (табл. 1).

Проведенное исследование позволило выявить новый для науки вид диатомовых водорослей и расширить видовой состав рода *Aulacoseira* для флоры Чукотки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 121051100099-5.

Таблица 1. Изменчивость морфологических признаков у сходных видов рода *Aulacoseira*

Морфологический признак	*A. alpigena* (Houk et al., 2017)	*A. helvetica* (Houk et al., 2017)	*A. pardata* (Genkal, Kulikovskiy, 2016)	*A. chukotkaensis* (Данные авторов)
Диаметр створки, мкм	4–15	6–12	5–13	5.3–11.8
Высота створки, мкм	4–7	10–13	1.8–7	4.5–8.2
Число рядов ареол в 10 мкм на загибе створки	15–22	20–25*	9–15	14–16
Расположение ареол:				
на лицевой части створки	Кольцо ареол по периметру створки, иногда имеется второе кольцо	Кольцо ареол по периметру створки	Кольцо ареол по периметру створки	Кольцо ареол по периметру створки, иногда имеется второе кольцо
на загибе створки	В наклонных или спирально изогнутых рядах	В слегка наклонных или прямых рядах	В прямых рядах	В наклонных или спирально изогнутых рядах
Форма шипов	От лопатовидных до ветвящихся на конце	Конические с более или менее притупленными концами	Раздвоенные на конце или в форме лопатки с небольшими боковыми зубчиками по всей длине шипа	Конические или конические с небольшими боковыми отростками

* Согласно измерениям на иллюстрациях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. Москва: Наука.

Давыдова Н.Н., Моисеева А.И. 1992. Род: *Aulacosir*a Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 2. Санкт-Петербург: Наука.

Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. Москва: Научный мир.

Генкал С.И., Трифонова И.С. 2009. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”.

Генкал С.И., Ярушина М.И. 2018. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. Москва: Научный мир.

Диатомовый анализ. 1949. Кн. 2. Москва: Госгеолитиздат.

Комаренко Л.Е., Васильева И.И. 1975. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. Москва: Наука.

Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951. Вып. 4. Диатомовые водоросли. Москва: Советская наука.

Чудаев Д.А., Гололобова М.А. 2016. Диатомовые водоросли озера Глубокого (Московская область). Москва: Тов-во науч. изданий КМК.

Харитонов В.Г. 1978. О диатомовых водорослях р. Анадырь // Новости систематики низших растений. Т. 15. С. 62.

Харитонов В.Г. 1981. Диатомовые водоросли озера Майорского (Анадырский район) // Бот. журн. Т. 66. № 4. С. 542.

Харитонов В. Г. 2014. Диатомовые водоросли Колымы. Магадан: Кордис.

Харитонов В.Г., Генкал С.И. 2012. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын и его окрестностей (Чукотка). Магадан: Северо-восточный науч. центр РАН.

English J., Potapova M. 2009. *Aulacoseira pardata* sp. nov., *A. nivalis* comb. nov., *A. nivaloides* comb. et stat. nov., and their occurrences in western North America // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. № 158. P. 37.

Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae // Fottea 17 (Suppl.). S.1.

Simonsen R. 1979. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. № 2. P. 9.

New Representative of the Genus *Aulacoseira* (Bacillariophyta) from Chukotka (Russia)

S. I. Genkal*

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

**e-mail: genkal@ibiw.ru*

A new species of diatoms, *Aulacoseira chukotkaensis* sp. nov., has been described using scanning electron microscopy. The new species has morphological similarity to other *Aulacoseira* taxa but can be distinguished from *A. alpigena* by the number of rows of areolae in 10 μm and the length and shape of spines, from *A. helvetica* by the valve height and the number of areolae rows in 10 μm, and from *A. pardata* by the shape of spines and the number of rows of areolae in 10 μm.

Keywords: Mamolina River, Chukotka, Bacillariophyta, *Aulacoseira chukotkaensis*, new species, morphology, electron microscopy