

ISSN 0320-9652

Номер 5

Сентябрь - Октябрь
2023



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2023

Тема спецвыпуска: Актуальные проблемы изучения ракообразных

Редактор: Т. И. Добрынина

Локальные фаунистические ассоциации ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera) водоемов левобережья р. Лена (Якутия, Россия)

Л. В. Андреева, Д. Г. Селезнев, П. Г. Гарибян, А. А. Котов 577

Первые сведения о видовом составе и количественном развитии ветвистоусых ракообразных (Cladocera) болотных экосистем (Калининградская обл., Россия)

А. С. Семенова, М. Г. Напреенко 590

Современное состояние фауны ветвистоусых и веслоногих ракообразных (Crustacea: Cladocera, Sorepoda) оз. Дод-Цаган (Дархатская котловина, Монголия)

Н. Г. Шевелева, Ч. Аюушсурен, Н. Тувшинжаргал, Е. П. Зайцева, Л. В. Суханова 606

Первая находка сибирского диаптомуса *Leptodiptomus* cf. *angustilobus* (Sorepoda: Calanoida) в Европе

В. С. Жихарев, Е. Б. Фефилова, М. А. Терешина, О. П. Дубовская, Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова 620

Первая находка *Acanthocyclops trajani* (Sorepoda, Cyclopidae) в Вислинском заливе Балтийского моря

А. С. Семенова, И. М. Мирабдуллаев, Н. Г. Шевелева, В. Н. Подшивалина 626

Находка американского сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) в Ленинградской обл. (Россия)

А. Ю. Тамуленис, Е. А. Стратаненко, Ю. А. Зуев 642

Первая находка инвазионной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* в бассейне оз. Водлозеро (Россия)

И. А. Барышев 647

Морфологическая и генетическая идентификация *Harpacticella inopinata* (Harpacticoida, Sorepoda) из оз. Байкал и р. Енисей (Россия)

Е. Б. Фефилова, Е. И. Попова, Т. Ю. Майор, А. А. Новиков, И. О. Велегжанинов, М. А. Голубев, А. С. Бакашкина 650

Сравнение структуры обонятельных сенсилл у литоральных и глубоководных амфипод (Amphipoda, Crustacea) Байкальского региона

Ю. А. Широкова, А. Е. Саранчина, Ж. М. Шатилина, Н. Д. Кашук, М. А. Тимофеев 660

Уникальные гаплотипы *Artemia salina* (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca) в гиперсоленом оз. Сасык-Сиваш (Крым)

А. О. Лантушенко, Я. В. Мегер, А. В. Гаджи, Е. В. Ануфриева, Н. В. Шадрин 671

Фактор солёности как лимитирующий потенциальное таксономическое богатство ракообразных в экосистемах гиперсоленых водоемов мира (обзор)

Е. В. Ануфриева, Н. В. Шадрин 680

Сезонная динамика роста и продукции *Monoporeia affinis* (Amphipoda: Pontoporeiidae) в субарктическом озере: роль температуры и трофических условий

А. А. Максимов, О. Б. Максимова, Н. В. Усов 688

Подходы к определению референтных значений функциональных показателей пресноводных раков (Decapoda, Astacidae)

Т. В. Кузнецова, В. А. Любимцев, С. В. Сладкова, С. В. Холодкевич 699

Кардиоактивность *Pontastacus leptodactylus* (Decapoda) при длительном воздействии среды повышенной солености: о возможности использования пресноводных раков в тестировании солоноватых вод

С. В. Сладкова, Т. В. Кузнецова, В. А. Любимцев, С. В. Холодкевич

708

Гематологические показатели австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae) при экспозиции на воздухе

Д. Н. Скафарь, О. В. Стрелкова, Д. В. Шумейко

715

УДК 574.5

ЛОКАЛЬНЫЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ АССОЦИАЦИИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (Crustacea: Cladocera) ВОДОЕМОВ ЛЕВОБЕРЕЖЬЯ р. ЛЕНА (ЯКУТИЯ, РОССИЯ)

© 2023 г. Л. В. Андреева^а, *, Д. Г. Селезнев^{б, с}, П. Г. Гарибян^б, А. А. Котов^б

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

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

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

*e-mail: au_196@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2023 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 03.04.2023 г.

Исследован видовой состав ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera) водоемов левого берега р. Лена в районе г. Якутск и его окрестностей. Выявлены локальные фаунистические ассоциации, характерные для данного региона, при этом был использован статистический подход, основанный на функции биномиального распределения. В результате исследования было зарегистрировано 68 таксонов и выделено 8 четко обособленных групп таксонов, составляющих ядра локальных фаунистических ассоциаций ветвистоусых ракообразных в различных водоемах и/или различных биотопах внутри одного водоема. Показано, что водоемы долины р. Лена и плакора различаются и по видовому составу, и по ассоциациям ветвистоусых ракообразных. Как минимум одна видовая ассоциация Cladocera приурочена к прудам с заметным антропогенным влиянием. Таким образом, удалось выявить не только виды, характерные для городских водоемов, но и локальные фаунистические ассоциации, наличие которых в городе свидетельствует о значительной антропогенной нагрузке. Выделенные кластеры могут быть интерпретированы с точки зрения приуроченностей отдельных видов к водоемам разных типов и разным экологическим зонам одного водоема.

Ключевые слова: Cladocera, ассоциация, антропогенные факторы, река Лена, Республика Якутия

DOI: 10.31857/S0320965223050029, **EDN:** JDVBWM

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время появляется все больше исследований биотических взаимодействий в пресноводных сообществах в рамках макроэкологического подхода, объединяющего “количественные методы и модели, позволяющие выделить частные или универсальные закономерности сосуществования сообществ” (Шитиков и др., 2010). Однако учесть представителей всех многочисленных макротаксонов водных организмов, как минимум, крайне затруднительно. Полную инвентаризацию видового состава сообществ проводят, например, в рамках работ по изучению ДНК окружающей среды (Adamowicz et al., 2016; Lim et al., 2016). Однако эти технологии крайне слабо применяются в гидробиологических исследованиях. Более того, применение понятия “сообщество” весьма дискуссионно и связано с большой неопределенностью (Жирков, 2017).

Упрощенным подходом к идентификации сообществ может стать выявление пулов взаимно

приуроченных (=ассоциированных) видов, следуя определению “ассоциации” Жиркова (2017) как “элементарной (не допускающей дальнейшего деления) синэкологической единицы”. Но даже подобный подход, применяемый преимущественно геоботаниками, предполагает разнообразную (нестандартизованную) методологию (Розенберг и др., 1999). Первым шагом в направлении идентификации сообществ можно рассматривать выявление локальных фаунистических ассоциаций, в простейшем случае представляющих группировки совместно встреченных в данном районе видов вне зависимости от их численностей в отдельных локалитетах, основанное на анализе списков видов из разных локалитетов. Для этого используют такие методы анализа, как корреляционный анализ, дисперсионный текст Шлюттера (Schlutter, 1984), различные метрики сходства/различия (например, индекс Брея–Кертисса (Bray, Curtis, 1957)) и специализированные

индексы (например, индекс С-заполнения (Stone, Roberts, 1990)).

Гидробионты считаются удобным объектом для подобных исследований, поскольку все их население на некоей территории, в отличие от сухопутных животных, разбито на заведомо дискретные единицы – население отдельных водоемов с возможными ассоциациями в каждом из них. Микроскопические ракообразные, в первую очередь Cladocera (Crustacea: Branchiopoda), – важное структурное и функциональное звено пресноводных экосистем, поэтому их часто используют в качестве индикаторной группы в мониторинге экологического состояния континентальных водоемов (Крючкова, 1973; Винберг и др., 1977; Николаев, 1981; Крылов и др., 2021; Подшивалина, 2021). Представляет интерес инвентаризация не только видов ветвистоусых ракообразных, но и их локальных фаунистических ассоциаций, характерных для различных водоемов, в том числе, затронутых и незатронутых человеческой деятельностью. Последние не так-то просто найти в Европейской России, где подавляющее большинство водных объектов уже трансформировано человеком в той или иной степени (Иванова, 1997; Reshetnyak, 2010; Шурганова и др., 2011). Однако мало затронутые человеческой деятельностью водоемы можно относительно легко выявить в Восточной Сибири с незначительной плотностью населения, где также имеются городские водоемы, явно подверженные значительной антропогенной трансформации.

К таковым регионам относится Центральная Якутия. Лишь малая толика водоемов Республики Саха (Якутия), обширнейшей территории Восточной Сибири, изучена относительно полно, особенно в части микроскопических ракообразных, к которым относятся ветвистоусые ракообразные (Пирожников, Шульга, 1957; Соколова, 1972, 1979; Собакина, Кириллов, 2007; Собакина и др., 2009; Abramova, Vishnyakova, 2012; Nigamatzyanova et al., 2016; Novichkova et al., 2020; Chertoprud, Novichkova, 2021). Среднее течение р. Лена и ее притоков исследовано относительно неплохо (Бенинг, 1942; Комаренко, 1956; Соколова, Собакина, 2003; Кириллов и др., 2009; Климовский и др., 2015), озера в этом районе также изучают довольно активно (Кондратьева, 2008; Собакина, 2000; Собакина, Соколова, 2012). По большей части, это касается пелагического зоопланктона, в то время как рачки литоральной зоны исследованы гораздо слабее (Коровчинский и др., 2021). Следует отметить, что за последние годы значительно изменилась систематика многих родов ветвистоусых ракообразных, поэтому очевидна необходимость обновления сведений об их таксономическом составе в Центральной Якутии, подобные исследования начаты в предыдущие годы (Климовский и др., 2015; Garibian et al., 2018). В настоящее время статус отдельных таксонов данного

региона проверяется генетическими методами (Garibian et al., 2020, 2021; Kotov et al., 2021). К настоящему времени видовой состав Cladocera Республики Саха изучают достаточно активно, однако не предпринимаются попытки выявить ассоциации ветвистоусых ракообразных, характерные для различных биотопов.

Цель работы – исследовать видовой состав ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera) водоемов левого берега р. Лена в районе г. Якутск и его окрестностей (61.6°–63.5° с.ш., 128.8°–130° в.д.); выявить локальные фаунистические ассоциации, характерные для данного региона, используя статистический подход, основанный на функции биномиального распределения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основным материалом для исследования послужили пробы (всего 101) из водоемов городского округа г. Якутск (70 проб), а также Намского (28 проб) и Хангаласского (3 пробы) улусов (рис. 1), собранные в вегетационный период (с конца июня по начало сентября) с 1990 по 2021 гг. При исследовании каждого относительно крупного водоема (с максимальной длиной ≥ 100 м) проводили отбор качественных проб из прибрежной и центральной зон. В мелких водоемах (небольшие старицы, пруды, временные водоемы) отбирали одну интегральную пробу. Для лова использовали планктонные сети разнообразных конструкций с диаметром ячеи ≤ 50 мкм. Пробы фиксировали 96%-ным этиловым спиртом.

Ветвистоусых ракообразных, находящихся в пробах, определяли до вида, в сложных ситуациях – до группы видов, а в случае особо сложных в таксономическом отношении групп – до рода. По результатам разбора проб составляли список всех таксонов Cladocera, встреченных в каждой пробе, полученные списки видов вносились в специальную базу данных в формате Microsoft Access 2013. Весь собранный материал в настоящее время хранится в коллекции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Каждый вид относили к фаунистическому комплексу по схеме А.А. Котова: (Котов, 2016) с незначительными изменениями по: (Гарибян и др., 2020). Экологические предпочтения каждого таксона трактовали согласно ранее полученным обобщающим публикациям по всем ветвистоусым ракообразным Северной Евразии (Fryer, 1993; Коровчинский и др., 2021a, 2021b), а также более детальным специальным обзорам по Stenopoda (Коровчинский, 2004), бентосным Anomopoda (Котов, 2006), отдельным родам Chydoridae (Fryer, 1968; Смирнов, 1971) и Macrothricidae (Fryer, 1974; Смирнов, 1976).



Рис. 1. Район исследования (исходные карты взяты с портала Open Street Map (<https://www.openstreetmap.org>). Кружками обозначены места отбора проб.

Выявление локальных фаунистических ассоциаций. При определении пар взаимно ассоциированных видов использовали биномиальное распределение по алгоритму, предложенному А.А. Прокиным с соавт. (2021), с модификацией (Kotov et al.,

2022). Генеральной совокупностью считали весь потенциально возможный (бесконечный) объем проб в данном биотопе, выборкой – взятые исследователем пробы, успехом испытания Бернулли – совместное обнаружение двух видов. В качестве

его вероятности использовали апостериорную оценку (p):

$$p = \frac{m}{N} \cdot \frac{n}{N},$$

где m и n — число проб, содержащих первый и второй виды, N — общее число проб. Взаимную ассоциированность видов определяли вычислением 95%-ного и 99%-ного одностороннего доверительного интервала функции биномиального распределения.

Расчеты взаимной ассоциированности проводили в среде статистического анализа R (R Core Team, 2020), визуализацию результатов — в пакете igraph (Csardi, Nepusz et al., 2006). Группировку вершин графа осуществляли с использованием алгоритма максимизации модулярности (Blondel et al., 2008). Для позиционирования вершин графа использовали алгоритм Фрухтермана—Рейнгольда (Fruchterman, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ фауны. Всего получено 759 определенных ветвистоусых ракообразных, принадлежащих 68 таксонам (табл. 1). Из них семь таксонов определено лишь до рода, поскольку их представляли только ювенильные особи, точное определение которых невозможно при современном уровне развития систематики. Большая часть обнаруженных кладоцер относится к широко распространенному евроазиатскому комплексу (ШЕ) бореального генезиса. Помимо них обнаружены представители эндемичного восточно-азиатского (ЭВ) и восточно-азиатского-американского (ВА) фаунистических комплексов (табл. 1).

Наиболее часто в пробах встречался *Chydorus* cf. *sphaericus* (ШР, 12% проб), относительно часто (в >30 пробах) — *Alonella excisa* (ШР, 5% проб), *Coronatella rectangula* (ШР, 5%), *Scapholeberis mucronata* (ШЕ, 5%), *Acroperus angustatus* (ШЕ, 4%), *Bosmina longirostris* (ШР, 4%), *Graptoleberis testudinaria* (ШР, 4%), *Pleuroxus truncatus* (ШР, 4%). Находки прочих видов были малочисленными (рис. 2). Выявленные виды подразделены на те, которые встречаются исключительно в пределах черты г. Якутск и его ближайших пригородов (16 видов), вне города (9 видов), и прочие, отмеченные и в городе, и вне его (табл. 1).

Локальные фаунистические ассоциации. При уровне значимости $p \leq 0.05$ кластеры взаимной приуроченности выделяются недостаточно четко (рис. 3а), поэтому информация о этих ассоциациях будет обсуждаться только как дополнение к результатам анализа при $p \leq 0.01$. При таком подходе выделено восемь четко обособленных групп таксонов, составляющих ядра локальных фаунистических ассоциаций ветвистоусых ракообразных в

различных водоемах и/или различных биотопах внутри одного водоема (рис. 3б).

Кластер 1, основной кластер “с доминированием дафнид” по терминологии Фрайера (Fryer, 1993), объединяет виды (*Daphnia magna*, *D. curvirostris*), характерные для небольших, мелких, стоячих водоемов. Они встречаются в основном в прудах, испытывающих антропогенное эвтрофирование и замусоривание. Данная локальная фаунистическая ассоциация с полным набором из пяти-шести видов характерна только для водоемов г. Якутск и его ближайших пригородов. В то же время, входящие в состав ассоциации *Ceriodaphnia dubia* и *Pleuroxus aduncus* — более эвритопные виды и они менее тесно связаны с ядром ассоциации. При $p \leq 0.05$ к этой ассоциации примыкает *Scapholeberis rammneri*, который, в целом, характерен для более южных степных водоемов Сибири и редок в более северных лесных водоемах (Garibian et al., 2020).

Кластер 2 объединяет виды пелагического планктона в относительно крупных водоемах: *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Limnoscida frontosa*, *Leptodora kindtii*. Он характерен для крупных стариц р. Лена и совершенно не характерен для водоемов водораздела и мелких лесных озер вне города и его пригородов. Следует отметить особенно сильные связи между таксонами в его пределах. При $p \leq 0.05$ к кластеру примыкают другие виды пелагического планктона: *Daphnia cristata*, *Bythotrephes brevimanus* × *cederstroemi*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma amurensis*, *D. orghidani* и истинно бентосный вид *Macrothrix laticornis*. По-видимому, последний вид, обитающий на дне водоемов, попадает в планктонное “сообщество” в результате взмучивания донных отложений в ходе отбора проб.

Кластер 3 объединяет виды прибрежного планктона (*Polyphemus pediculus*) и нейстона (*Scapholeberis mucronata*) различных озер — от мелких до крупных. Как и в случае с первым кластером, ассоциации этого кластера так же, в основном, характерны для водоемов г. Якутск.

Кластер 4, основной кластер “с доминированием хидорид” по терминологии Фрайера (Fryer, 1993), объединяет бентосно-фитофильные виды крупных водоемов самого разнообразного типа — *Acroperus angustatus*, *Flavolona costata*, *Alonella excisa*, *Pleuroxus truncatus*, *Graptoleberis testudinaria*. Также с ними группируется единственный планктонный вид *Bosmina* cf. *coregoni*, однако сила связи этого вида с другими заметно слабее, чем в ядре ассоциации.

Кластер 5 также объединяет фитофильные виды (*Eurycercus macracanthus* и *Coronatella rectangula*), их присутствие, по-видимому, определяется степенью зарастания водоема макрофитами, а не

Таблица 1. Видовой состав ветвистоусых ракообразных в водоемах различного типа в пределах г. Якутска и его окрестностей

Вид	Водоем						г. Якутск	Вне г. Якутск	Фаунистический комплекс	Кластер при $p \leq 0.01$
	озеро	старица	пруд	лу́жа	болото	прочее				
<i>Acropertus angustatus</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+	-	+	+	ШЕ	4
<i>A. harpae</i> (Baird, 1834)	+	-	-	+	-	+	+	+	ШЕ	-
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	-	+	-	-	-	+	+	-	ШЕ	6
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	+	+	+	+	+	+	+	+	ШР?	-
<i>A. exigua</i> (Lilljeborg, 1853)	+	-	+	+	-	+	+	+	ШР	4
<i>A. nana</i> (Baird, 1850)	+	+	-	-	-	+	+	+	ШР	-
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig, 1860)	+	+	-	+	-	+	+	+	ШЕ	6
<i>B. sibirica</i> Sinev, Karabanov et Kotov, 2020	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Bosmina</i> cf. <i>coregoni</i> Baird, 1857	+	+	-	-	+	+	+	+	ШЕ	4
<i>B. longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	-	+	+	+	-	ШР	-
<i>Bosminopsis zernowi</i> Linko, 1901	-	-	-	-	-	+	-	+	ШЕ	-
<i>Bunops serricaudata</i> Daday, 1888	+	-	-	-	-	-	+	-	ШЕ	-
<i>Bythotrephes brevis</i> + <i>cederstromii</i>	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>B. cederströmii</i> Schödler, 1877	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Camptocercus fennicus</i> Stenroos, 1898	+	-	-	+	-	-	-	+	ШЕ	8
<i>C. rectirostris</i> Schödler, 1862	+	-	-	-	-	-	+	-	ШР	-
<i>C. smirnovi</i> Sinev et Gavrilko, 2021	+	-	-	-	+	-	+	+	ЭВ	-
<i>C. uncinatus</i> Smirnov, 1971	+	-	-	+	-	+	+	+	ВА	-
<i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard, 1894 s.l.	+	+	+	-	+	+	+	+	ШР	1
<i>Ceriodaphnia smirnovi</i> Garibian, Andreeva et Kotov, 2023	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862 s.l.	+	+	-	-	-	+	-	+	ШР	-
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785) s.l.	+	+	-	-	-	+	-	+	ШР	-
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	+	+	-	-	-	+	+	+	ШР	-
<i>Chydorus belyaevae</i> Klimovsky et Kotov, 2015	+	-	-	-	-	+	+	+	ШЕ	-
<i>Ch. biovatus</i> Frey, 1985	-	-	-	-	+	-	+	+	ВА	-
<i>Ch. cf. sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+	+	+	ШР	-

Таблица 1. Продолжение

Вид	Водоем						г. Якутск	Вне г. Якутск	Фаунистический комплекс	Кластер при $p \leq 0.01$
	озеро	старица	пруд	лу́жа	болото	прочее				
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1861)	+	+	+	+	+	+	+	+	ШР	5
<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–	+	+	+	ШЕ	–
<i>D. curvirostris</i> Eylmann, 1887	+	–	+	–	–	+	+	–	ШЕ	1
<i>D. galeata</i> Sars, 1863	+	+	–	–	–	+	+	+	ШР	2
<i>D. longispina</i> O.F. Müller, 1776 s.l.	+	+	+	+	–	+	+	–	–	1
<i>D. magna</i> Straus, 1820	+	–	+	–	–	+	+	–	ШР	1
<i>D. pulex</i> (L., 1758) s.l.	+	–	+	–	–	+	+	–	ШР	–
<i>Diaphanosoma amurense</i> Korovchinsky et Sheleva, 2009	+	–	–	–	–	+	+	–	ЭВ	–
<i>D. brachyurum</i> (Lièvin, 1848)	+	+	+	–	–	+	–	+	ШЕ	3
<i>D. mongolianum</i> Uèno, 1938	+	–	–	–	–	–	+	+	–	2
<i>D. orghidani</i> Negrea, 1982	–	–	–	–	–	+	+	+	ШЕ	–
<i>D. pseudodubium</i> Korovchinsky, 2000	+	–	–	–	–	–	+	+	ЭВ	–
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841) s.l.	+	–	–	+	–	+	+	+	ШЕ	–
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	–	–	–	+	+	+	ШЕ	–
<i>E. macracanthus</i> Frey, 1973	+	+	–	+	+	+	+	+	ЭВ	5
<i>Flavalona costata</i> (Sars, 1862)	+	+	–	+	+	–	+	+	ШР	4
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	+	+	+	+	+	+	+	+	ШР	4
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	+	+	–	–	–	–	+	–	ШР	–
<i>Lathonura rectirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–	–	+	–	–	+	+	ШР	–
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+	–	–	–	–	+	–	+	ШЕ	2
<i>Leydigia leydigi</i> (Schödler, 1863)	–	+	–	–	–	–	+	–	ШЕ	–
<i>Limnospida frontosa</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–	+	+	–	ШЕ	2
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1876	–	–	–	+	–	–	–	+	ШР	–
<i>M. laticornis</i> (Jurine, 1820)	+	+	–	–	–	+	+	+	ШР	6
<i>M. rosea</i> (Lièvin, 1848)	+	–	–	–	–	–	+	+	ШЕ	8
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–	–	+	+	ШЕ	–
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	+	+	+	+	+	ШР	1
<i>P. striatus</i> Schödler, 1863	+	–	–	+	+	–	+	+	ШЕ	–
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	–	+	+	+	+	ШЕ	4

Таблица 1. Окончание

Вид	Водоем						г. Якутск	Вне г. Якутск	Фаунистический комплекс	Кластер при $p \leq 0.01$
	озеро	старича	пруд	лужа	болото	прочее				
<i>P. uncinatus</i> Baird, 1850	+	–	–	–	–	–	+	+	ШР	–
<i>P. yakutensis</i> Garibian, Neretina, Klimovsky et Kotov, 2018	+	–	+	+	–	–	+	–	ВА	–
<i>Polyphemus pediculus</i> (L., 1758)	+	+	–	+	–	+	+	+	ШР	3
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	–	–	–	+	–	–	–	+	ШЕ	–
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776) s.l.	+	+	+	–	–	+	+	–	ШЕ	3
<i>S. rammneri</i> Dumont et Pensaert, 1983	–	+	–	–	–	–	+	+	ШР	–
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	–	–	+	–	ШЕ	–
<i>Simocephalus congener</i> (Koch, 1841)	+	–	–	–	–	–	+	+	ШР	–
<i>S. exspinosus</i> (De Geer, 1778)	+	–	+	–	–	+	+	+	ШР	1
<i>S. mixtus</i> Sars, 1903	+	+	–	+	+	–	+	+	ШР	–
<i>S. serrulatus</i> (Koch, 1841)	+	–	–	–	–	–	+	+	ШР	–
<i>S. vetuloides</i> Sars, 1898	+	+	+	+	–	+	+	–	ВА	–
<i>S. vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	–	+	+	+	ШР	–

Примечание. Принадлежность таксона к тому или иному фаунистическому комплексу дана по: (Котов, 2016) в редакции (Гарибян и др., 2020): ШЕ – широко распространенный евроазиатский комплекс, ЭВ – эндемичный восточно-азиатский, ВА – восточно-азиатский-американский, ШР – неревизованные широко распространенные виды. + вид присутствует, – вид отсутствует (в последнем столбце, не входит ни в какой кластер при $p \leq 0.01$).

его размером. Связь между двумя этими таксонами относительно слабая.

Кластер 6 “с доминированием хидорид” (Fryer, 1993) представлен видами незаросшей прибрежной зоны озер – *Biapertura affinis*, *Alona quadrangularis*, *Macrothrix laticornis*. Преимущественно он характерен только для г. Якутск, поскольку большая часть водоемов вне его характеризуется значительным развитием зоны макрофитов. Связи между видами в этом кластере относительно слабые.

Кластер 7 представлен видами, характерными для зоны плавающих листьев *Nuphar* sp. и *Nymphaea* sp. в преимущественно крупных водоемах (*Sida crystallina*, *Lathonura rectirostris*) независимо от их расположения.

Кластер 8 характерен для истинного бентоса озер разного типа, он не приурочен к водоемам города/вне города. Связь между двумя таксонами при $p \leq 0.01$ весьма слаба.

Следует отметить, что кластеры 3–8, выделенные при $p \leq 0.01$ (рис. 36), образуют при $p \leq 0.05$

единый супер-кластер бентосно-фитофильных видов, встреченный в большинстве проб (рис. 3а).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате исследования водоемов на левобережье р. Лена выявлено 68 таксонов по сравнению с 90 таксонами в предыдущей работе (Климовский и др., 2015) по всей Центральной Якутии, что понятно, принимая во внимание гораздо меньшее число исследованных водоемов, их разброс по широте и общую площадь региона, на которой они расположены. Фауна Центральной Якутии отличается от фаун более южных регионов (в первую очередь, бассейна р. Амур (Котов и др., 2011а, 2011б; Гарибян и др., 2020)) полным отсутствием видов южного тропического комплекса, что вполне объяснимо, поскольку климат Центральной Якутии гораздо более суровый по сравнению с таковым даже в районе северных притоков р. Амур. Северные границы ареалов теплолюбивых видов должны выявляться на раз-

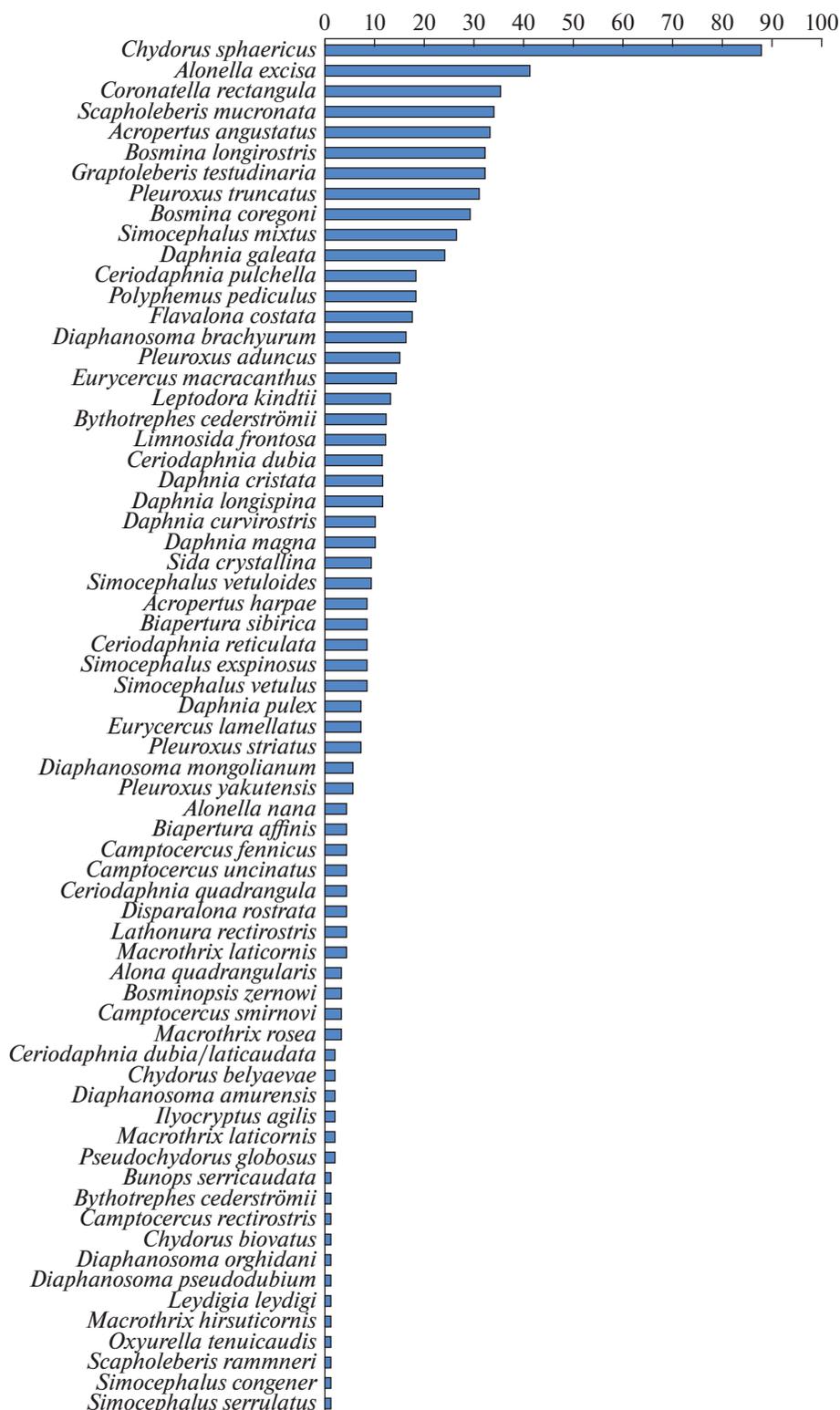


Рис. 2. Встречаемость выявленных видов (число проб, в которых вид был найден), ранжированная по числу находок.

реке Амур – Центральная Якутия. Также в Центральной Якутии относительно невелико число видов эндемичного восточно-азиатского комплекса. Однако, подобные виды могут скр-

ываться среди неревизованных таксонов, и данный вопрос требует специального изучения.

Например, известно, что в Якутии встречаются сразу три вида группы *Chydorus sphaericus*,

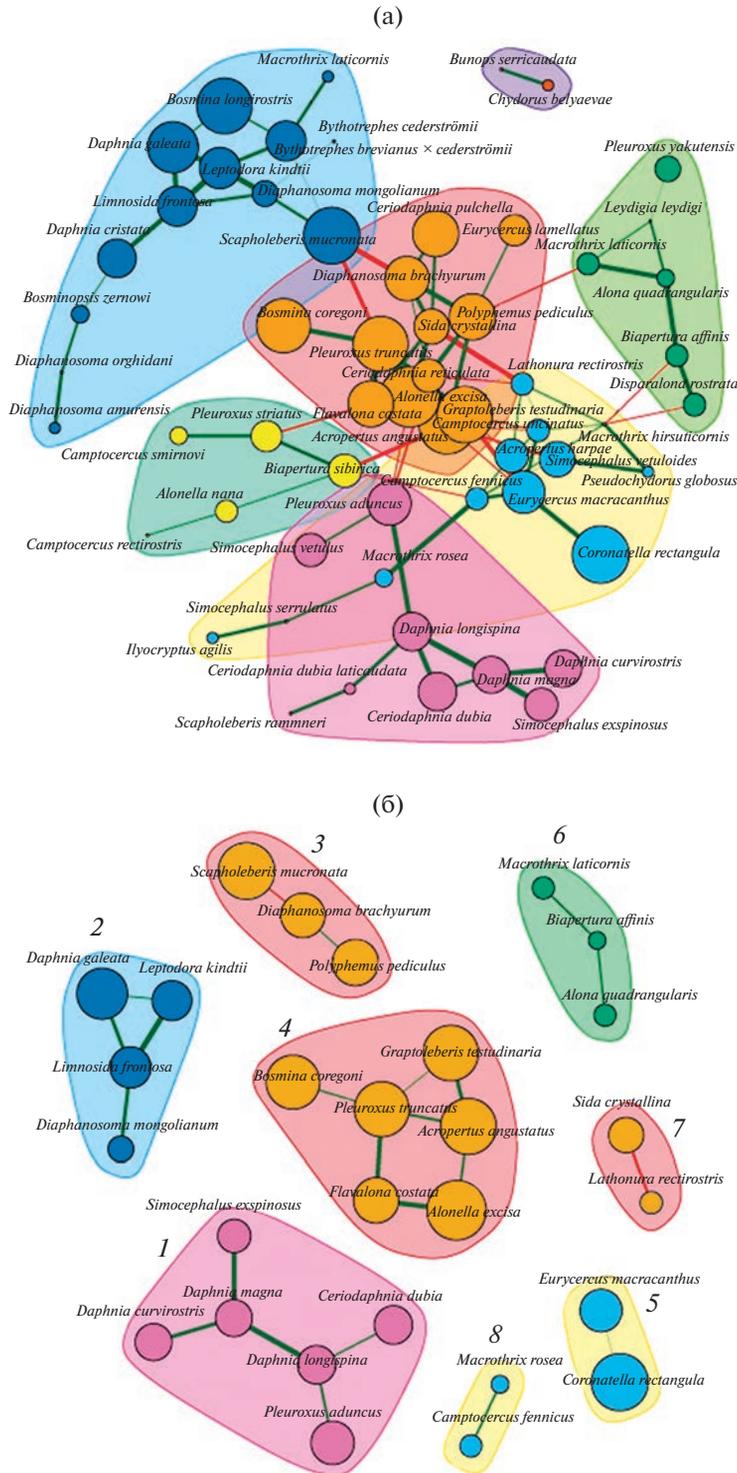


Рис. 3. Графы взаимной ассоциированности видов ветвистоусых ракообразных в Центральной Якутии при уровне значимости $p \leq 0.05$ (а) и $p \leq 0.01$ (б). Размер маркера (кружка) логарифмически пропорционален частоте обнаружения вида в пробах; толщина ребра (линии) отражает силу связи видов через значение функции распределения в долях от единицы; 1–8 – номера кластеров при $p \leq 0.01$ (см. описание в тексте). На двух рисунках одинаковыми цветами помечены соответствующие по набору таксонов кластеры, в единственном случае, одному кластеру при $p \leq 0.05$ на рис. (а) соответствуют три кластера при $p \leq 0.01$ на рис. (б).

которых невозможно отличить друг от друга по признакам партеногенетических самок (Климовский, Котов, 2015; Kotov et al., 2016), а именно таковые были отмечены в подавляющем большинстве проб. При отсутствии самцов и эфиппидальных самок в исследованных популяциях, последних определяли как *C. cf. sphaericus*, хотя некоторые из них могли принадлежать к *C. cf. biovatus* и *C. belyaevae*. Однако подобная неопределенность не повлияла на выводы по поводу структуры ассоциаций, поскольку *C. cf. sphaericus*, присутствовавший в подавляющем большинстве проб, представляет из себя вид-“ценофоб”, не ассоциированный с какими-либо другими видами. Ранее генетическими методами показано, что такие “обычные таксоны”, как *Daphnia curvirostris* (Kotov, Taylor, 2019; Kotov et al., 2021) и *Alonella excisa* (Neretina et al., 2021), также представлены в Центральной Якутии несколькими специфическими филогруппами, потенциально представляющими биологические виды.

Следует отметить, что какие-либо связи, даже слабые, полностью отсутствуют между выявленными кластерами, что может свидетельствовать о высокой степени изолированности ядер ассоциаций (между водоемами и/или между отдельными местообитаниями в пределах одного водоема). Однако, степень обособленности кластеров может зависеть и от числа встреченных видов. Так, при небольшом числе видов алгоритму легче их распределить по непересекающимся кластерам, чем при большем числе видов (как в нашем случае при $p \leq 0.05$). Даже при невозможности точного определения некоторых популяций, наши выводы представляют интерес для исследования сообществ городских водоемов. Не выявлено особых ассоциаций, которые были бы приурочены к не городским водоемам, что было неожиданным выводом данной работы.

Следует отметить, что ландшафты, к которым относятся две вышеупомянутые группы водоемов, различаются: если водоемы города и его окрестностей принадлежат непосредственно долине р. Лена, то водоемы вне города по большей части располагаются на плакоре. Для последнего характерно значительно меньшее разнообразие водоемов, пригодных для жизни многих жаброногих ракообразных, особенно видов более южного происхождения (Вехов, Вехова, 1993). В первую очередь, это связано с повышенной кислотностью воды из-за необычайно высокой заболоченности, особенно в таежной зоне (Слуто, 1964; Мазей, Цыганов, 2007). Мы поддерживаем мнение о “лесных водоемах” (“forest water bodies”) (Kuczyńska-Kirpen, Joniak, 2010; Celewicz-Gołdyn, Kuczyńska-Kirpen, 2017) как об особом типе, который может быть противопоставлен водоемам речных долин (“field water bodies”), гораздо более разнообразным по различным параметрам. Очевидно, харак-

тер водосбора коренным образом влияет на химический состав воды и другие показатели, однако в настоящей работе этот вопрос не обсуждается, поскольку никаких анализов не проводили.

Как минимум два типа водоемов, отмеченных в пределах г. Якутск и его окрестностей, не встречены на плакоре. Первый тип – относительно крупные старицы р. Лена. Выявление в водоеме видов кластера 2 (обитателей пелагического планктона), скорее, свидетельствует о его принадлежности к большому водоему речной поймы, и, возможно, не зависит от степени эвтрофирования водоема и т.д. На плакоре большинство водоемов относительно мелкие, и их глубины недостаточны для развития видов пелагического планктона, особенно *Leptodora kindtii* и *Limnospira frontosa*. Также эти водоемы могут промерзать до дна, что исключает развитие в них видов ветвистоусых ракообразных с покоящимися яйцами, не сохраняющими жизнеспособность при промерзании (Макрушин, 1985).

Только среди водоемов в черте г. Якутск имеются пруды с относительно обширной не заросшей прибрежной зоной, в которой обитает особая ассоциация (кластер 6). Прибрежье водоемов вне города густо покрыто высшей водной растительностью, и подобная ассоциация в их зонах не выявляется. Пруды относятся к совершенно особому типу искусственных водоемов, нехарактерных для естественных условий левобережья р. Лена. Именно с ними связан кластер 1, который в естественных условиях более характерен для временных водоемов “степного” типа, в целом более типичный для Аридного пояса Евразии (Вехов, Вехова, 1993; Alonso, 2010; Zharov et al., 2020), располагающегося гораздо южнее Центральной Якутии. Схожий состав кладоцер характерен для аласных водоемов Зареченских улусов (Климовский и др., 2015), однако в г. Якутск они заселяют и пруды искусственного происхождения.

Однако в присутствии некоторых кластеров в водоеме можно выявить и последствия антропогенного влияния на водоемы, в которых они встречаются. Так, среди видов кластера 1 явный индикатор эвтрофирования – *Daphnia magna* (Макрушин, 1976). Водоемы, содержащие виды кластера 6, можно также отнести к антропогенно трансформированным. В результате человеческой деятельности появляются мелкие пруды с почти полностью отсутствующей зоной макрофитов, подобная ситуация редка в естественных условиях не только для водоемов лесов, но и речных долин.

Таким образом, удалось выявить виды, характерные для городских водоемов, и локальные фаунистические ассоциации, наличие которых в городе свидетельствует о значительной антропогенной нагрузке. Выявленные кластеры могут быть интерпретированы с точки зрения приуроченно-

сти отдельных видов к водоемам разных типов и/или разным экологическим зонам одного водоема. Возможно, это связано с тем, что континентальные водоемы и их сообщества — однозначно дискретные единицы биоты, в отличие от наземных сообществ с нерешенным вопросом об их дискретности или континуальности (Розенберг и др., 1999; Жирков, 2017).

Отметим, что природа выявленных ассоциативных комплексов (статистическая, ценогическая или обусловленная тем и другим) в настоящей работе не обсуждается и требует в будущем дискуссии.

Выводы. В исследованных водоемах левобережья р. Лена в районе г. Якутска и его окрестностей найдено 68 таксонов ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera). Впервые выявлены фаунистические ассоциации видов ветвистоусых ракообразных Центральной Якутии с помощью статистического подхода, основанного на функции биномиального распределения. Полученные результаты свидетельствуют о том, что водоемы долины р. Лена и плакора различаются по видовому составу и по ассоциациям ветвистоусых ракообразных. Как минимум одна видовая ассоциация Cladocera приурочена к прудам с заметным антропогенным влиянием.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.И. Климовскому и Е.И. Беккер (Институт проблем эволюции и экологии РАН) за помощь в сборе проб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана Российским научным фондом (грант 18-14-00325П).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беннинг А.Л. 1942. О планктоне реки Лены // Изв. биол.-геогр. НИИ при Вост.-Сиб. гос. ун-те им. А.А. Жданова. Т. 9. Вып. 3–4. С. 217.
- Вехов Н.В., Вехова Т.П. 1993. Региональные особенности фауны голых жаброногов и щитней (Crustacea, Phyllozoa) внетундровой территории Европейской части России и Украины // Вест. Зоол. № 5. С. 12.
- Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Балушкина Е.В. и др. 1977. Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоздат. С. 124.
- Гарибян П.Г., Неретина А.Н., Коровчинский Н.М. и др. 2020. Юг Дальнего Востока России и Корея как переходная зона между бореальной и субтропической фаунами ветвистоусых ракообразных (Cladocera, Crustacea) // Зоол. журн. Т. 99. № 10. С. 1094.
- Жирков И.А. 2017. Био-география. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов. М.: Т-во науч. изд. КМК.
- Иванова М.Б. 1997. К вопросу об определении состояния озерных экосистем при антропогенном воздействии // Биология внутр. вод. № 1. С. 5.
- Кириллов А.Ф., Ходулов В.В., Книжнин И.Б. и др. 2009. Экологический мониторинг гидробионтов среднего течения реки Лены // Якутск: Изд-во Якутск. науч. центра СО РАН. С. 16.
- Климовский А.И., Беккер Е.И., Синева А.Ю. и др. 2015. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Центральной Якутии. 4. Систематико-фаунистический и зоогеографический анализ // Зоол. журн. Т. 94. № 12. С. 1367.
- Климовский А.И., Котов А.А. 2015. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Центральной Якутии. 3. Таксоны группы видов *Chydorus sphaericus* s. l. (Anomopoda, Chydoridae) // Зоол. журн. Т. 94. № 11. С. 1257.
- Комаренко Л.Е. 1956. Характеристика флоры водорослей и зоопланктона водоемов бассейна среднего течения р. Лена // Тр. Ин-та биологии Якутск. фил. Сиб. отд. АН СССР. Вып. 2. С. 145.
- Кондратьева Т.А., Соколова В.А., Пестрякова Л.А. и др. 2008. Зоопланктон озер вилюйской низменности // Уч. Зап. Казан. гос. ун-та. Т. 150. С. 115.
- Коровчинский Н.М. 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (Морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во науч. изд. КМК.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 1. М.: Т-во науч. изд. КМК.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синева А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 2. М.: Т-во науч. изд. КМК.
- Котов А.А. 2006. Адаптации ветвистоусых ракообразных отряда Anomopoda (Cladocera) к бентосному образу жизни // Зоол. журн. Т. 85. № 9. С. 1043.
- Котов А.А. 2016. Фаунистические комплексы Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Восточной Сибири и Дальнего Востока России // Зоол. журн. Т. 95. № 7. С. 748.
- Котов А.А., Коровчинский Н.М., Синева А.Ю. и др. 2011а. Cladocera (Crustacea Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская область, Российская Федерация). 3. Систематико-фаунистический и зоогеографический анализ // Зоол. журн. Т. 90. № 4. 402.
- Котов А.А., Синева А.Ю., Коровчинский Н.М. и др. 2011б. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская область, Российская Федерация). 1. Новые таксоны для фауны России // Зоол. журн. Т. 90. № 2. С. 131.
- Крючкова Н.М. 1973. Роль зоопланктона в процессах самоочищения // Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). Минск: Изд-во Белорус. ун-та. С. 127.
- Крылов А.В., Айрапетян А.О., Овсяян А.А. и др. 2021. Межгодовые изменения весеннего зоопланктона пелагиали оз. Севан (Армения) в ходе повышения ихтиомассы // Биология внутр. вод. № 1. С. 95. <https://doi.org/10.31857/S032096522101006X>
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. 2007. Изменения видовой структуры сообщества раковинных амёб вдоль средовых градиентов в сфагновом болоте, восста-

- навливающимся после выработки торфа // Поволж. экол. журн. № 1. С. 24.
- Макрушин А.В. 1976. Ветвистоусые ракообразные как индикатор загрязнения вод // Гидробиол. журн. Т. 12. № 5. С. 1014.
- Макрушин А.В. 1985. Ангидробиоз первичноводных беспозвоночных: сохранение жизнеспособности в высушенном состоянии. Л.: Наука.
- Николаев И.И. 1981. Определение качества вод озер по биологическим показателям // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Тр. II Советско-английского семинара. Л.: Гидрометеиздат. С. 43.
- Пирожников П.Л., Шульга Е.Л. 1957. Основные черты зоопланктона низовья реки Лены // Тр. Всесоюз. Гидробиол. об-ва. Т. 8. С. 219.
- Подшивалина В.Н. 2021. Особенности распределения зоопланктона в зоне влияния притоков водохранилищ Средней Волги // Биология внутр. вод. № 5. С. 472.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221050156>
- Прокин А.А., Селезнев Д.Г., Цветков А.И. 2021. Влияние факторов среды на межгодовые изменения макрозообентоса пойменных озер // Трансформ. экосист. Т. 4. № 2. С. 65.
<https://doi.org/10.23859/estr-210306>
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. 1999. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: Изд-во Самар. науч. центра РАН.
- Смирнов Н.Н. 1971. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Ракообразные. Т. 1. № 2. С. 1.
- Смирнов Н.Н. 1976. Macrothricidae и Moinidae фауны мира // Фауна СССР. Нов. сер. Ракообразные Т. 1. № 3. С. 1.
- Собакина И.Г. 2000. Фаунистическая характеристика зоопланктона некоторых озер Центральной Якутии // Матер. Междунар. конф. "Озера холодных регионов". Ч. 2. Гидробиологические вопросы. Якутск: Изд-во Якутск. ун-та. С. 69.
- Собакина И.Г., Кириллов А.Ф. 2007. Таксономическое разнообразие зоопланктона р. Анабар // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. Саранск: Изд-во Мордов. гос. ун-та. С. 150.
- Собакина И.Г., Соколова В.А., Соломонов Н.М. 2009. Современный состав зоопланктона дельты реки Лена в осенний период // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 11. С. 347.
- Собакина И.Г., Соколова В.А. 2012. Зоопланктон озер города Якутска // Биологическое разнообразие и продуктивность водных экосистем севера: Всерос. науч.-практ. конф., посвященная 100-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РС (Я) д.б.н. Федора Николаевича Кириллова, 15–17 ноября 2011 г. Якутск: Офсет. С. 301.
- Соколова В.А. 1972. Зоопланктон озер Колымо-индигирской низменности // Рыбохозяйственное освоение озер бассейна средней Колымы. Якутск: Якутск. книж. изд-во. С. 87.
- Соколова В.А. 1979. Зоопланктон Вилюйского водохранилища // Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск: Наука. С. 90.
- Соколова В.А., Собакина И.Г. 2003. К экологической оценке притоков в бассейне реки Лена // Конференция "Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3". Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН. С. 267.
- Шутиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. 2010. Макроэкология: методы изучения пресноводных сообществ. Тольятти: Кассандра.
- Шурганова Г.В., Тарбеев М.Л., Голубева А.В. и др. 2011. Оценка качества воды малых и средних рек Нижегородского Поволжья на основании анализа индикаторных видов зоопланктона // Вода: Химия и Экология. № 10. С. 87.
- Abramova E., Vishnyakova I. 2012. New data about zooplankton species composition and distribution in the lakes of the Lena Delta // Ber. Pol. Meerforsch. Russ.-German Coop. Syst. Laptev Sea: The Expedition LENA 2008. V. 642. P. 30.
- Adamowicz S.J., Chain F.J., Clare E.L. et al. 2016. From Barcodes to Biomes: Special Issues from the 6th International Barcode of Life Conference // Genome. V. 59. № 9. P. v-ix.
- Alonso M. 2010. Branchiopoda and Copepoda (Crustacea) in Mongolian saline lakes // Mongol. J. Biol. Sci. V. 8. № 1. P. 9.
- Blondel V.D., Guillaume J.-L., Lambiotte R. et al. 2008. Fast unfolding of communities in large network // Journal of Statistical Mechanics, [stacks.iop.org/JSTAT/2008/P10008](https://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008).
<https://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008>
- Bray J.R., Curtis J.T. 1957. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin // Ecol. Monogr. V. 27. P. 325.
- Chertoprud E.S., Novichkova A.A. 2021. Crustaceans in the meiobenthos and plankton of the thermokarst lakes and polygonal ponds in the Lena River delta (Northern Yakutia, Russia): Species composition and factors regulating assemblage structures // Water. V. 13. № 1936.
<https://doi.org/10.3390/w13141936>
- Celewicz-Gołdyn S., Kuczyńska-Kippen N. 2017. Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies // PLoS One. V. 12. № 5. e0177317.
- Clymo R.S. 1964. The origin of acidity in *Sphagnum bogs* // Bryologist. V. 67. № 4. P. 427.
- Csardi G., Nepusz T. 2006. The igraph software package for complex network research // Interjournal, Complex Syst. V. 1695. № 5. P. 1.
- Fruchterman T.M.J., Reingold E.M. 1991. Graph Drawing by Force-directed Placement // Software.—Pract. Exper. V. 21. № 11. P. 1129.
- Fryer G. 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci. V. 254. P. 221.
- Fryer G. 1974. Evolution and adaptive radiation in the Macrothricidae (Crustacea, Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci. V. 269. P. 137.
- Fryer G. 1993. The freshwater Crustacea of Yorkshire. A faunistic and ecological survey. Leeds: Yorkshire Naturalists' Union and Leeds Philosoph. and Lit. Soc.
- Garibian P.G., Neretina A.N., Klimovskiy A.I. et al. 2018. A new case of West-East differentiation of the freshwater fauna in Northern Eurasia: the *Pleuroxus trigonellus* species group (Crustacea: Cladocera: Chydoridae) // Zootaxa. V. 4532. № 4. P. 451.

- Garibian P.G., Neretina A.N., Taylor D.J. et al. 2020. Partial revision of the neustonic genus *Scapholeberis* Schoedler, 1858 (Crustacea: Cladocera): decoding of the barcoding results // PeerJ. V. 8. e10410.
- Garibian P.G., Karabanov D.P., Neretina A.N. et al. 2021. *Bosminopsis deitersi* (Crustacea: Cladocera) as an ancient species group: a revision // PeerJ. V. 9. e11310. <https://doi.org/10.7717/peerj.11310>
- Kotov A.A., Karabanov D.P., Bekker E.I. et al. 2016. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic // PLoS One. V. 11. № 12. e0168711.
- Kotov A.A., Taylor D.J. 2019. Contrasting endemism in pond-dwelling cyclic parthenogens: the *Daphnia curvirostris* species group (Crustacea: Cladocera) // Sci. Rep. V. 9. № 6812. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43281-9>
- Kotov A.A., Garibian P.G., Bekker E.I. et al. 2021. A new species group from the *Daphnia curvirostris* species complex (Cladocera: Anomopoda) from the eastern Palearctic: taxonomy, phylogeny and phylogeography // Zool. J. Linn. Soc. V. 191. № 3. P. 772.
- Kotov A.A., Seleznev D.G., Garibian P.G. et al. 2022. History of colonization of Jeju Island (Republic of Korea) by the water fleas (Crustacea: Cladocera) is reflected by the seasonal changes in their fauna and species associations // Water. V. 14. № 3394. <https://doi.org/10.3390/w14213394>
- Kuczyńska-Kippen N., Joniak T. 2010. The impact of water chemistry on zooplankton occurrence in two types (field versus forest) of small water bodies // Int. Rev. Hydrobiol. V. 95. № 2. P. 130.
- Lim N.K., Tay Y.C., Srivathsan A. et al. 2016. Next-generation freshwater bioassessment: eDNA metabarcoding with a conserved metazoan primer reveals species-rich and reservoir-specific communities // Roy. Soc. Open Sci. V. 3. № 11. P. 160635.
- Neretina A.N., Karabanov D.P., Sacherová V. et al. 2021. Unexpected mitochondrial lineage diversity within the genus *Alonella* Sars, 1862 (Crustacea: Cladocera) across the Northern Hemisphere // PeerJ. V. 9. e10804. <https://doi.org/10.7717/peerj.10804>
- Nigamatzyanova G., Frolova L., Abramova E. 2016. Zooplankton spatial distribution in thermokarst lake of the Lena River delta (Republic of Sakha (Yakutia)) // Res. J. Pharm., Biol. Chem. Sci. V. 7. № 5. P. 1288.
- Novichkova A.A., Kotov A.A., Chertoprud E.S. 2020. Freshwater crustaceans of Bykovsky Peninsula and neighboring territory (Northern Yakutia, Russia) // Arthropoda Sel. V. 29. № 1. P. 1.
- Reshetnyak O.S. 2010. The anthropogenic transformation of the water bodies of the European North of Russia // Rus. J. General Chem. V. 80. № 13. P. 2738.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Available online: <https://www.R-project.org/> (accessed on 10 August 2022).
- Schlutter D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications // Ecology. V. 65. P. 998.
- Stone L., Roberts A. 1990. The checkerboard score and species distributions // Oecologia. V. 85. P. 74.
- Zharov A.A., Neretina A.N., Rogers C.D. et al. 2020. Pleistocene Branchiopods (Cladocera, Anostraca) from Transbaikalian Siberia demonstrate morphological and ecological stasis // Water. V. 12. P. 3063. <https://doi.org/10.3390/w12113063>

Local Faunistic Association of the Water Fleas (Crustacea: Cladocera) in the Water Bodies of Left Bank of the Lena River near Town of Yakutsk and Its Vicinities (Yakutia Russia)

L. V. Andreeva^{1, *}, D. G. Seleznev^{2, 3}, P. G. Garibian², and A. A. Kotov²

¹Institute for Biological Problems of Cryolithozone of the Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: au_196@mail.ru

In this study, we investigated a species composition of the water fleas (Crustacea: Cladocera) in the water bodies of the left bank of the Lena River near Yakutsk and its vicinities. Local faunistic associations characteristics of this region were identified using a statistical approach based on the binomial distribution function. As a result of the study, 68 taxa were identified and eight very distinct groups of taxa constituting the cores of local faunistic associations of the branchiopod crustaceans in various water bodies and/or various biotopes within one water body were drawn out. We have demonstrated that the water bodies of the Lena River valley and the watershed differ both in species composition and in associations of the Cladocera. At least one species association of the Cladocera is confined to the ponds with a visible anthropogenic influence. Thus, it is possible to identify not only species that are typical for urban water bodies, but also local faunistic associations, the presence of which in the city indicates a significant anthropogenic pressure. At the same time, the identified clusters can be interpreted in terms of our knowledge of the individual species preferences to water bodies of different types and different ecological zones of a certain water body.

Keywords: Cladocera, associations, anthropogenic factors, Lena River, Yakutia Republic

УДК 574.583:595.324

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ВИДОВОМ СОСТАВЕ И КОЛИЧЕСТВЕННОМ РАЗВИТИИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (Cladocera) БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ (КАЛИНИНГРАДСКАЯ ОБЛ., РОССИЯ)

© 2023 г. А. С. Семенова^{a, b, *}, М. Г. Напреенко^c

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

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

^cБалтийский федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия

*e-mail: a.s.semenowa@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 20.04.2023 г.

Принята к публикации 10.05.2023 г.

Впервые проведены исследования ветвистоусых ракообразных (Cladocera) ряда водоемов и водотоков болот Калининградской обл.: двух крупных верховых – болот Целау и Большое, а также осушительных каналов шести торфоместорождений. Всего в исследованных водных объектах отмечен 41 вид Cladocera. Обнаружено четыре ранее не указанных для области вида Cladocera, а также ряд редких и уязвимых видов – *Flavalona rustica*, *Scapholeberis microcephala*, *Streblocerus serricaudatus* и *Holopedium gibberum*. Cladocera играли ключевую роль в функционировании болотных экосистем, в особенности верховых болот, формируя существенную долю численности и биомассы зоопланктона и достигая высокого количественного развития в отдельных водоемах. Наибольшее значение в болотных экосистемах имели вторичные фильтраторы и хищники. Наиболее разнообразной и уникальной была фауна Cladocera малонарушенных экосистем верховых болот, особенно болота Целау. Тем не менее, комплексы Cladocera в нарушенных экосистемах дренажных каналов сохранили некоторые черты естественных водоемов. Последнее обстоятельство важно в прикладном отношении и позволяет рассматривать эти каналы как рефугиумы, обладающие потенциалом естественного восстановления фауны Cladocera в ходе реализации программы повторного заболачивания торфяников.

Ключевые слова: болотные экосистемы, ветвистоусые ракообразные, редкие виды, состав, структура, обилие, трофическая структура, Калининградская обл.

DOI: 10.31857/S032096522305011X, **EDN:** SJONTD

ВВЕДЕНИЕ

В России исследованиям болот в целом и зоопланктона болот в частности посвящено не так много работ, в настоящее время проводятся исследования зоопланктона болот Псковской, Вологодской областей (Черевичко, 2009; Лобуничева, Филиппов, 2011, 2017; Зайцева и др., 2016, 2017) и некоторых других (Лоскутова и др., 2010; Черевичко, 2012; Шевелева и др., 2014; Аксенова и др., 2020; Уманская и др., 2020). Однако на фоне многочисленных исследований других водных экосистем болота до сих пор остаются крайне малоизученными.

Болота занимают ~6% территории Калининградской обл. (0.8 тыс. км²), среди них есть довольно крупные, почти не затронутые хозяй-

ственной деятельностью массивы, а также и те, на которых активно ведется добыча торфа (Напреенко, 2000). Болотные экосистемы региона труднодоступны и в малой степени затронуты хозяйственной деятельностью человека, поэтому они способны выступать эталонами ненарушенных либо малонарушенных биотопов, где в естественном состоянии могут сохраняться многие биологические сообщества. В связи с этим важность изучения биоты болотных водоемов и водотоков трудно переоценить.

Фауна ветвистоусых ракообразных в разнообразных водных объектах Калининградской обл. довольно подробно исследована (Науменко, 2008; Полунина, 2013; Shibaeva et al., 2017), однако зоопланктон водоемов и водотоков болот региона до настоящего времени почти не изучен. Имеются лишь отрывочные сведения о фауне коловраток,

Сокращения: ТМ – торфоместорождение.

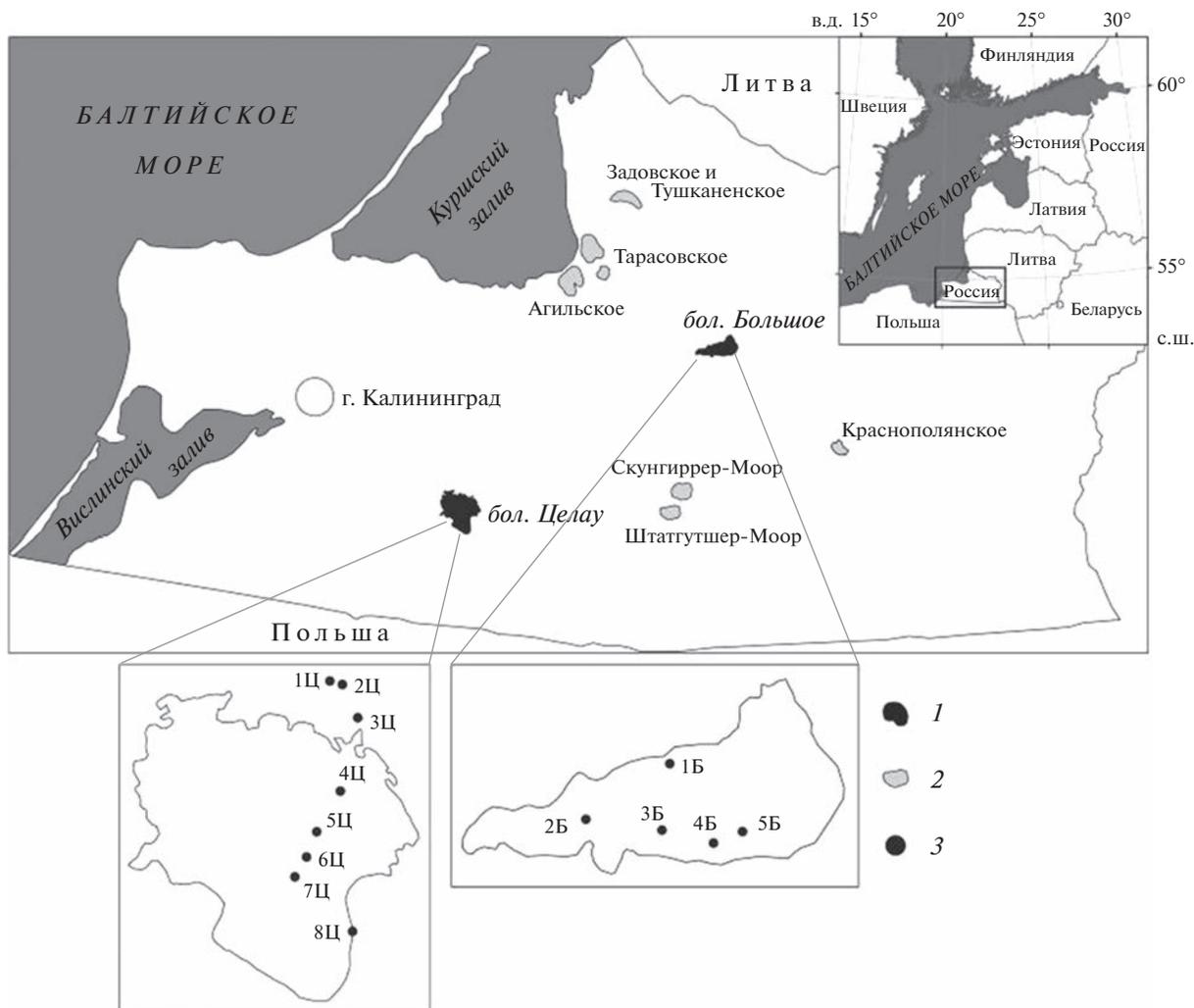


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных болотных экосистем Калининградской обл. и станций отбора проб (1Ц–8Ц; 1Б–5Б) в пределах верховых болот. 1 – верховые болота, 2 – торфоразработки, 3 – станции отбора проб.

полученные еще в начале XX в. (Steinecke, 1916), сведения о видовом составе ветвистоусых ракообразных болотных экосистем в целом, а также его количественном развитии в доступной литературе отсутствуют. В то же время флора и фауна некоторых других групп в этих водных объектах в настоящее время исследована детально (Напреенко, 2000; Напреенко-Дорохова, Напреенко, 2015). Все это и определило актуальность исследований.

Цель работы – получить и проанализировать сведения о видовом составе и количественном развитии ветвистоусых ракообразных болотных экосистем Калининградской обл.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Зоопланктон исследовали в мае и августе–сентябре 2017 г. на двух крупных верховых болотах Калининградской обл.: Целау (восемь станций) и

Большое (пять станций), а также в ряде осушительных каналов, отводящих воду при разработке шести ТМ: Агильское, Задовское и Тушканенское, Тарасовское (участок “Полесское II”), Штатгутшер-Моор, Краснополянское и Скунгиррер-Моор (рис. 1). В бол. Целау пробы отбирали в мае, в бол. Большое – в августе, в каналах ТМ – в мае и сентябре. На болотах Целау и Большое изучены водоемы и водотоки прилегающей территории (временный водоем на лугу у краевой зоны болота, вытекающая из болота река, заболоченный лес, краевое низинное болото), а также вторичные водоемы центральной зоны болот (грядово-мочажинный комплекс и озерки). Пробы в осушительных каналах ТМ отбирали перед их впадением в магистральные мелиоративные каналы.

Болото Целау расположено в Правдинском р-не Калининградской обл. на водоразделе рек Про-

хладная, Байдуковка и Гвардейская, его площадь вместе с прилегающими заболоченными участками леса достигает ~2500 га (25 км²). Это классическое верховое олиготрофное болото западно-прибалтийского типа с отчетливо выраженным грядово-мочажинным и несколькими озерковыми комплексами, состоящими из ~40 крупных и >200 мелких озерков; считается одним из последних сохранившихся в Центральной Европе относительно крупных верховых болот. Природный комплекс бол. Целау – один из наиболее ценных в природоохранном отношении участков Калининградской обл., важный для сохранения видового и ландшафтного разнообразия. В его пределах обитает большое количество редких видов сосудистых растений, мхов, лишайников, насекомых и птиц. Болото Целау является объектом Красной книги Калининградской обл. и перечня ключевых орнитологических территорий России (Красная..., 2010), включено в списки ценных болот России, рекомендуемых к охране по программе “Человек и биосфера” ЮНЕСКО (проект TELMA) и в рамках Рамсарской конвенции (Боч, Напреенко, 1999; Напреенко, 2000; Неронов, Королева, 2013; Напреенко-Дорохова, Напреенко, 2015).

Болото Большое находится в Черняховском р-не, в северо-восточной части лесного массива Гремячий, занимает площадь ~600 га (6 км²). Это хорошо сохранившееся, относительно крупное верховое болото, в пределах которого распространены редкие в области болотные растительные ассоциации: фитоценозы грядово-мочажинного комплекса, “желтых” мочажин, “красных” зыбунов и др. Включено в Красную книгу Калининградской области (Красная..., 2010), рекомендовано к охране по программе TELMA (Напреенко, 2000). В 1963–2005 гг. бол. Большое входило в заказник “Каменский”, в ходе недавних исследований болоту предложено придать статус “лесов высокой природоохранной ценности (ЛВПЦ)” в рамках добровольной лесной сертификации (Naпреенко et al., 2021). Тем не менее, статус ООПТ (особо охраняемых природных территорий) болотам Большое и Целау не присвоен.

В настоящее время в Калининградской обл. разрабатывают >10 ТМ, при их освоении проводят осушение торфяной залежи посредством сброса излишней воды через осушительные каналы. Из обследованных нами шести ТМ три (Штатгутшер-Моор, Скунгиррер-Моор и Краснополянское) находятся в Черняховском р-не, два (Агильское и Тарасовское) – в Полесском р-не, одно (Задовское и Тушканенское) – в Славском р-не.

Зоопланктон отбирали путем процеживания фиксированного объема воды (30–100 л) через планктонную сеть с размером ячеи 68 мкм. Пробы фиксировали 40%-ным формалином с сахаро-

зой (Haney, Hall, 1973) до конечной концентрации в пробе 2–4%. Обработку и анализ проб проводили по стандартным методикам, в том числе разработанным для болот (Методика..., 1975; Филлипов и др., 2017). Виды Cladocera идентифицировали по определителям (Flößner, 2000; Władzki, Rybak, 2016; Коровчинский и др., 2021б). В работе использовали стереомикроскоп Nikon SMZ800N и бинокулярный микроскоп Микмед-5 (ЛОМО). К доминирующим относили виды, формирующие >5% численности/биомассы ракообразных. При описании трофической структуры сообществ экогруппы выявляли на основе работ (Чуйков, 1981, 2018). Статистический анализ полученных данных проводили в пакете программ Microsoft Office Excel и PRIMER 6. Сходство сообществ Cladocera в исследованных водоемах и водотоках оценивали методами кластерного анализа и многомерного неметрического шкалирования (MDS-анализ) стандартизированных и трансформированных данных по численности таксонов по коэффициенту Брея–Кертиса (Clarke, Gorley, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика исследованных водоемов и водотоков. Температура воды в мае в водоемах и водотоках бол. Целау колебалась в пределах 20–28°C, в осушительных каналах ТМ – 15–18°C, в бол. Большое в августе – 21–24°C, в каналах ТМ в сентябре – 18–20°C. Вода на станциях исследований была слабокислой или кислой: в водоемах и водотоках бол. Большое рН изменялся от 3.6 до 6.0, в бол. Целау – от 3.5 до 5.4, в осушительных каналах ТМ – от 5.5 до 6.5. Электропроводность в водоемах и водотоках бол. Целау варьировала в пределах 25–80 мкСм/см, бол. Большое – 27–110 мкСм/см. Скорость течения в осушительных каналах ТМ изменялась от 0 до 0.1 м/с, самая высокая скорость течения отмечена в осушительном канале ТМ Задовское и Тушканенское. Ширина каналов была 0.4–4.8 м, глубина (h_{\max}) – 0.2–2.5 м.

Видовой состав и структура Cladocera. Ветвистоусые ракообразные исследованных болотных экосистем Калининградской обл. представлены 41 видом из девяти семейств. Высокое число видов отмечено в сем. Chydoridae (9) и родах *Ceriodaphnia* (4), *Alonella*, *Daphnia* и *Pleuroxus* (по 3) (табл. 1). Большинство встреченных видов (24 вида или 58%) распространены в Северной Евразии и шире, меньшее число (11 видов или 27%) – только в Северной Евразии, совсем небольшое число видов (по 2 или 5%) – в Западной, Центральной и Восточной Европе, северных областях Северной Евразии или на севере Голарктики и шире. Наибольшее число видов отмечено в водоемах и водотоках болот (35 видов): в бол. Целау 30 видов (8–12), в бол. Большое – 18 (3–8), в осуши-

тельных каналах ТМ всего было зарегистрировано 24 вида, в отдельных каналах — от 3 до 13 видов.

В результате проведенных исследований выявлено четыре новых для Калининградской обл. вида Cladocera — *Flavalona rustica*, *Macrothrix rosea*, *Scapholeberis microcephala* и *Streblocerus serricaudatus*, также найдено девять видов, редко встречающихся в водоемах области. Виды *Flavalona rustica* и *Macrothrix rosea* зафиксированы в бол. Большое, *Streblocerus serricaudatus* — в болотах Целау и Большое, *Scapholeberis microcephala* — в бол. Целау и осушительном канале ТМ Скунгиррер-Моор. Отмечено девять видов-индикаторов кислых вод, восемь видов-индикаторов гумидных водоемов и пять видов-сфагнофилов (табл. 1). Почти все виды-индикаторы кислых вод и виды-сфагнофилы встречены в верховых болотах, в осушительных каналах ТМ найдены лишь некоторые из них. Из выявленных видов наиболее часто (в 90% проб) встречался *Chydorus sphaericus*, менее часто (в >40% проб) — *Alonella excisa* и *A. nana*, еще реже (в 20–40% проб) — *Scapholeberis mucronata*, *Pleuroxus truncatus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus ovalis*, *Acantholeberis curvirostris* и *Polyphemus pediculus*. Остальные виды встречались крайне редко.

Среди доминирующих по численности видов в водоемах и водотоках верховых болот отмечены *Acantholeberis curvirostris*, *Alonella excisa*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *C. reticulata*, *Chydorus ovalis*, *Ch. sphaericus*, *Pleuroxus truncatus*, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata*; среди доминирующих по биомассе — все вышеперечисленные виды, а также *Alonopsis elongata*, *Daphnia cristata*, *D. galeata*, *Simocephalus vetulus* (табл. 2, 3). В водоемах с меньшим значением рН, расположенных в центральной зоне, доминировали *Acantholeberis curvirostris*, *Alonella excisa*, *Alonopsis elongata*, *Chydorus ovalis*, *Ch. sphaericus*, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata*, в водоемах и водотоках краевой зоны — *Ceriodaphnia quadrangula*, *C. reticulata*, *Chydorus ovalis*, *Ch. sphaericus*, *Daphnia cristata*, *D. galeata*, *Pleuroxus truncatus*, *Simocephalus vetulus*. В осушительных каналах ТМ по численности доминировали *Alonella excisa*, *A. nana*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *C. reticulata*, *Chydorus sphaericus*, *Coronatella rectangula*, *Daphnia pulex*, *Macrothrix laticornis*, *Pleuroxus aduncus*, *Scapholeberis mucronata* и *Simocephalus vetulus*, по биомассе — те же виды (за исключением *Alonella nana*), а также *Simocephalus serrulatus* и *Scapholeberis microcephala*. От весны к осени происходила смена доминирующих видов Cladocera (табл. 4), постоянно в оба сезона в составе доминантов отмечен только *Chydorus sphaericus*.

Кластерный и MDS-анализ показали очень высокую специфичность фауны Cladocera изученных водоемов и водотоков. Уже на уровне сходства в 30–40% происходит разделение стан-

ций, расположенных в центральной зоне верховых болот Целау и Большое, а также станций в осушительных каналах ТМ и в водоемах и водотоках краевой зоны болот (рис. 2). При уровне сходства в 40% выделяются шесть групп наиболее сходных по составу и обилию Cladocera станций. К первой группе относятся станции бол. Целау (4Ц–8Ц) и бол. Большое (3Б и 5Б), расположенные в озерах и мочажинах болот, а также в обводненных канавах. Особняком находится ст. 4Б (вторая группа) в крупной мочажине, переходящей в озерко, в которой велика доля *Polyphemus pediculus*. Она наиболее близка к ст. 6Ц (в канавных озерах), где доля этого вида также велика. Оставшиеся группы станций объединяют: ст. 2Б в необводненной канаве и в осушительном канале ТМ Задовское и Тушканенское (третья группа); станции на окраине бол. Целау во временном пруду (1Ц) и р. Гвардейская (2Ц) и в осушительных каналах ТМ Агильское и Краснополянское (четвертая группа); станции в осушительных каналах ТМ Скунгиррер-Моор, Штатгутшер-Моор и ст. 3Ц в бобровом городке (пятая группа); ст. 1Б на краю в низинном болоте и в осушительном канале ТМ Тарасовское (шестая группа).

Количественное развитие Cladocera. Ветвистосые ракообразные играют ключевую роль в зоопланктонных сообществах верховых болот, достигая в бол. Большое 32–53% численности и 54–91% биомассы зоопланктона, в бол. Целау — 24–67% численности и 45–98% биомассы зоопланктона (рис. 3). В среднем для бол. Большое Cladocera формировали 43 ± 4 и $65 \pm 7\%$ численности и биомассы, что сходно со средними величинами, полученными для бол. Целау — 45 ± 6 и $62 \pm 8\%$ соответственно. При переходе от водоемов и водотоков краевой зоны к центральной роль Cladocera в них возрастала. В осушительных каналах ТМ роль Cladocera была ниже, чем в верховых болотах. Весной они формировали 6–53% численности и 9–67% биомассы зоопланктона, осенью — 6–81% численности и 28–77% соответственно, при этом в отдельных каналах возрастало значение веслоногих ракообразных и коловраток (рис. 4). В целом в осушительных каналах доля Cladocera в численности и биомассе зоопланктона увеличивалась от весны к осени.

Численность и биомасса зоопланктона в бол. Большое колебались от 25 до 279 тыс. экз./м³ и от 0.2 до 1.8 г/м³ соответственно, в среднем достигая 127 ± 53 тыс. экз./м³ и 1.0 ± 0.3 г/м³ (рис. 5а). Максимальные количественные показатели Cladocera были отмечены на станциях 1Б, 3Б и 5Б. Численность и биомасса зоопланктона водоемов и водотоков бол. Целау варьировали от 14 до 202 тыс. экз./м³ и от 0.1 до 6.3 г/м³, соответственно, в среднем — 103 ± 28 тыс. экз./м³ и 1.7 ± 0.7 г/м³ (рис. 5а). Количественное развитие зоо-

Таблица 1. Видовой состав ветвистоусых ракообразных болотных водоемов и водотоков Калининградской обл. в 2017 г.

Таксон	Болото		Торфоместорождение					Встречаемость, %	Распространение по: (Коровчинский и др., 2021a)	
	Б	Ц	А	ЗТ	К	СМ	Т			ШМ
Тип Arthropoda										
Класс Branchiopoda Latreille, 1816										
Надотряд Cladocera Latreille, 1829										
Отряд Stenopoda Sars, 1865										
Сем. Holopedidae Sars, 1865										
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855 s.l.**	а	о	-	+	-	-	-	-	3	CSE+
Сем. Sididae Baird, 1850										
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776) r	-	+	-	-	-	-	-	-	3	CE
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848) s. str. r	+	-	-	-	-	-	-	-	3	CE+
Отряд Anomopoda Sars, 1865										
Сем. Daphniidae Straus, 1820										
<i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard, 1894 s.l.**	+	-	-	-	-	-	-	-	3	CE+
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	+	+	-	-	-	-	+	-	14	CE+
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862 s.l.	-	+	-	-	-	+	-	-	7	CE+
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785) s.l.	+	+	-	-	+	-	-	-	28	CE+
<i>Daphnia (D.) galeata</i> Sars, 1863	-	+	-	-	-	-	-	+	10	CE
<i>D. (D.) cristata</i> Sars, 1862 r	-	+	-	-	-	-	-	-	3	CCE
<i>D. (D.) pulex</i> (L., 1758) s.l.	-	-	-	-	-	+	+	-	7	CE+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776) s.l.	+	+	-	-	-	+	-	+	38	CE+
<i>S. microcephala</i> Sars, 1890 s.l.*	а	г	с	о	-	+	-	-	7	CCE
<i>Simocephalus (S.) vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	-	+	-	-	-	17	CE
<i>S. (Crownocephalus) serrulatus</i> (Koch, 1841)**	а	-	+	-	-	+	-	-	7	CE+
Сем. Ilyocryptidae Smirnov, 1992										
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1878	-	+	-	-	-	+	-	-	7	CE
Сем. Acantholeberidae Smirnov, 1976										
<i>Acantholeberis curvirostris</i> (O.F. Müller, 1776)**	а	г	с	-	+	-	-	-	24	CE+
Сем. Macrothricidae Norman et Brady, 1867 emend. Smirnov, 1976										
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	-	+	-	-	+	+	-	-	10	CE+
<i>M. rosea</i> (Jurine, 1820)*	а	+	-	-	-	-	-	-	3	E
<i>Streblocerus serricaudatus</i> (Fischer, 1849)*	а	о	+	+	-	-	-	-	7	CE+
Сем. Bosminidae Baird, 1845 emend. Sars, 1865										
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	-	-	-	-	+	-	-	-	3	CE+
<i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857	-	+	-	-	-	-	-	-	3	CE
<i>B. (E.) cf. thersites</i> Poppe, 1887	-	+	-	-	-	-	-	-	3	CE
Сем. Chydoridae Dybowki et Grochowski, 1894										
<i>Acroperus angustatus</i> Sars, 1862**	-	+	-	-	-	-	-	-	7	CE
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	-	-	-	-	+	-	-	-	3	CE
<i>A. guttata</i> Sars, 1862 s.l.	-	+	+	-	-	+	-	-	10	CE+
<i>Alonopsis elongata</i> (Sars, 1861)**	а	-	+	-	-	-	-	-	10	CE
<i>Coronatella (C.) rectangula</i> (Sars, 1861)	-	+	-	-	-	-	-	+	7	CE+
<i>Flavalona costata</i> (Sars, 1862)	+	+	+	+	-	-	-	-	17	CE+
<i>F. rustica</i> (Scott, 1895)*	а	г	+	-	-	-	-	-	3	CE+

Таблица 1. Окончание

Таксон	Болото		Торфоместорождение						Встречаемость, %	Распространение по: (Коровчинский и др., 2021a)
	Б	Ц	А	ЗТ	К	СМ	Т	ШМ		
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	–	–	+	–	–	–	–	–	3	СЕ+
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)**, а, с	+	+	+	+	+	–	–	–	45	СЕ+
<i>A. nana</i> (Baird, 1850)	+	+	+	–	+	+	–	–	41	СЕ+
<i>A. exigua</i> (Lilljeborg, 1853)	–	–	–	–	+	–	–	–	3	СЕ+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+	+	+	90	СЕ
<i>Ch. ovalis</i> Kurz, 1875 а, г, с	–	+	–	–	+	+	–	–	28	ССЕ+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841) s.l.	+	+	–	–	–	–	–	–	7	СЕ
<i>Paralona pigra</i> (Sars, 1862)**, г	+	–	–	–	–	–	–	–	3	СЕ+
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	–	–	+	–	–	+	–	–	7	СЕ+
<i>P. truncatus</i> (O. F. Müller, 1785)**	+	+	+	–	+	+	–	+	31	СЕ+
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785) с	–	+	–	–	–	–	–	–	3	Е
Отряд Onychopoda Sars, 1865										
Сем. Polyphemidae Baird, 1845										
<i>Polyphemus pediculus</i> (L., 1758)	+	+	–	–	–	–	–	–	24	СЕ+
Всего видов	18	30	9	3	11	13	3	5		

Примечание. Б – Большое, Ц – Целау; А – Агильское, ЗТ – Задовское и Тушканенское, К – Краснополянское, СМ – Скунгиррер-Моор, Т – Тарасовское, участок “Полесское II”, ШМ – Штатгутшер-Моор; Е – Западная, Центральная и Восточная Европа, включая горные области; СЕ – Северная Евразия или шире (СЕ+); ССЕ – северные области Северной Евразии или север Голарктики (ССЕ+). а – ацидофильный вид, вид-индикатор повышенной кислотности (по: Андроникова, 1992; Fryer, 1993; Коровчинский и др., 2021a), г – вид гумидных водоемов (по Андроникова, 1992; Коровчинский и др., 2021a), с – вид-сфагнофилл, часто отмечающийся среди мхов рода *Sphagnum* (по: Błędzki, Rybak, 2016), о – уязвимый вид, который подлежит/рекомендован к охране в Европе (Błędzki, Rybak, 2016).

* Вид отмечен впервые для Калининградской обл.

** Редкий вид для Калининградской обл.

планктона в осушительных каналах ТМ было значительно ниже, весной численность и биомасса изменялись от 2 до 31 тыс. экз./м³ и от 0.01 до 0.26 г/м³ соответственно, осенью – от 6 до 37 тыс. экз./м³ и от 0.02 до 0.31 г/м³ (рис. 5б). Максимальные количественные показатели зоопланктона в весенний период отмечены в канале ТМ Штатгутшер-Моор, минимальные – в канале ТМ Тарасовское (рис. 5б). Максимальные количественные показатели зоопланктона осенью наблюдали в осушительном канале Агильского ТМ, минимальные – в осушительном канале ТМ Скунгиррер-Моор.

Трофическая структура Cladocera. Встреченные ветвистоусые ракообразные относились к пяти экологическим группам по: (Чуйков, 2018): плавающие первичные фильтраторы, питающиеся мелкодисперсным детритом, бактерио- и фитопланктоном (1б); плавающие активные хищники, питающиеся зоопланктоном (3б); ползающие и плавающие вторичные фильтраторы, питающиеся детритом и бактериями с подводных субстратов (5б); ползающие и плавающие собиратели, фитодетритофаги (6а) и плавающие и прикрепляющиеся к субстрату первичные фильтраторы, питающиеся

мелкодисперсным детритом, бактерио- и фитопланктоном (9). В верховых болотах Большое и Целау отмечены все пять экогрупп, в осушительных каналах ТМ – все группы, кроме 3б (рис. 6).

Почти во всех водоемах и водотоках преобладала экогруппа 5б, формируя в среднем в бол. Большое 72 и 54%, в бол. Целау – 77 и 58%, в осушительных каналах ТМ весной – 93 и 85%, осенью – 78 и 57% численности и биомассы Cladocera. Исключением были: ст. 1Б в низинном болоте на окраине бол. Большое, где 91% численности и 96% биомассы Cladocera формировала экогруппа 1б за счет массового развития *Ceriodaphnia reticulata* (табл. 2); ст. 6Ц в канавных озерах и ст. 7Ц в озерке бол. Целау, где доминировал *Polyphemus pediculus* (табл. 3), и 55–90% биомассы Cladocera составляла группа 3б; осушительные каналы ТМ Краснополянское и Тарасовское осенью, где преобладали экогруппы 9 и 1б за счет массового развития *Simocephalus vetulus*, *Daphnia pulex* и *Ceriodaphnia reticulata* (табл. 4). В целом для верховых болот прослеживалась закономерность увеличения доли вторичных фильтраторов и хищников в водоемах и водотоках, расположенных ближе к их центральной части.

Таблица 2. Характеристика станций бол. Большое и доминирующие виды Cladocera в августе 2017 г.

Станция	Характеристика станций	Координаты		рН	Е, мкСм/см	Число видов	Доминирующие виды
		с.ш.	в.д.				
1Б	Низинное болото на краю леса со стоячей водой, $h_{\max} = 0.3$ м	54°44'29.8"	21°36'18.6"	6.0	110	7	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (34; 54)
2Б	Широкая необводненная канава, полностью заросшая сфагнумом узколистным	54°44'07.3"	21°35'19.8"	3.8	81	3	<i>Alonella excisa</i> (62; 45), <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (8; 38)
3Б	Заросшая, сильно обводненная канава со сфагнумом остроконечным	54°44'03.0"	21°36'13.2"	3.7	61	6	<i>Acantholeberis curvirostris</i> (<5; 9), <i>Alonella excisa</i> (35; 30), <i>Scapholeberis mucronata</i> (<5; 13)
4Б	Крупная мочажина с водой, переходящая в озерко	54°43'57.8"	21°36'49.3"	4.1	27	8	<i>Acantholeberis curvirostris</i> (14; 26), <i>Chydorus sphaericus</i> (50; 10), <i>Polyphemus pediculus</i> (19; 59)
5Б	Крупная мочажина, заросшая сфагнумом	54°44'02.4"	21°37'09.7"	3.6	72	7	<i>Acantholeberis curvirostris</i> (<5; 26), <i>Alonella excisa</i> (39; 24)

Примечание. Здесь и в табл. 3 и табл. 4, Е – электропроводность воды; в скобках указаны доля в численности и биомассе, в % соответственно.

Таблица 3. Характеристика станций бол. Целау и доминирующие виды Cladocera в мае 2017 г.

Станция	Характеристика станции	координаты		рН	Е, мкСм/см	Число видов	Доминирующие виды
		с.ш.	в.д.				
1Ц	Временный пруд на лугу Элизенау	54°33'41.9"	20°55'53.8"	5.4	40	9	<i>Chydorus sphaericus</i> (21; 27), <i>Daphnia galeata</i> (<5; 9), <i>Simocephalus vetulus</i> (<5; 5)
2Ц	р. Гвардейская (Коровий руч.)	54°33'39.5"	20°56'08.3"	5.2	35	10	<i>Chydorus sphaericus</i> (52; 44), <i>Daphnia galeata</i> (<5; 5), <i>Pleuroxus truncatus</i> (6; 18)
3Ц	Бобровый городок в Озерском лесу	54°33'16.8"	20°56'26.3"	4.3	25	9	<i>Chydorus ovalis</i> (8; 9), <i>Ch. sphaericus</i> (59; 29), <i>Daphnia cristata</i> (<5; 9), <i>Polyphemus pediculus</i> (<5; 5)
4Ц	Грядово-мочажинный комплекс	54°32'27.5"	20°56'05.8"	3.5	80	9	<i>Acantholeberis curvirostris</i> (<5; 13), <i>Alonella excisa</i> (42; 38)
5Ц	Главное озерко бол. Целау	54°32'00.1"	20°55'38.2"	3.9	40	9	<i>Alonella excisa</i> (18; 15), <i>Alonopsis elongata</i> (<5; 5), <i>Chydorus sphaericus</i> (<5; 5)
6Ц	Канавные озерки	54°31'43.1"	20°55'26.2"	4.0	30	12	<i>Chydorus sphaericus</i> (16; <5), <i>Polyphemus pediculus</i> (40; 88), <i>Scapholeberis mucronata</i> (14; <5)
7Ц	Озерко в месте пожара	54°31'29.8"	20°55'12.9"	4.1	40	9	<i>Acantholeberis curvirostris</i> (<5; 6), <i>Alonella excisa</i> (32; 5), <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (6; 9), <i>Chydorus sphaericus</i> (13; 8), <i>Polyphemus pediculus</i> (12; 53), <i>Scapholeberis mucronata</i> (10; 14)
8Ц	Заросшая мелиоративная канава на краю болота	54°30'52.9"	20°56'20.0"	3.9	50	8	<i>Chydorus ovalis</i> (8; 7), <i>Ch. sphaericus</i> (44; 27), <i>Polyphemus pediculus</i> (<5; 14)

Таблица 4. Характеристика осушительных каналов ТМ и доминирующие виды Cladocera в 2017 г.

ТМ	Характеристика	Координаты		Доминирующие виды	
		с.ш.	в.д.	май	сентябрь
А	Ширина 3.5 м, h_{\max} 0.7 м	54°53'47"	21°11'43"	<i>Chydorus sphaericus</i> (62; 71)	<i>Alonella excisa</i> (53; 8), <i>Chydorus sphaericus</i> (12; <5), <i>Pleuroxus aduncus</i> (8; 12), <i>Simocephalus vetulus</i> (<5; 20)
ЗТ	ширина 4.8 м, h_{\max} 2.1 м	54°58'45"	21°27'55"	<i>Alonella excisa</i> (30; 22), <i>Chydorus sphaericus</i> (11; 13)	<i>Ch. sphaericus</i> (28; 44)
К	Ширина 2.5 м, h_{\max} 0.3 м	54°37'10"	21°59'14"	<i>Ch. sphaericus</i> (17; 11), <i>Macrothrix laticornis</i> (6; 5)	<i>Alonella nana</i> (12; <5), <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (13; 12), <i>Simocephalus vetulus</i> (25; 72)
СМ	ширина 0.4 м, h_{\max} 0.2 м	54°33'23"	21°35'50"	<i>Chydorus sphaericus</i> (30; 28), <i>Daphnia pulex</i> (<5; 13), <i>Scapholeberis microcephala</i> (<5; 7), <i>Simocephalus vetulus</i> (<5; 5)	<i>Chydorus sphaericus</i> (23; 23)
Т	Ширина 1.3 м, h_{\max} 0.2 м	54°55'47"	21°15'33"	<i>Ch. sphaericus</i> (11; 9)	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (10; 14), <i>Chydorus sphaericus</i> (25; 17), <i>Daphnia pulex</i> (8; 47)
ШМ	Ширина 4 м, h_{\max} 1.5 м	54°31'42"	21°32'47"	<i>Chydorus sphaericus</i> (80; 74)	<i>Ch. sphaericus</i> (38; 24), <i>Coronatella rectangula</i> (5; 11), <i>Scapholeberis mucronata</i> (5; 13)

Примечание. Обозначения см. в табл. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате исследований зоопланктона, проведенных в разнотипных болотных экосистемах Калининградской обл. в 2017 г., обнаружены новые для фауны региона виды Cladocera, а также выявлены редкие виды, часть из которых массово развивается в водоемах и водотоках болот. Все впервые найденные в экосистемах болот виды (*Flavalona rustica*, *Macrothrix rosea*, *Scapholeberis microcephala* и *Streblocerus serricaudatus*), а также виды, редко встречающиеся в водоемах области (*Acantholeberis curvirostris*, *Alonopsis elongata*, *Alonella excisa*, *Holopedium gibberum*, *Simocephalus serrulatus*), часто отмечают на верховых болотах (Черевичко, 2009; Lobunicheva, Philippov, 2011; Коровчинский и др., 2021а, 2021б). Это виды, предпочитающие кислые воды, некоторые из них — индикаторы гумидных водоемов и сфагнофиллы (Андроникова, 1992; Flößner, 2000; Włodzki, Rybak, 2016; Коровчинский и др., 2021а, 2021б), поэтому их обнаружение в наших исследованиях было закономерным.

Особого внимания заслуживает находка некоторых редких, особо уязвимых и охраняемых видов: редкого вида-ацидофила и олигосапроба, ледникового реликта *Flavalona rustica*, редких и охраняемых видов-ацидофилов *Scapholeberis microcephala* и *Streblocerus serricaudatus* (Андроникова, 1992; Włodzki, Rybak, 2016; Коровчинский и др., 2021б), а также уязвимого и охраняемого вида-ацидофила *Holo-*

pedium gibberum (Подшивалина, 2012; Подшивалина и др., 2012; Włodzki, Rybak, 2016; Коровчинский и др., 2021б), впервые обнаруженного в области после 1855 г. Изначально *H. gibberum* описан из пруда в окрестностях г. Кенигсберг (сейчас г. Калининград) (Zaddach, 1855). В последние годы предпринимались неоднократные попытки обнаружить этот вид в водоемах области, в частности, для этой цели нами было обследовано >40 разнотипных водных объектов, но, по-видимому, за прошедший период времени условия в нативных для этого вида водоемах настолько изменились, что он смог сохраниться только в нетронутых условиях водоемов болот Калининградской обл. Вид *H. gibberum* обнаружен в канавных озерах бол. Целау, его количественное развитие было на низком уровне, как и других вышеназванных редких видов. В последующие годы (2020 г., 2022 г., когда исследования зоопланктона бол. Целау продолжались в летний период, он развивался в значительно большем количестве. Возможно, другие немногочисленные в наших исследованиях виды тоже развиваются в значительно больших количествах в другие периоды или в других водоемах и водотоках болот, которые пока не обследованы. Все эти находки подчеркивают уникальность не только флоры (Гришуткин и др., 2022), но и фауны болот.

Наибольшее число видов Cladocera, индикаторов кислых, гумидных водоемов, видов-сфагнофиллов, а также редких для области видов отме-

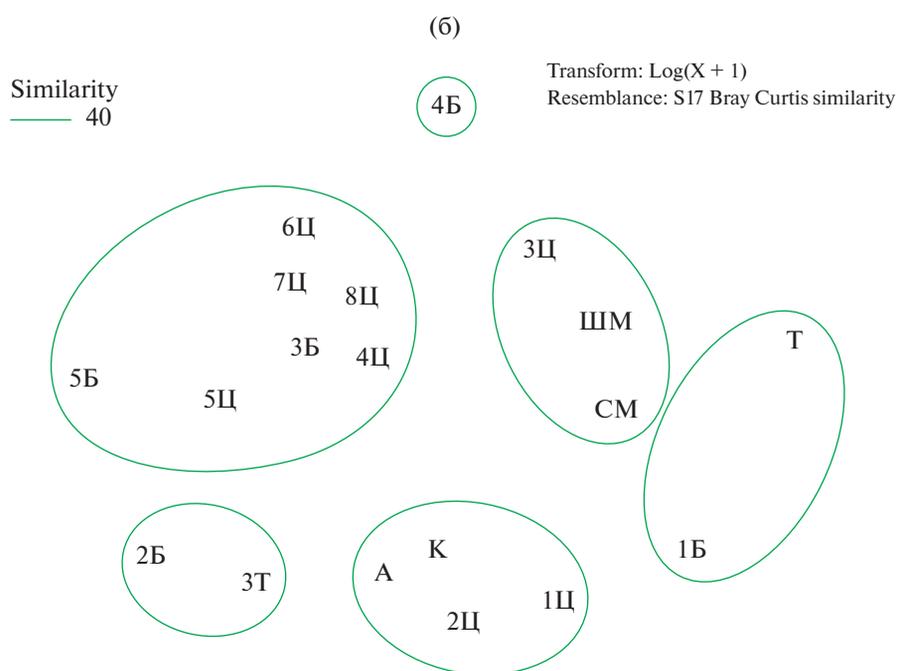
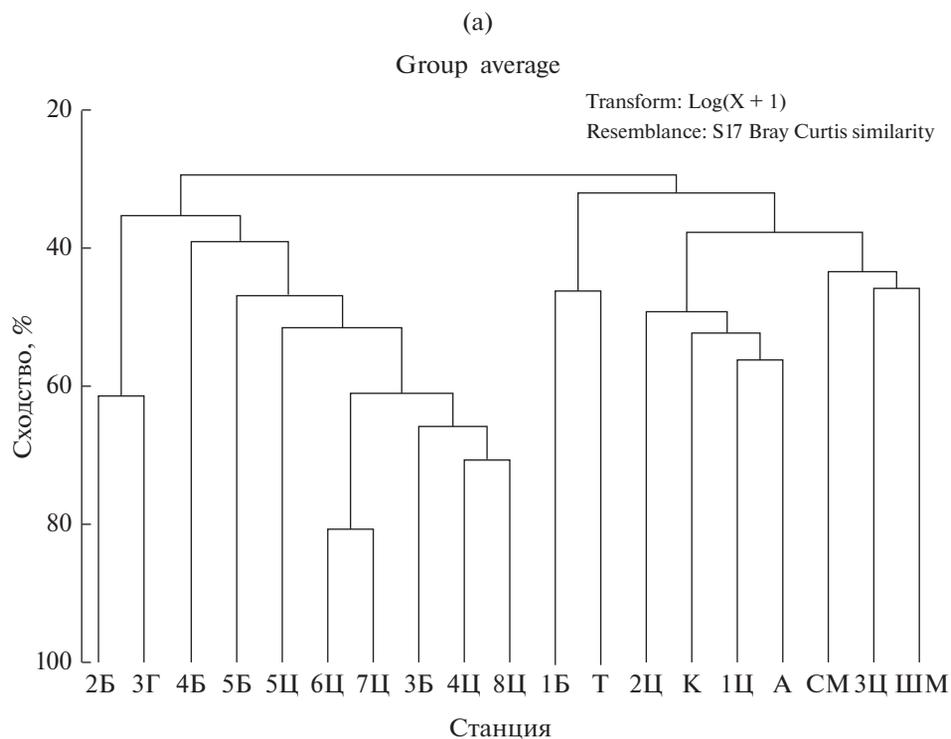


Рис. 2. Результаты кластерного (а) и MDS-анализа (б) состава сообществ Cladocera водоемов и водотоков болотных экосистем Калининградской обл. в 2017 г. 1Б–5Б – станции бол. Большое; 1Ц–8Ц – станции бол. Целау; А – канал Агильского ТМ, 3Т – Задовского и Тушканенского, К – Краснополянского, СМ – Скунгиррер-Моор, Т – Тарасовского, ШМ – Штатгутшер-Моор.

чено в наиболее крупном верховом бол. Целау, которое по площади в 4 раза больше бол. Большое, и на нем представлены более разнообразные комплексы водоемов и водотоков (Боч, Напреен-

ко, 1999; Напреенко, 2000). Кроме того, бол. Целау считается наиболее уникальным и по данным исследований других биологических сообществ (Напреенко, 2000; Неронов, Королева, 2013;

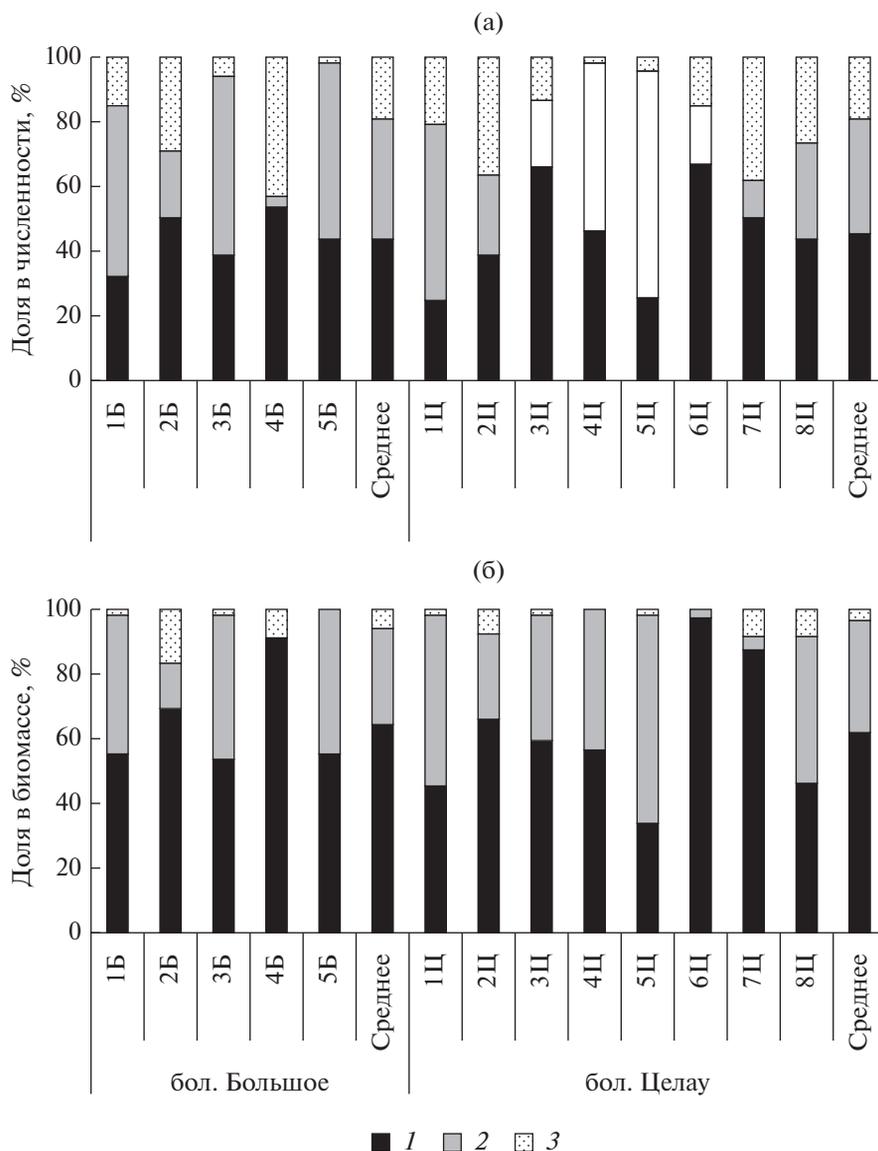


Рис. 3. Доля ветвистоусых ракообразных в численности (а) и биомассе (б) зоопланктона верховых болот Большое и Целау в мае и августе 2017 г. 1 – Cladocera, 2 – Copepoda, 3 – Rotifera.

Напреенко-Дорохова, Напреенко, 2015). По числу видов Cladocera (30), найденных в результате однократной съемки, бол. Целау сопоставимо с другими крупными водоемами и водотоками Калининградской обл.: Куршским и Вислинским заливами, оз. Виштынецкое, водохранилищем Правдинское, реками Неман и Преголя (Науменко, 2008; Полунина, 2013; Shibaeva et al., 2017; Semenova, Tchougounov, 2018). В вышеперечисленных водных объектах подробные исследования зоопланктона проводят во все сезоны на протяжении десятилетий. Это еще раз подтверждает уникальность природных комплексов болота Целау и служит свидетельством, что болотные экосистемы выступают источником скрытого разнообразия Cladocera. К подобному выводу пришли исследо-

ватели болотных экосистем в юго-восточной Азии, которые в результате изучения зоопланктона выявили высокое разнообразие Cladocera (73 вида или 85% общего разнообразия). Большинство из них, как и в наших исследованиях, относилось к сем. Chydoridae, также ими описаны два новых вида из этого семейства (Van Damme et al., 2013). Новые и редкие виды Cladocera выявлены и описаны при исследованиях болотных экосистем Сибири (Шевелева и др., 2014, 2017).

В целом фауна Cladocera изученных верховых болот представлена обычными для болотных водоемов и водотоков видами (Черевичко, 2009; Шевелева и др., 2014). Виды, имеющие наибольшую встречаемость и доминирующие в болотных

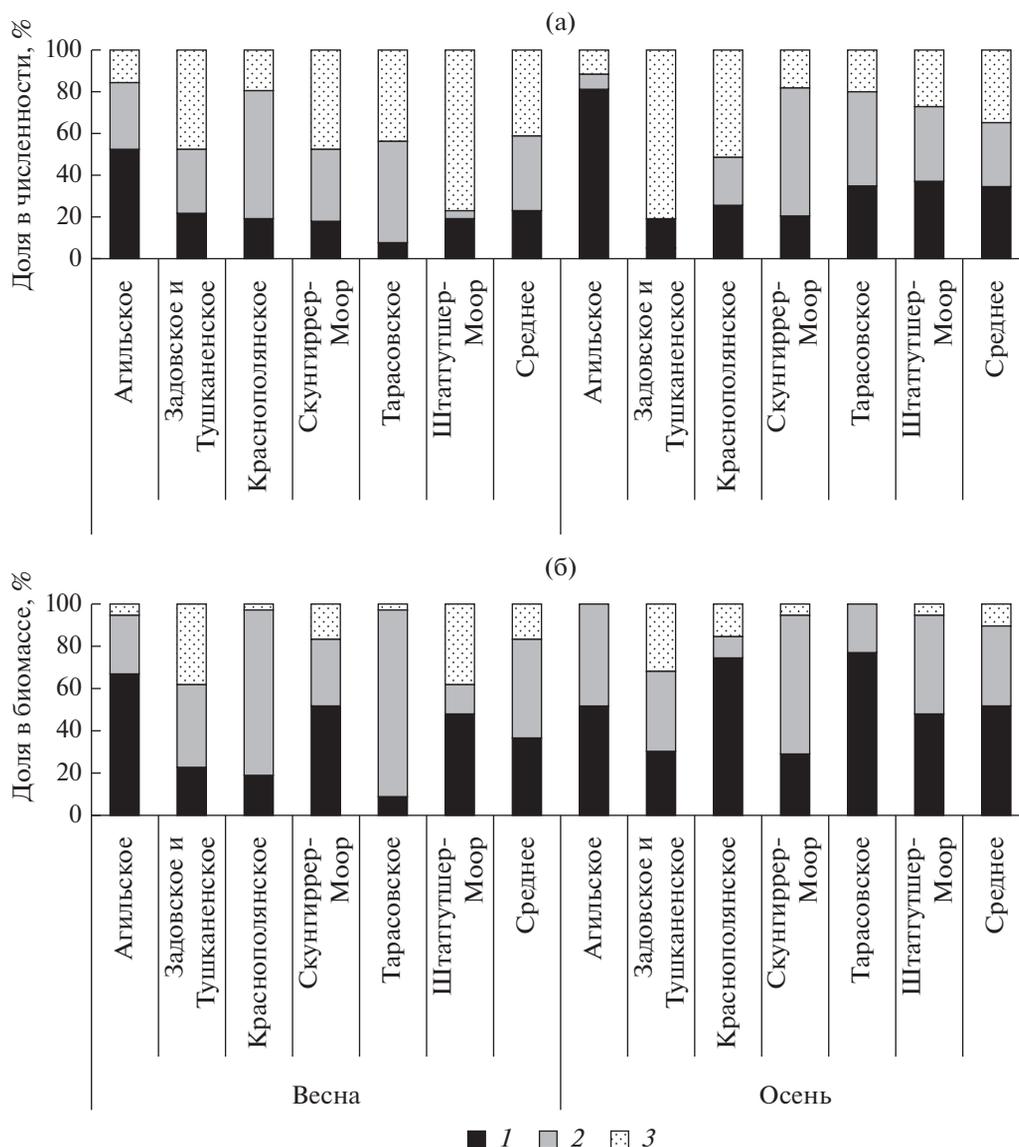


Рис. 4. Доля ветвистоусых ракообразных в численности (а) и биомассе (б) зоопланктона осушительных каналов ТМ в 2017 г. Обозначения, как на рис. 3.

экосистемах области, часто встречаются и достигают массового развития в водоемах и водотоках болот Вологодской и Псковской областей (Черевичко, 2009; Лобуничева, Филиппов, 2009, 2012, 2017; Зайцева и др., 2016, 2017) и некоторых других (Лоскутова и др. 2010; Шевелева и др., 2014; Аксенова и др., 2020). Из наиболее интересных доминирующих в болотах Большое и Целау видов можно отметить *Acantholeberis curvirostris*. Этот вид – ацидофил (Błędzki, Rybak, 2016), отсутствующий в водоемах краевой зоны (Черевичко, 2009), в массе развивался в мочажинах заросших сфагнумом болот Большое и Целау. Поскольку *A. curvirostris* отсутствовал в водоемах краевой зоны верхних болот и в осушительных каналах ТМ, его массовое развитие в Калининградской обл., как и в

Псковской обл., ассоциировано с водоемами и водотоками центральной зоны верхних болот. При исследованиях других водных объектов его в небольших количествах отмечали лишь в р. Преголя (Полунина, 2013), куда вид мог попасть со стоком.

Высокая специфичность фауны Cladocera отдельных водоемов и водотоков, выявленная в результате кластерного и MDS-анализа, по-видимому, связана с большой мозаичностью и широким варьированием факторов среды. Отдельные обнаруженные черты сходства либо основаны на близости в пространственном расположении водоемов–водотоков друг к другу, либо на одинаковости действующих на Cladocera факторов. Так, в

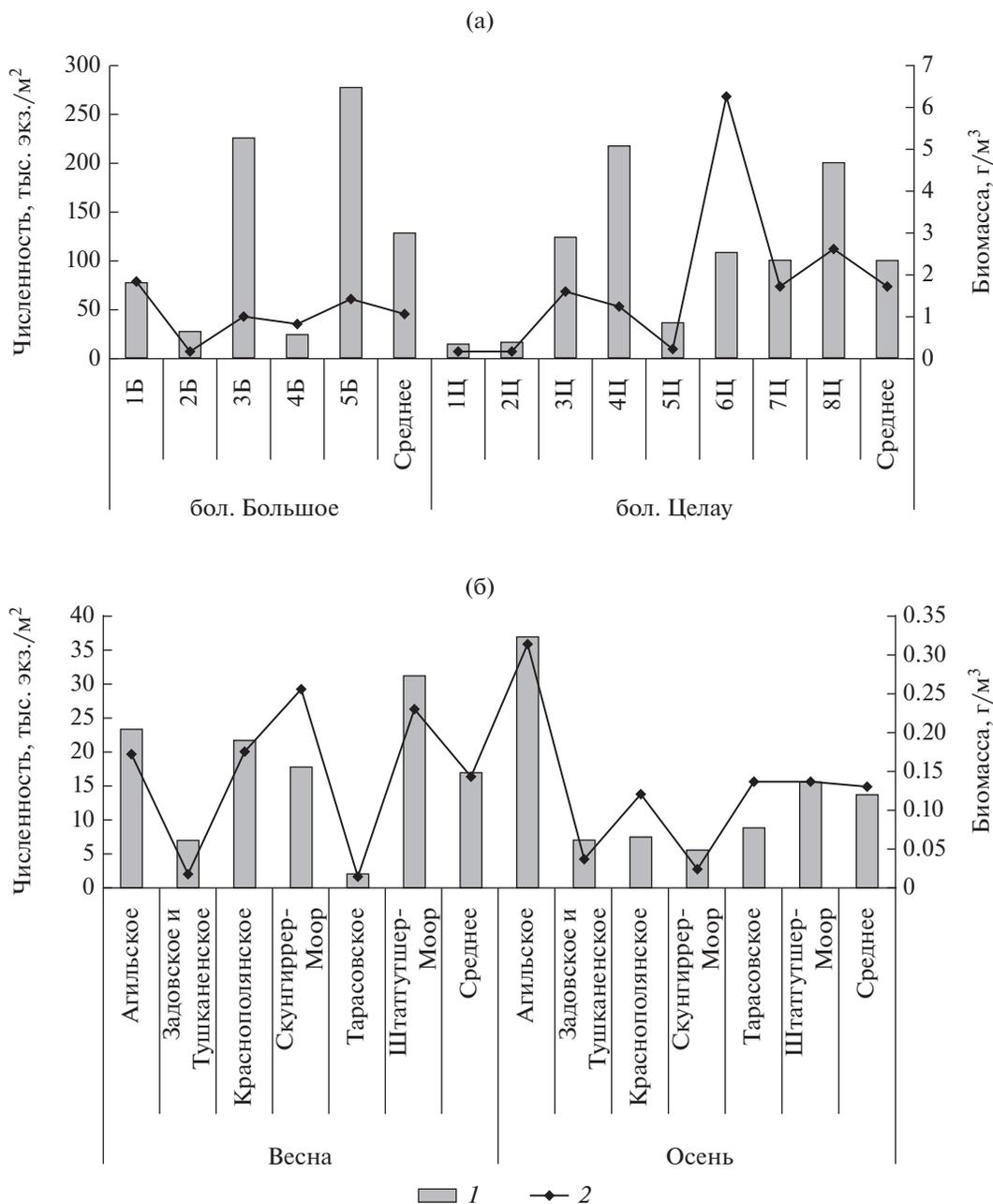


Рис. 5. Количественное развитие ветвистоусых зоопланктона верховых болот (а) и каналов ТМ (б) в мае и сентябре 2017 г. 1 – численность, 2 – биомасса.

центральной зоне верховых болот на *Cladocera* в большей степени влияют одни факторы, в водоемах и водотоках краевой зоны и осушительных каналах – другие. Один из самых важных из них – кислотность воды, которая в центральной части верховых болот выше, чем в окраинных водоемах и осушительных каналах. Низкий уровень сходства *Cladocera* в разных водных объектах свидетельствует об уникальности каждого отдельно взятого из них. Сложная структура и высокая вариация видовых комплексов ракообразных бо-

лотных экосистем, которые только на 1/3 можно объяснить факторами среды, отмечены и другими исследователями (Аксенова и др., 2020).

При изучении болотных экосистем Калининградской обл. зарегистрированы высокие количественные показатели развития *Cladocera* и их высокая доля в зоопланктонных сообществах. Особенно это характерно для водоемов и водотоков верховых болот, в которых *Cladocera* достигали биомассы 2–6 г/м³, формируя до 91–98% биомассы всего зоопланктона. В осушительных каналах

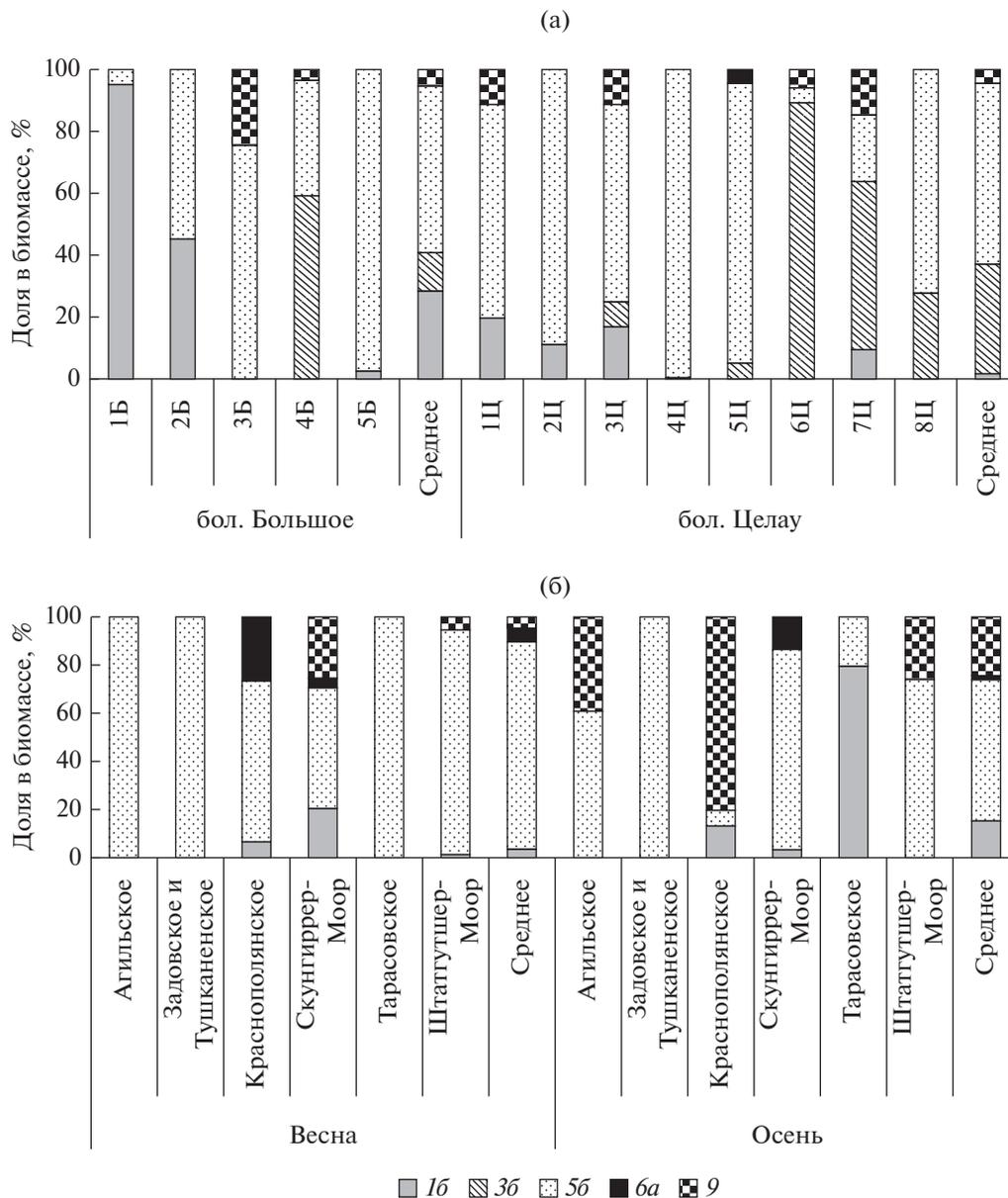


Рис. 6. Соотношение экологических групп (1б, 3б, 5б, 6а, 9) у ветвистоусых ракообразных верховых болот (а) и осушительных каналов ТМ (б) в 2017 г. Нумерация экологических групп по (Чуйков, 2018): 1б – плавающие первичные фильтраторы, питающиеся мелкодисперсным детритом, бактерио- и фитопланктоном; 3б – плавающие активные хищники, питающиеся зоопланктоном; 5б – ползающие и плавающие вторичные фильтраторы, питающиеся детритом и бактериями с подводных субстратов; 6а – ползающие и плавающие собиратели, фитодетритофаги; 9 – плавающие и прикрепляющиеся к субстрату первичные фильтраторы, питающиеся мелкодисперсным детритом, бактерио- и фитопланктоном.

ТМ численность и биомасса *Cladocera* и доля группы в сообществах были ниже. Высокие количественные показатели *Cladocera*, сопоставимые с отмеченными нами или даже выше, а также доминирование *Cladocera* в сообществах зоопланктона выявлены при исследованиях водоемов и водотоков других верховых болот (Черевичко, 2009;

Лобуничева, Филиппов, 2011; Шевелева и др., 2014; Лобуничева, Филиппов, 2017).

Достигая высокого развития и формируя значительную долю в биомассе зоопланктона, *Cladocera* играют ведущую роль в трофических сетях болотных экосистем. Сведения о трофической структуре зоопланктона болот немногочисленны (Черевичко, 2009; Шевелева и др., 2014). Среди

Cladocera болотных экосистем Калининградской обл. преобладали ползающие и плавающие вторичные фильтраторы, питающиеся детритом и бактериями с подводных субстратов. Вероятно, эта экогруппа, представленная сем. Chydoridae, наиболее приспособлена к бентосному образу жизни (Kotov, 2006) и к условиям вторичных болотных водоемов и водотоков (Черевичко, 2009). В отдельных водоемах верховых болот, особенно в центральной зоне, возрастала роль облигатных хищников, сходные данные были получены и для Полистово-Ловатской болотной системы (Черевичко, 2009).

В целом Cladocera верховых болот Калининградской обл. (естественные экосистемы) по сравнению с осушительными каналами ТМ (нарушенные экосистемы) представлены большим числом видов. В них выявлено четыре новых для фауны области вида, отмечено большее число редких видов, видов-индикаторов, стенобионтных видов, выше количественные показатели Cladocera и их доли в численности и биомассе зоопланктона, больше роль в функционировании экосистем болот в целом. Однако в каналах ТМ отмечен ряд редких для области видов Cladocera и впервые зарегистрирован в Калининградской обл. вид-индикатор кислых вод *Scapholeberis microcephala*. Поэтому, несмотря на высокую степень трансформации, каналы ТМ остаются интересными объектами для исследований, также в них может сохраняться некий пул видов, обитающих в болотах, которые в случае восстановительных мероприятий смогут вернуться в естественную среду обитания. Такие мероприятия в настоящее время запланированы для одного из торфоместорожений Виттигренское, находящегося в Славском районе Калининградской обл. в рамках созданного в 2021 г. на его территории карбонового полигона “Росьянка”. В случае его обводнения в качестве индикаторной группы, свидетельствующей о начавшихся процессах восстановления, предлагаются сфагновые мхи (Напреенко и др., 2022), такой группой также могут служить и стенобионтные виды Cladocera, характерные для верховых болот в целом и болот Калининградской обл. в частности.

Выводы. В 2017 г. в естественных (верховых болотах Целау и Большое) и нарушенных (осушительных каналах шести ТМ) болотных экосистемах Калининградской обл. был зарегистрирован 41 вид Cladocera, четыре из них впервые отмечены для области. Выявлено девять редко встречающихся в водоемах области видов, девять видов-индикаторов кислых вод, восемь видов-индикаторов гумидных водоемов и пять видов-сфагнофилов. Большинство из них присутствовали только в естественных экосистемах и лишь некоторые – в нарушенных. К наиболее ценным находкам можно отнести *Flavalona rustica*, *Scapholeberis microcephala*, *Streblocerus serricaudatus* и *Holo-*

pedium gibberum. Наиболее часто встречались и достигали массового развития *Chydorus sphaericus*, *Alonella excisa*, *A. nana*, *Scapholeberis mucronata*, *Pleuroxus truncatus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus ovalis*, *Acantholeberis curvirostris*, *Polyphemus pediculus*. Наиболее разнообразна и уникальна фауна Cladocera верховых болот, в особенности бол. Целау, в меньшей степени – каналов торфоместорожений. Выявлена высокая специфичность фауны Cladocera отдельных водоемов и водотоков болотных экосистем, связанная с большой мозаичностью и широким варьированием факторов среды, отдельные черты сходства отмечены для водоемов центральной зоны верховых болот и водоемов и водотоков краевой зоны и осушительных каналов ТМ. Ветвистоусые ракообразные в верховых болотах, особенно в их центральной зоне, достигали высокого развития (биомасса до 2–6 г/м³) и формировали существенную долю численности и биомассы зоопланктона, играя ключевую роль в пищевых сетях этих экосистем. В нарушенных экосистемах каналов количественное развитие и роль Cladocera существенно ниже. Среди Cladocera болотных экосистем Калининградской обл. преобладали ползающие и плавающие вторичные фильтраторы, питающиеся детритом и бактериями с подводных субстратов, вероятно, наиболее приспособленные к формирующимся в них условиям среды. В отдельных водоемах центральной зоны верховых болот возрастала роль облигатных хищников. Видовой состав, структура и закономерности развития Cladocera исследованных водных объектов сходны с другими болотными экосистемами средней полосы РФ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам Атлантического филиала ВНИРО Н.П. Дюшкову, И.Л. Мальфанову и Ю.В. Приставко за помощь при сборе материала в труднодоступных болотных экосистемах Калининградской обл.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке госзаданий Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (тема № 076-00004-23-00), Института биологии внутренних вод РАН (тема № 121051100109-1) и Балтийского федерального университета им. И. Канта (тема № FZWM-2021-0013).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксенова М.Д., Чертопруд Е.С., Новичкова А.А. и др. 2020. Cladocera и Соперода горных болот Северного Кавказа: состав и закономерности формирования видовых комплексов // Зоол. журн. Т. 99. № 10. С. 1187.
<https://doi.org/10.31857/S0044513420100037>

- Андроникова И.Н. 1992. Основные итоги исследования ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоемов // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеоздат. С. 81.
- Боч М.С., Напреенко М.Г. 1999. Болото Целау // Водноболотные угодья России. Ценные болота. М.: Wetlands Int. Publ. Т. 2. № 49. С. 39.
- Гришуткин О.Г., Еришкова Е.В., Соколова И.С. 2022. Водные сосудистые растения на болотах Приволжской возвышенности: распространение, встречаемость, экология // Биология внутр. вод. № 6. С. 677.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060080>
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. 2016. Зоопланктон мочажин верховых болот центральной части Вологодской области // Biological Communications. № 2. С. 4.
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. 2017. Состав и сезонная динамика зоопланктона ручья верхового болота // Уч. записки Петрозаводск. гос. ун-та. № 2 (163). С. 69.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С. и др. 2021а. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 1. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др. 2021б. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 2. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Красная книга Калининградской области. 2010. Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта.
- Лобуничева Е.В., Филиппов Д.А. 2009. Зоопланктон мочажин печорско-онежских олиготрофных болот (Вологодская область) // Вестн. Томск. гос. пед. ун-та. № 3. С. 82.
- Лобуничева Е.В., Филиппов Д.А. 2011. Зоопланктон пойменных болот и рек Северо-Запада Вологодской области // Биология внутр. вод. № 2. С. 9.
<https://doi.org/10.1134/S1995082911020313>
- Лобуничева Е.В., Филиппов Д.А. 2012. Зоопланктон пойменных болот и рек Северо-Запада Вологодской области // Вестн. Костром. гос. ун-та. Т. 18. № 5. С. 9.
- Лобуничева Е.В., Филиппов Д.А. 2017. Зоопланктон внутриболотных первичных озер Шиченгского болота (Вологодская область) // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 79(82). С. 39.
- Лоскутова О.А., Хохлова Л.Г., Патова Е.Н. и др. 2010. Биоразнообразие беспозвоночных и водорослей в озерах болотного заказника "Океан" // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 12. № 1–4. С. 957.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Напреенко М.Г., Напреенко-Дорохова Т.В., Карелина В.И., Пеленс Е.Д. 2022. Мониторинг видового состава и эколого-ценотических характеристик сфагновых мхов на карбоновом полигоне "Росьянка" (Калининградская область) // Вест. Балтийского фед. ун-та им. И. Канта. № 1. С. 73.
- Напреенко М.Г. 2000. Болота Калининградской области: их роль в сохранении биоразнообразия и окружающей среды в регионе // Вест. Калининград. гос. ун-та. С. 99.
- Напреенко-Дорохова Т.В., Напреенко М.Г. 2015. Развитие природного комплекса Целау (по данным строения торфяной залежи) // Вест. Балтийского фед. ун-та им. И. Канта. № 1. С. 50.
- Науменко Е.Н. 2008. Видовой состав зоопланктона Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 312. № 1/2. С. 155.
- Неронов В.В., Королева Е.Г. 2013. Биогеографическая уникальность и антропогенная трансформация экосистем верхового болота Целау (Калининградская область) // Изв. РАН. Сер. геогр. № 3. С. 55.
- Подшивалина В.Н., Шевелева Н.Г., Баянов Н.Г. 2012. Биология и экология *Holopedium gibberum* (Branchiopoda: Cladocera: Stenopoda) в Палеарктике // Гидробиол. журн. Т. 48. № 4. С. 22.
- Подшивалина В.Н. 2012. Особенности биологии и распространения *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea, Cladocera) на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья // Поволжский экол. журн. № 3. С. 295.
- Полунина Ю.В. 2013. Зоопланктон реки Преголи // Биологические сообщества реки Преголи (бассейн Вислинского залива, Балтийское море). Калининград: Старбукс. С. 112.
- Уманская М.В., Быкова С.В., Мухортова О.В. и др. 2020. Комплексный анализ планктонного сообщества двух полигумозных болотных озер европейской части России // Биология внутр. вод. 2020. № 6. С. 523.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220060194>
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. 2017. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюмен. гос. ун-та.
- Черевичко А.В. 2009. Зоопланктон разнотипных водоемов Полистово-Ловатской болотной системы // Биология внутр. вод. № 3. С. 73.
<https://doi.org/10.1134/S1995082909030109>
- Черевичко А.В. 2012. Зоопланктон разнотипных водоемов Малоземельской тундры // Arctic Environ. Res. № 3. С. 66.
- Чуйков Ю.С. 1981. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. № 3. С. 71.
- Чуйков Ю.С. 2018. Трофическая структура сообществ зоопланктона: история и некоторые итоги изучения // Астраханский вестник экологического образования. № 3 (45). С. 175.
- Шевелева Н.Г., Подшивалина В.Н., Шабурова Н.И. 2014. Особенности таксономического состава, структуры и количественных показателей зоопланктона верховых болотных водоемов // Бюлл. Москов. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 119. № 3. С. 25.
- Шевелева Н.Г., Мишарина Е.А., Пенькова О.Г. 2017. Редкие виды ракообразных (Crustacea: Branchiopoda, Maxilloroda) в водоемах Иркутской области // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. Т. 19. С. 78.

- Błędzki L.A., Rybak J.I.* 2016. Freshwater Crustacean zooplankton of Europe. Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida). Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Switzerland: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-29871-9>
- Clarke K.R., Gorley R.N.* 2006. PRIMER v 6: User Manual. Tutorial. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory.
- Flößner D.* 2000. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. Leiden, Netherlands: Backhuys Publishers.
- Fryer G.* 1993. Variation in acid tolerance of certain freshwater crustaceans in different natural waters // *Hydrobiologia*. V. 250. P. 119. <https://doi.org/10.1007/BF00008233>
- Haney J.F., Hall D.J.* 1973. Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera // *Limnol., Oceanogr.* V. 18. № 2. P. 331. <https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.2.0331>
- Kotov A.A.* 2006. Adaptations of Anomopoda Crustaceans (Cladocera) to the benthic mode of life // *Zoologicheskii Zhurn.* V. 85. P. 1043. <https://doi.org/10.1134/S0013873806110157>
- Napreenko M.G., Antsiferova O.A., Aldushin A.V. et al.* 2021. New approaches to sustainable management of wetland and forest ecosystems as a response to changing socioeconomic development contexts // *Innovations and Traditions for Sustainable Development, World Sustainability Series*. Cham: Springer. P. 395. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-78825-4>
- Semenova A.S., Tchougounov V.K.* 2018. The Distribution of *Moina micrura* Kurz, 1875 (Crustacea: Moinidae) in the Russian Part of the Vistula Lagoon (Baltic Sea) // *Rus. J. Biol. Invasions*. V. 9. № 2. P. 175. <https://doi.org/10.1134/S207511171802011X>
- Shibaeva M.N., Masyutkina E.A., Shibaev S.V.* 2017. Hydrobiological characteristics of water bodies in the Kaliningrad Region // *Terrestrial and inland water environment of the Kaliningrad region*. P. 285. https://doi.org/10.1007/698_2017_99
- Steinecke F.* 1916. Die Rotatorien und Gastrotrichen des Zehlaubbruches // *Schriften der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg. Königsberg, Leipzig u. Berlin. Faunistische Sektion A*. 57. S. 84.
- Van Damme K., Maiphae S., Sa-Ardrit P.* 2013. Inland swamps in South East Asia harbour hidden cladoceran diversities: species richness and the description of new paludal Chydoridae (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) from Southern Thailand // *J. Limnol.* 72. P. 174. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.s2.e10>
- Zaddach E.G.* 1855. *Holopedium gibberum*, ein neues Crustaceum aus der Familie der Branchiopoden // *Arch. Naturgesch.* Jahr. 21. № 1. S. 159.

First Data on Species Composition and Development Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) in Mire Ecosystems (Kaliningrad Region, Russia)

A. S. Semenova^{1, 2, *} and M. G. Napreenko³

¹Atlantic Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“AtlantNIRO”), Kaliningrad, Russia

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

³Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia

*e-mail: a.s.semenowa@mail.ru

The original data on Cladocera fauna in standing-water and stream habitats of mire ecosystems were obtained for the first time in the Kaliningrad region during the research study on large raised bogs (Zehlau and Bolshoye) and drainage canals of 6 peatlands affected by peat extraction. In the studied wetland ecosystems, 41 species of Cladocera were recorded in total, including a number of rare and vulnerable taxa (*Flavalona rustica*, *Scapholeberis microcephala*, *Streblocerus serricaudatus* and *Holopedium gibberum*). The four species of Cladocera are new species for the Kaliningrad region which were not reported here before. Cladocera played a vital role in the studied bog pools and waterlogged habitats in peatlands as a key group of organisms that forms here a significant part of the zooplankton biomass due to the abundance and intensive production in the water bodies. The secondary filter feeders and predators were the most abundant in bog ecosystems. The cladoceran fauna in the intact bog ecosystems, especially the Zehlau raised bog, was the most diverse and unique. Nevertheless, the cladoceran assemblages in the disturbed ecosystems of drainage canals retained certain features of the natural water bodies. The latter fact is important in applied respect enabling to consider these canals as refugia that have potentials for natural restoration of the cladoceran fauna during the peatland rewetting programme on the Carbon Polygon in the Kaliningrad region.

Keywords: mire ecosystems, Cladocera, rare species, species composition, abundance, trophic structure, Kaliningrad region

УДК 574.583(28):591

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФАУНЫ ВЕТВИСТОУСЫХ И ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ (Crustacea: Cladocera, Sorepoda) оз. ДОД-ЦАГАН (ДАРХАТСКАЯ КОТЛОВИНА, МОНГОЛИЯ)

© 2023 г. Н. Г. Шевелева^{а, *}, Ч. Аюушсурен^б, Н. Тувшинжаргал^б, Е. П. Зайцева^с, Л. В. Суханова^а

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

^бИнститут биологии академии наук Монголии, Улан-Батор, Монголия

^сБайкальский музей Сибирского отделения Российской академии наук, пос. Листвянка, Россия

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

Поступила в редакцию 21.02.2023 г.

После доработки 28.05.2023 г.

Принята к публикации 29.05.2023 г.

Представлены результаты изучения качественного и количественного состава планктонных ракообразных (Cladocera, Diaptomidae, Cyclopoidea) оз. Дод-Цаган (Северо-Запад Монголии) на современном этапе. Сравнительный анализ видового состава ракообразных по новым данным и данным, полученным в прошлом веке (1962–1963 гг.), показал, что в настоящее время состав ракообразных пополнился пятью видами Cladocera и тремя видами Sorepoda, из них два вида из отряда Cyclopoidea и один из отряда Calanoida. Впервые проведены ультраструктурные исследования основных морфологических частей редких и малоизученных веслоногих ракообразных *Mixodiaptomus incrassatus* (Sars, 1903), *Acanthodiptomus paulseni* (Sars, 1903) и *Cyclops glacialis* Flössner, 2001 с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Детальное изучение морфометрических и морфологических признаков, включающее использование СЭМ показало, что обитающий в оз. Дод-Цаган *C. glacialis* идентичен виду, описанному из озер Тургун Хархираа Увс аймаг и Ногоон нуур (Северо-Запад Монголии). Установлено, что биомасса *Mixodiaptomus incrassatus*, важного кормового объекта сига и других видов рыб, в современный период достигает 1100 мг/м³.

Ключевые слова: Cladocera, Sorepoda, видовой состав, таксономия, морфология Sorepoda, оз. Дод-Цаган, Монголия

DOI: 10.31857/S0320965223050133, **EDN:** WRFNIK

ВВЕДЕНИЕ

Дархатская котловина – крупная впадина на севере Монголии, простирающаяся с севера на юг на 120 км и с запада на восток на 40–50 км. С востока и юга котловину ограничивают высокие ледниково-экзарационные альпийские горы. В долине ~300 озер, связанных между собой. Озера в котловине тектонического происхождения со следами влияния позднеплейстоценового оледенения (Нямхуу, 2012).

Исследовать зоопланктон оз. Дод-Цаган начали в 1962–1963 гг., когда были изучены видовой состав ракообразных, биология и экология доминирующих видов коловраток, водная растительность, зообентос и ихтиофауна. Дана оценка ко-

личественного развития зоопланктона и по его показателям определен трофический статус озера, также проведена оценка рыбопродуктивности озера (Дулмаа, 1962, 1965). В последующие годы были изучены фитопланктон, питание и пищевые взаимоотношения рыб в озерах Дархатской котловины (Дулмаа, 1967, 2005) и опубликован список фауны беспозвоночных и рыб региона (Дулмаа, 2009). Обобщающая монография по фауне водоемов озер Монголии, в том числе и по Дархатской котловине, вышла в 2015 г. (Дулмаа, 2015). Хотя эта монография опубликована относительно недавно, последние сведения в ней о зоопланктоне оз. Дод-Цаган получены в 1962–1963 гг., с тех пор новые исследования в этом водоеме не проводили.

Цель работы – исследовать таксономический состав фауны веслоногих и ветвистоусых ракообразных в современный период и выявить изменения, произошедшие за 60 лет с помощью сканирующего электронного микроскопа; дать краткое

Сокращения: Me – латеральная фуркальная щетинка; Ti – внутренняя апикальная фуркальная; Tmi – внутренняя медиальная апикальная фуркальная; Tme – внешняя медиальная апикальная фуркальная; Te – внешняя апикальная фуркальная; Td – дорсальная фуркальная; СЭМ – сканирующий электронный микроскоп.

Таблица 1. Характеристика станций отбора проб зоопланктона в средней части оз. Дод-Цаган

Станция	Координаты		T, °C	Глубина, м	Прозрачность воды, м
	с.ш.	в.д.			
1	51°21'47.92"	99°22'58.91"	16	5	1
2	51°21'18.30"	99°22'57.94"	16.4	7	1
3	51°20'31.39"	99°23'10.04"	16	8	1
4	51°19'17.01"	99°23'90 21"	17	3	2
5	51°18'17.28"	99°23'17.56"	15.5	20	4.5
6	51°21'44.95"	99°21'26.07"	16.6	4	1

Примечание. T – температура воды в поверхностном горизонте.

описание некоторых морфологических признаков массовых для оз. Дод-Цаган видов *Soropoda*, редких для Центральной Азии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Крупнейшее озеро Дархатской котловины Дод-Цаган принадлежит бассейну р. Шишигт, правому притоку р. Малый Енисей. Высота озера над уровнем моря 1540 м. Озеро делится на три части: мелководную северную, с глубинами до 5 м (оз. Тарган); среднюю, с глубиной 5–8 м (оз. Дунд)

и южную глубоководную, до 10–20 м (оз. Хармай). Общая длина оз. Дод-Цаган 18 км, наибольшая ширина 7 км, площадь ~64 км². Максимальная температура воды 22°C отмечена в августе, ледостав на озере начинается в начале ноября, толщина льда достигает 3 м. Снеговой покров незначителен (30–50 см), в некоторых местах отсутствует. Освобождение ото льда на озере происходит к концу июня. Таким образом, безледный период длится ≤5 мес. Вода в озере слабо минерализованная, сумма ионов ≤190 мг/л. Вода относится к гидрокарбонатному классу, первого типа, группе кальция, рН в летний период 8,3, зимой – 7,5 (Дулмаа, 1965).

Зоопланктон исследовали в средней части оз. Дод-Цаган. Пробы зоопланктона собирали 8 июля 2022 г. на шести станциях (табл. 1, рис. 1) с помощью сети Джеди (размер ячеи 100 мкм, диаметр входного отверстия 30 см). Пробы фиксировали 40%-ным формалином до конечной концентрации в пробе 4% и обрабатывали согласно принятой в гидробиологии методике (Методика..., 1975).

Идентификацию ракообразных проводили по соответствующим определителям (Боруцкий и др., 1991; Einsle, 1996; Kiefer, Fryer, 1978; Flössner, 2001; Коровчинский и др., 2021). В работе использовали оптический микроскоп Olympus CX 41 (Япония) и сканирующий электронный микроскоп FEI Company Quanta 200C (Нидерланды). Для изучения морфологии ракообразных из проб выбирали половозрелых самцов и самок. Диаптомид и циклопид измеряли от начала рострума до конца каудальных ветвей. Измерения циклопа *Cyclops glacialis* проводили по схеме, предложенной в работе (Kozminski, 1936). Обозначения щетинок на каудальных ветвях приведено по методике (Dussart, Defaue, 2001). Также измеряли длину и ширину апикального членика эндоподита (P4End3) и длину внешнего и внутреннего апикального шипа P4End3.



Рис. 1. Станции (1–6) отбора проб зоопланктона в оз. Дод-Цаган (июль 2022 г.).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав ракообразных в оз. Дод-Цаган представлен 36 видами, из них 20 – ветвистоусых и 16 – веслоногих ракообразных (табл. 2). Впервые для озера зарегистрировано пять видов ветвистоусых (*Diaphanosoma mongolianum*, *Ceriodaphnia dubia*, *Dahnia* (*D.*) *dentifera*, *Daphnia* (*D.*) *turbinata*, *Pleuroxix trigonellus*, один вид диаптомид (*Arctodiaptomus* (*Rh.*) *dahuricus*) и два вида циклопид (*Eucyclops dumonti*, *Cyclops glacialis*). Следует отметить, что в настоящее время в планктоне озера обитает *C. glacialis*, которого ранее определяли как *C. abyssorum* G.O. Sars, 1863 (Дулмаа, 1962, 1965, 1967, 2009, 2015).

Наибольшее число видов (по четыре) насчитывают роды *Daphnia* и *Arctodiaptomus*, три вида в роде *Cyclops* (табл. 2). В зоогеографическом отношении таксономический состав в озере в большей мере представлен широко распространенными и неревизованными широко распространенными видами (>60%), 9% приходится на восточно-азиатско-американский комплекс, доля видов горного эндемичного комплекса и эндемиков восточноазиатского комплекса не превышает 6% (табл. 2).

Численность зоопланктона в период исследований в озере колебалась от 38.3 тыс. экз./м³ до 113.0 тыс. экз./м³, в среднем для озера – 64.4 ± 28.0 тыс. экз./м³. Минимальные значения численности отмечены на ст. 4 и 6, где глубины не превышали 3–4 м, максимальная численность зоопланктона зафиксирована на ст. 5 над глубиной 0–20 м. Основу количественных показателей планктона представляли веслоногие ракообразные (60% общей численности и 87% общей биомассы), на долю коловраток приходилось 33%, на долю ветвистоусых – лишь 7% численности. По численности доминировали *Cyclops scutifer* (59%), *Arctodiaptomus* (*S.*) *paulseni* (10%), *Mixodiaptomus incrassatus* (6%), *C. glacialis* (5%). Крупные диаптомиды формировали основу биомассы зоопланктона (в основном) *M. incrassatus*, *Acanthodiaptomus denticornis*, абсолютным лидером выступал *M. incrassatus*.

Изучена морфология массовых видов веслоногих ракообразных в оз. Дод-Цаган: двух диаптомид (*M. incrassatus* и *A. (S.) paulseni*) и циклопа (*C. glacialis*).

Морфологические характеристики популяций ракообразных из оз. Дод-Цаган (краткий диагноз)

***Mixodiaptomus incrassatus*.** Самка (рис. 2а, 2г, 2д, 2и–2л). Имеются острые, хорошо выраженные лопасти на предпоследнем и последнем торакальных сегментах (рис. 2а). Абдомен двухсегментный, генитальный сегмент расширен, с небольшими шипиками. Внешний и внутренний края каудальных ветвей по всей длине покрыты

густыми жесткими волосовидными щетинками (рис. 2и). Антеннулы доходят до конца лопастей последнего торакального сегмента. Рострум с длинными острыми отростками (рис. 2л). Режущий край мандибулы с семью зубцами. Вентральный зубец одновершинный, заостренный; имеет хорошо заметную коронку, отделен от остальных зубцов диастемой. Второй зубец одновершинный, третий–пятый зубцы двухвершинные, с узким основанием, самый дорсальный зубец шипообразный, тонкий. Дорсальная щетинка длиннее зубцов, тонкая, зубчатая (рис. 2д). Второй членик эндоподита P2 имеет шмейловский орган (рис. 2к). Третий членик экзоподита пятой пары ног крупный, отчетливо отделен от второго экзоподита, вооружен короткой шиповидной наружной щетинкой и относительно крупным внутренним шипом, который на 1/3 не достигает внутреннего выроста второго экзоподита (рис. 2г). Эндоподит двухчлениковый, по длине равен первому членику экзоподита, его апикальный конец вооружен хитиновыми выростами. Длина самки 1.90–2.15 мм. Яйцевой мешок плоский, содержит от 8 до 10 яиц.

Самец (рис. 2б, 2в, 2е–2з). Последние два сегмента абдомена асимметричны, с рядами мелких шипиков на дорсальной стороне (рис. 2з). Каудальные ветви с внешней стороны гладкие, с внутренней стороны имеют редкие тонкие волоски. Длина каудальных ветвей 90–100 мкм, они в 1.1–1.4 раза длиннее, чем у самки (рис. 2ж). Третий от конца членик геникулирующей антеннулы без выростов. Базиподит правой ноги P5 с внутренней стороны с кутикулярным выростом, первый членик экзоподита относительно маленький с внешним углом, на втором членике экзоподита проксимально с внутренней стороны имеется небольшой конический хитиновый вырост (рис. 2б), тонкий маленький боковой шип расположен дистально. Хватательный коготь слабо изогнут в дистальной части. Эндоподит одно-двухчленистый, утолщенный в проксимальной части, на апикальном конце имеется пальцевидный хитиновый вырост (рис. 2в). Второй членик экзоподита левой ноги четко отделен от первого экзоподита, его дистальный отросток закругленный, покрыт короткими хитиновыми шипиками; внутренний отросток длиннее дистального, утолщенный в основании и острый дистально (рис. 2е). Длина самца 1.9–2.0 мм.

Численность и биомасса *M. incrassatus* в озере изменялись от 0.35 до 2.60 тыс. экз./м³ и от 0.150 до 1.100 г/м³ соответственно. Наибольшее его количество зарегистрировано на ст. 5, где глубина достигала 20 м, вид концентрировался на горизонте 0–5 м. В период наших исследований популяция рачка состояла в основном из самцов и яйценосных самок. Тело рачков было окрашено в красный цвет, поскольку содержало по две-три капли жира. На *M. incrassatus* приходилось >60% биомассы веслоногих ракообразных.

Таблица 2. Видовой состав ракообразных в оз. Дод-Цаган в 2022 г.

Таксон	Зоогеографическая характеристика	Присутствие вида	
		по: (Дулмаа, 1965)	по данным авторов
Тип Arthropoda			
Класс Branchiopoda Latreille, 1817			
Надотряд Cladocera Latreille, 1829			
Отряд Stenopoda Sars, 1865			
Сем. Sididae Baird, 1850			
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	Ше	+	+
<i>Diaphanosoma mongolianum</i> Ueno, 1938*	Ше	–	+
Отряд Anomopoda Sars, 1865			
Сем. Daphniidae Straus, 1820			
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785) s.l.	Шр	+	–
<i>C. dubia</i> Richard, 1894 s.l.*	Шр	–	+
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862 s.l.	Шр	+	+
<i>C. affinis</i> Lilljeborg, 1901 (<i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard, 1894 s.l.)	Шр	+	–
<i>Daphnia (D.) galeata</i> Sars, 1864	Шр	+	+
<i>D. (D.) longispina hyalina</i> Leydig, 1860 (= <i>D. hyalina</i> Leydig, 1860)	Ше	+	–
<i>D. (D.) longispina</i> O.F. Müller, 1776 s.str.	Ше	+	+
<i>D. (D.) pulex</i> Leydig, 1860 s.l.	Шр	+	–
<i>D. (D.) dentifera</i> Forbes, 1893* ?	Ва	–	+
<i>D. (D.) turbinata</i> Sars, 1903*	Го	–	+
<i>D. (C.) magna</i> Straus, 1820	Шр	+	–
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	Шр	+	–
<i>Simocephalus (S.) vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	Шр	+	+
Сем. Moinidae Goulden, 1968			
<i>Moina salina</i> Daday, 1888 (= <i>M. microphthalmia</i> Sars, 1903 s.l.)	Ше	+	–
<i>M. brachiata</i> (Jurine, 1820) (= <i>M. rectirostris</i> Leydig, 1860) s.l.)	Шр	+	–
Сем. Macrothricidae Norman et Brady, 1867 emend. Smirnov, 1976			
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1867	Шр	+	–
<i>M. dadayi</i> Behning, 1941		+	–
Сем. Bosminidae Baird, 1845 emend. Sars, 1865			
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	Шр	+	+
Сем. Euryceridae Kurz, 1875 emend. Dumont et Silva-Briano, 1998			
<i>Eurycerus (E.) lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	Ше	+	–
Сем. Chydoridae Dybowki et Grochowski, 1894			
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	Ше	+	+
<i>Alona guttata</i> Sars, 1862 s.l.	Ше	+	–
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	Ше	+	–
<i>Flavaolona costata</i> (Sars, 1862)	Шр	+	–
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig, 1860)	Ше	+	+
<i>Leydigia (Leydigia) leydigi</i> (Schödler, 1863)	Шр	+	–
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	Шр	+	+
<i>Alonella nana</i> (Baird, 1850)	Шр	+	+
<i>A. excisa</i> (Fischer, 1854)	Шр	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	Ше	+	+
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843) (= <i>Chydorus globosus</i> Baird, 1843)	Шр	+	–
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841) s.l.	Ше	+	+
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	Ше	+	+
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)*cf	Шр	–	+
<i>P. uncinatus</i> Baird, 1850	Шр	+	–

Таблица 2. Окончание

Таксон	Зоогеографическая характеристика	Присутствие вида	
		по: (Дулмаа, 1965)	по данным авторов
Отряд Onychopoda Sars, 1865 Сем. Polyphemidae Baird, 1845 <i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1758)	Шр	+	–
Отряд Harpoda Sars, 1865 Сем. Leptodoridae Lilljeborg, 1861 <i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	Ше	+	+
Класс Maxillopoda Подкласс Copepoda Edwards, 1840 Гимноплеа Giesbrecht, 1834 Отряд Calanoida Sars, 1903 Сем. Temoridae Sars, 1903 <i>Heterocope borealis</i> (Fischer, 1851)	П	+	+
Сем. Diaptomidae Baird, 1850 <i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski, 1887)	Г	+	+
<i>Arctodiaptomus</i> (<i>A.</i>) <i>wierzejskii</i> (Richard, 1888)	П	+	+
<i>A. (Rh.) anudarini</i> Borutzky, 1959	Эв	+	+
<i>A. (Rh.) dahuricus</i> Borutzky, 1959*	Эв	–	+
<i>A. (Rh.) bacillifer</i> (Koelbe, 1885)	Г	+	–
<i>A. (S.) paulseni</i> (Sars, 1903)	Го	+	+
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	П	+	–
<i>Neurodiaptomus</i> (<i>N.</i>) <i>incongruens</i> (Poppe, 1888)	Ва	+	–
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i> (Sars, 1903)	П	+	+
<i>Metadiaptomus asiaticus</i> (Uljanin, 1875)	П	+	–
Надотряд Podoplea Giesbrecht, 1882 Отряд Cyclopoida Burmeister, 1834 Сем. Cyclopidae Dana, 1846 <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	К	+	+
<i>E. dumonti</i> Alekseev, 2000*	Ва	–	+
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine, 1820)	К	+	+
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1975	Г	+	+
<i>C. glacialis</i> Flössner, 2001* (= <i>Cyclops abyssorum</i> Sars, 1863)	Ва	+	+
<i>C. scutifer</i> Sars, 1863	П	+	+
<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	К	+	–
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	П	+	+
<i>M. viridis</i> (Jurine, 1820)	П	+	+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	Г	+	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	К	+	+

Примечание. “+” – присутствие вида, “–” – отсутствие; К – космополиты; Г – голарктическая и П – палеарктическая области; Ва – восточно-азиатско-американский комплекс; Го – горный эндемичный комплекс; Ше – широко распространенный евроазиатский комплекс; Шр – неревизованные широко распространенные виды; Эв – эндемичный восточно-азиатский комплекс. Зоогеографическая характеристика ветвистоусых ракообразных дана по: (Котов, 2016; Коровчинский и др., 2021); Calanoida – по: (Боруцкий и др., 1991; Dussart, Defaye, 1993); Cyclopidae – по: (Einsle, 1996; Alekseev, 2019).

* Виды, отмеченные впервые.

Вид широко распространен в Палеарктике (Боруцкий и др., 1991). На территории Монголии *M. incrassatus* обитает в пресных (Боруцкий, 1959; Дулмаа, 1965; Аюушсурен и др., 2013) и солоноватых (Alonso, 2010; Итигилова и др., 2014) водоемах.

Arctodiaptomus (S.) paulseni. Самка (рис. 3а–3г). Лопасты последнего сегмента цефалоторакса ассиметричны, правая лопасть более сужена, чем левая. Эти лопасти несут по паре сенсорных шипиков, одна пара, меньших размеров, чем другая,

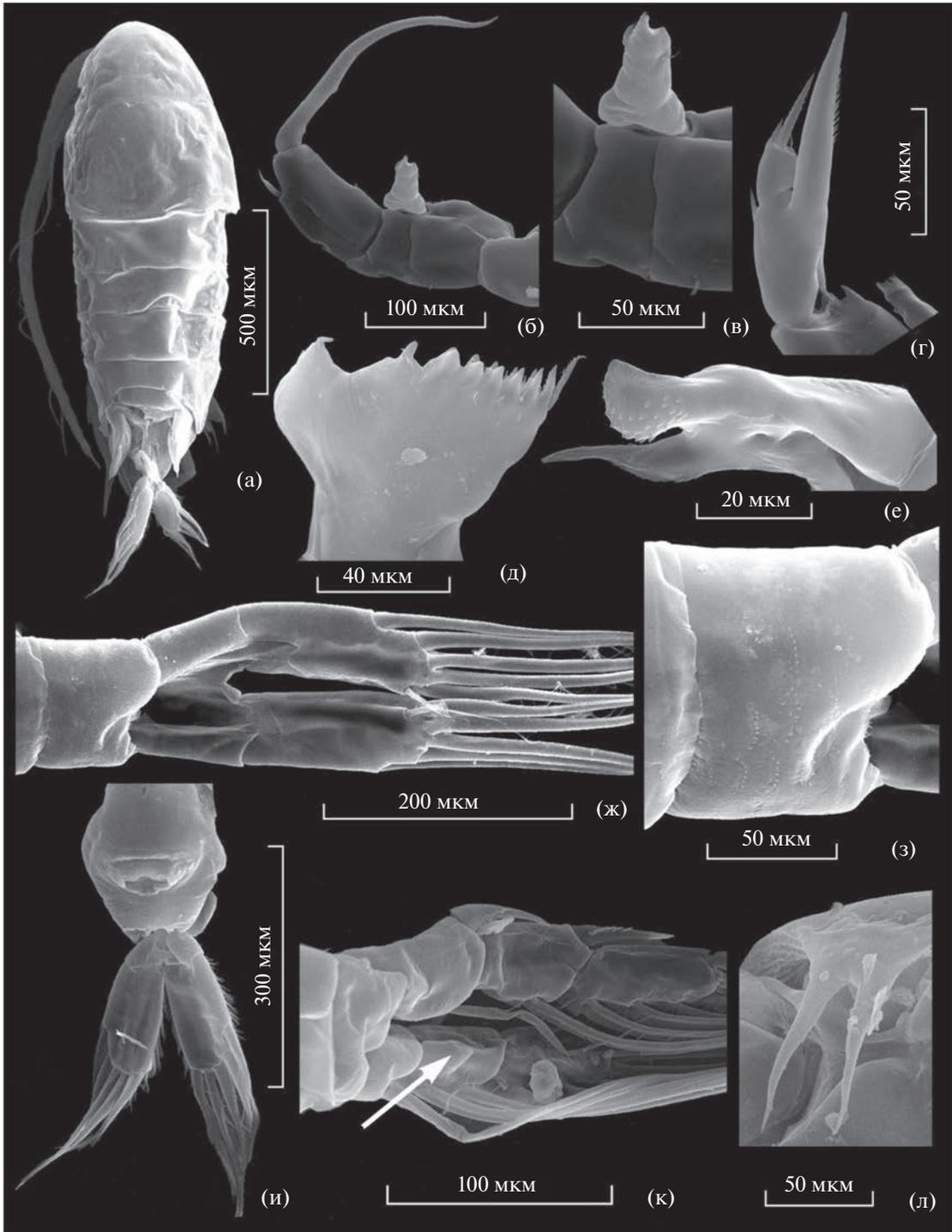


Рис. 2. *Mixodiaptomus incrassatus*: а – самка, дорсально; б – правая нога пятой пары самца; в – эндоподит правой пятой пары ноги самки; г – третий членик экзоподита пятой пары ноги самки; д – режущий край мандибулы; е – второй экзоподит левой ноги пятой пары самки; ж – каудальные ветви самки; з – последний сегмент абдомена самки, дорсально; и – генитальный сегмент и каудальные ветви самки, вентрально; к – вторая пара ног самки (стрелкой показан шмейлевский орган); л – роstrум самки.

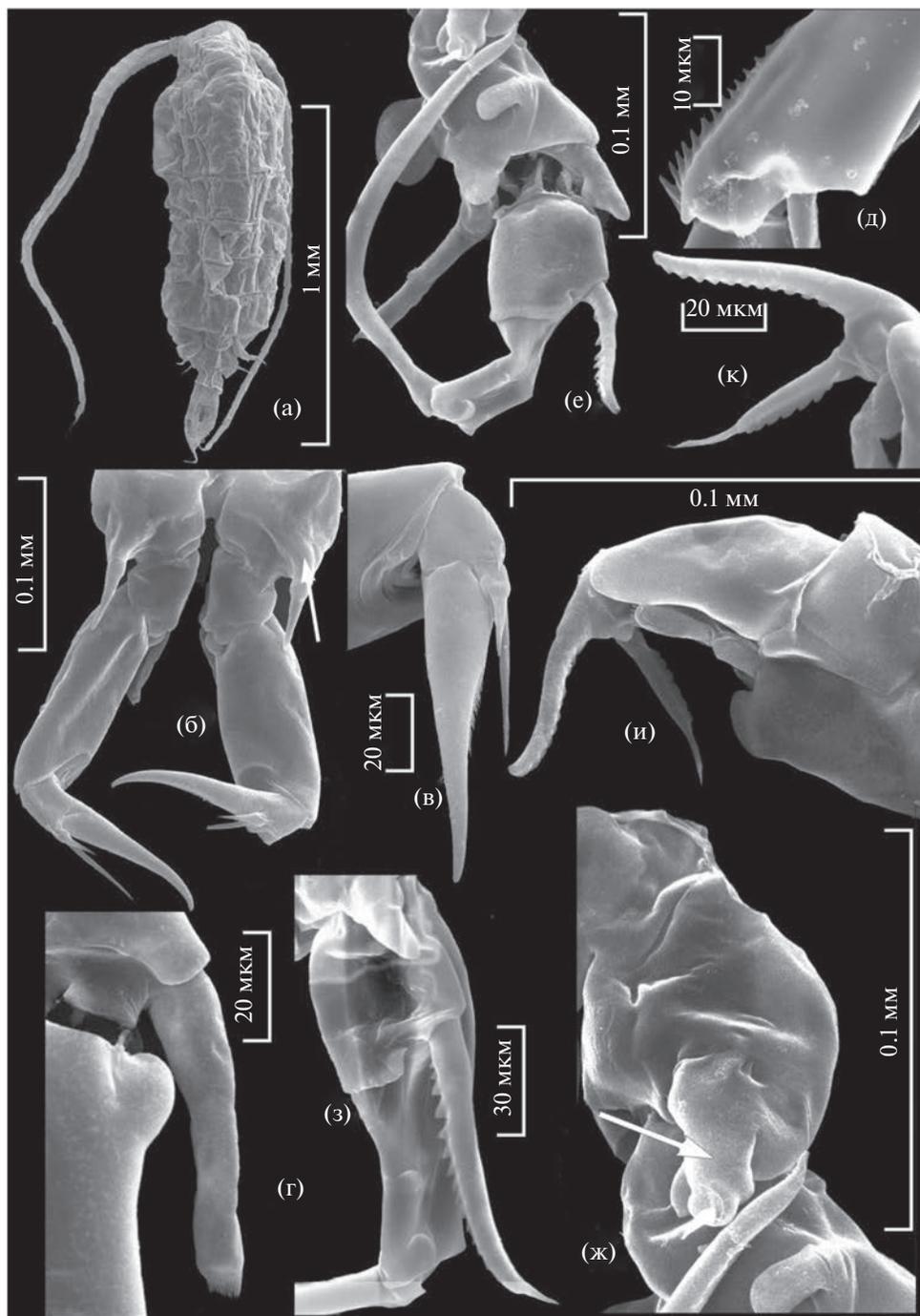


Рис. 3. *Arctodiaptomus paulseni*: а – самка, дорсально; б – пятая нога самки (стрелкой показан кутикулярный вырост на коксоподите); в – третий членик экзоподита пятой ноги самки; г – эндоподит пятой ноги самки; д – вооружение на третьем членике геникулирующей антенны самца; е – правая нога пятой пары самца; ж – коксоподит правой ноги самца (стрелкой показан кутикулярный вырост); з – второй членик экзоподита правой ноги пятой пары самца; и – первый и второй экзоподиты левой ноги пятой пары самца; к – дистальный отросток и внутренний вырост левой ноги пятой пары самца.

находится на спинной поверхности ближе к краю. Генитальный сегмент также ассиметричный с относительно крупными сенсорными шипиками (рис. 3а). Антеннулы длинные, достигают конца каудальных щетинок или немного длин-

нее. На режущем крае мандибулы вентральные и центральные зубцы сточены, дорсальные зубцы двувёршинные, округлые на конце. Каудальные ветви голые, короткие, их длина чуть более чем в 2 раза превышает ширину.

На плавательной ноге P2 имеется шмейлевский орган на втором членике эндоподита. Коксоподит пятой пары с крупным острым выростом (рис. 3б). Первый членик экзоподита удлиненный, стройный, с параллельными сторонами, гладкий без выростов. Второй членик экзоподита с массивным шиповидным выростом с сетулами на обоих краях. Третий членик экзоподита явно отделен, маленький, с двумя шипами, из которых внутренний почти не достигает 1/3 шиповидного отростка второго экзоподита, его внешний отросток относительно короткий (рис. 3в). Эндоподит одночленистый, достигает 1/3 длины первого экзоподита, в дистальной части покрыт мелкими кутикулярными выростами (рис. 3г). Размер самки 1.5–1.6 мм. Яйцевой мешок содержит 8–10 яиц.

Самец (рис. 3д–3к). Два последних абдоминальных сегмента асимметричны: правая сторона развита сильнее, чем левая. Геникулирующая антенна на третьем от конца членике дистально несет шипики (рис. 3д). Коксоподит правой ноги P5 самца с относительно крупным кутикулярным выростом, снабженным сенсорным шипиком (рис. 3ж). Базиподит несет четыре придатка, два из которых на спинной поверхности. На внутренней стороне базиподита имеются два сплюснутых пластинчатых выроста округлой формы: проксимальный внутренний небольшой, второй придаток в дистальной части большой, округлой формы (рис. 3е). На спинной поверхности также два придатка – маленький треугольной формы и относительно крупный полукруглый вырост, расположенный более дистально. Первый членик экзоподита правой ноги мелкий с оттянутым внешним углом, второй членик чрезвычайно сужен с середины членика и до его дистального конца (рис. 3е). На наружном крае второго членика экзоподита в дистальной части имеются два кутикулярных бугорка (рис. 3е). Боковой шип длинный и мощный, слегка изогнут, прикреплен проксимально, с внутренней стороны снабжен мощными зубчиками, хватательный коготь мощный, изогнутый. Эндоподит правой ноги одночленистый, в проксимальной части шире, чем в дистальной, немногим не достигает дистальной части второго членика экзоподита. В дистальной части эндоподит снабжен кутикулярным выростом и многочисленными сетулами. Базиподит левой ноги P5 квадратной формы, первый членик экзоподита удлиненный (рис. 3и), второй членик экзоподита с относительно крупным дистальным отростком, с внутренней стороны бугристый по всей длине (рис. 3к). Внутренний вырост третьего членика экзоподита левой ноги приблизительно такой же длины, как и дистальный отросток, заостренный к концу, покрыт сетулами. Эндоподит двучленистый, на апикальном конце с многочис-

ленными сетулами, он почти достигает основания третьего членика экзоподита (рис. 3и). Длина самца 1.3–1.4 мм.

A. (S.) paulseni – типично горный вид, обитает и в крупных, и в мелких озерах (Боруцкий и др., 1991; Dussart, Defaye, 1993). По данным (Боруцкий, 1959), в Монголии отмечен для водоемов Северо-Запада, в оз. Дод-Цаган, в бассейне р. Шишхид (бассейн р. Енисей). На территории юга Восточной Сибири обитает в высокогорных озерах Тункинской долины: бассейн р. Иркут (левый приток р. Ангара) – оз. Ильчир ((Bondarenko et al., 2002) и озера Шутхулай–Нур и Дозор-Нур (бассейн р. Тисса, впадающей в р. Ока) (неопубликованные данные авторов).

Cyclops glacialis. Самка (рис. 4; 5; 6а–6д). Длина тела (без фуркальных щетинок) 1.89 мм. Тело стройное, удлиненное (рис. 4а), отношение длины цефалоторокса к ширине 1.08. Торакальные сомиты четко отделены друг от друга. Последний и предпоследний торакальные сомиты с вытянутыми кнаружи боковыми выростами (рис. 4в). Длина гениального сомита немногим превышает его ширину. Анальная пластинка слабо развита (рис. 4г). Каудальные ветви длинные, параллельные, с внутренней стороны сплошь покрыты волосками (рис. 4б). Фуркальный индекс изменяется от 7.2 до 10.0 в среднем составляет 8.4. Латеральная щетинка (Me) расположена в четвертой части длины апикального конца фурки (рис. 4б). Ti почти в 2 раза длиннее Te. Длина Td в 1.1 раза больше Te, но в 1.8 короче Ti.

Антеннулы 17-члениковые, достигают середины четвертого сомита (рис. 4а). Антенна четырехчлениковая (рис. 4е). На ее каудальной поверхности орнамент из крупных и мелких колючек (рис. 4д), на фронтальной стороне косою ряд колючек. Максилла, максиллула и максиллипед как на (рис. 5а, 5в, 5д). Максиллипед на каудальной поверхности второго и третьего членика вооружен редкими длинными колючками (рис. 5б). Мандибула несет длинные острые зубцы и одну мощную оперенную щетинку (рис. 5г). На дистальном конце антенны семь щетинок. Губа с 10–12 зубцами (рис. 5е).

Членистость ног – 33/33/33/33 (первая цифра относится к экзоподиту). Вооружение ног у самок популяции *C. glacialis* из оз. Дод-Цаган по типу Tegni. Формула шипов и щетинок приведена в табл. 3.

На фронтальной поверхности базиподита P1 между эндо- и экзоподитом присутствует группа коротких сетул (рис. 6а), на внутренней щетинке базиподита в ее основании имеются длинные редкие сетулы (рис. 6а). Интеркоксальная пластинка P3–P4 вооружена сетулами. На интеркок-

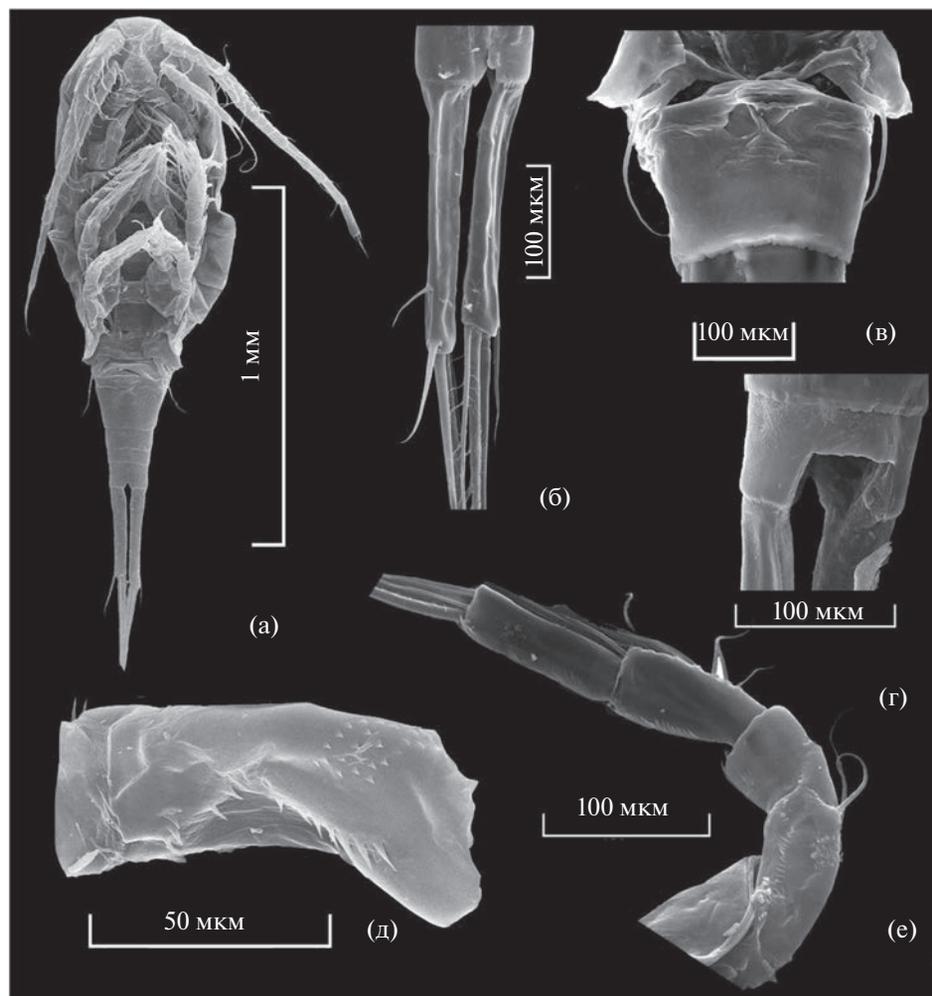


Рис. 4. *Cyclops glacialis*, самка: а – внешний вид (вентрально); б – каудальные ветви (дорсально), в – 5-й торакальный сегмент и генитальный сегмент (вентрально), г – анальная пластинка (дорсально); д – коксобазис антенны (каудально); е – антенна (каудально).

сальной пластинке P3 сетулы длинные, редкие. На интеркоксальной пластинке P4 сетулы расположены в два ряда, длинные и более частые (рис. 6в, 6д). Скульптура каудальной поверхности P4 коксоподита имеет колючки А–В–С–Е, колючки D и F отсутствуют. Длина дистального членика эндоподита P4 (P4End3) в 2.72 (2.5–3.2) раза больше ширины, его внутренний апикаль-

ный шип в 1.71 (1.4–1.92) раза длиннее внешнего апикального.

Дистальный членик P5 длинный, длина в 2.5–2.9 раза больше ширины; его шип относительно тонкий, длинный (0.027 мм), выходит за длину дистального членика (рис. 6г, 6е). Щетинка на базальном членике P5 короткая, в 2 раза короче щетинки второго членика.

Таблица 3. Число шипов и щетинок на плавательных ногах самок *C. glacialis*

Плавательные ноги	Кокса	Базиподит	Эндоподит	Экзоподит
P1	0–1	0–2	0–1/0–2/1–5	1–1/1–1/3–5
P2	0–1	0–1	0–1/0–2/1–5	1–1/1–1/4–5
P3	0–1	0–1	0–1/0–2/1–5	1–1/1–1/3–5
P4	0–1	0–1	0–1/0–2/2–3	1–1/1–1/3–5

Примечание. Через тире шипы–щетинки.

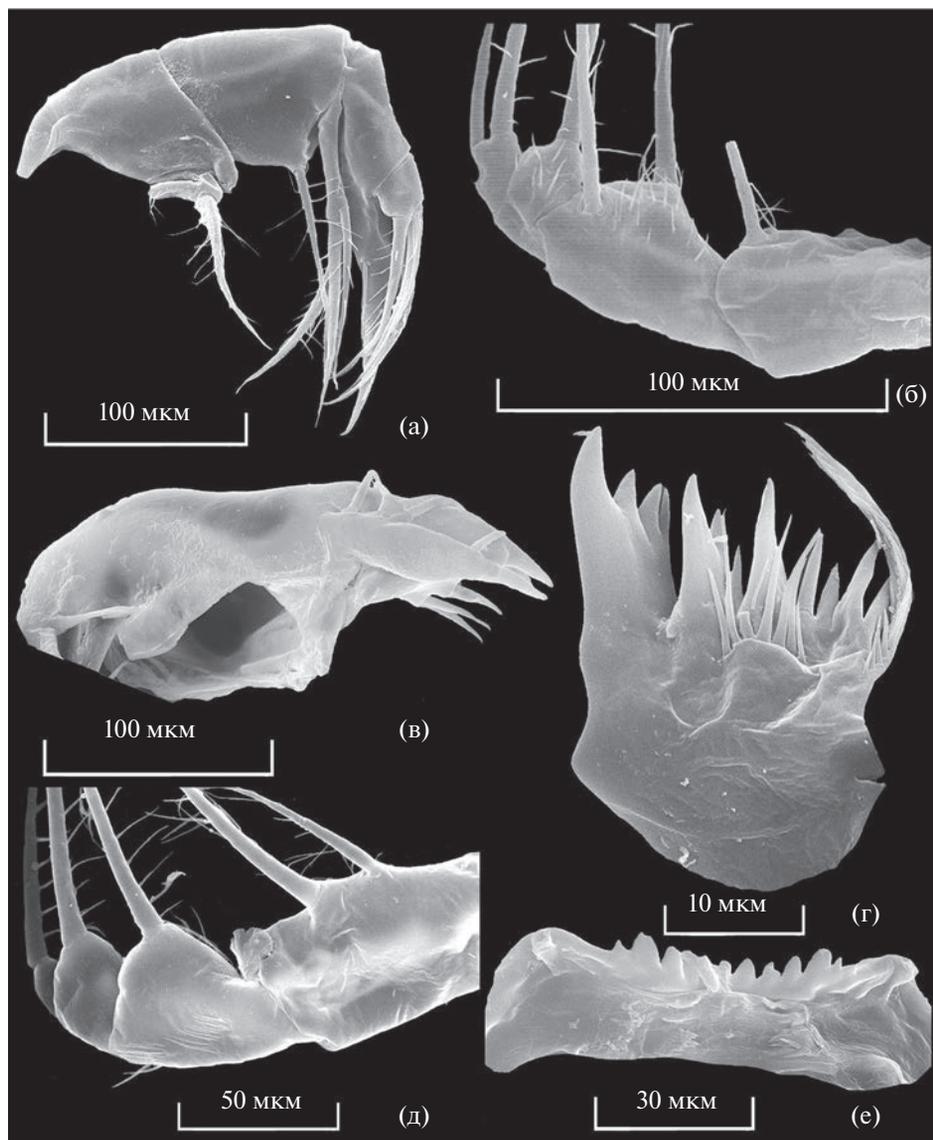


Рис. 5. *Cyclops glacialis*, самка: а – максилла; б – максиллипед, каудально; в – максиллула; г – мандибула; д – максиллипед, фронтально; е – губа.

Яйцевые мешки у самки овальной формы, тесно прижаты к телу, в каждом мешке от 28 до 30 яиц.

Самец. Длина тела 1.375 мм (1.300–1.500), тело более стройное, чем у самки. Фуркальный индекс 5.2–5.5, в среднем 5.4. Нога P6 с коротким сильным шипом (0.032 мм) и двумя длинными щетинками, из них внешняя щетинка в 2 раза длиннее внутренней и в 3.5 раза длиннее шипа (рис. 6б).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из списка видов ракообразных более половины (57%) приходится на ветвистоусых ракообразных, из них пять видов – новые для водоемов Дархатской котловины. Необходимо отметить

три вида из сем. Daphniidae: *D. (D.) dentifera*, *D. (D.) turbinata* и *C. dubia*. Последний вид зарегистрирован в водоемах западной, Северо-Западной частях Монголии, в реках и озерах бассейна р. Селенга (Flössner et al., 2005; Крылов, Дулмаа, 2009, 2012). В Европейской части России *C. dubia* обитает в водохранилищах рек Кама и Волга (Лазарева, 2020, 2022). *D. (D.) turbinata* известна из Алтае-Саянского горного региона (Монгольского Алтая, озер бассейна Улаанчны Хар), является эндемиком высокогорных озер Южной Сибири и Монголии (Аюушсурен и др., 2013; Котов, 2016; Zuykova et al., 2019). По нашим неопубликованным данным, этот вид обитает во многих мелководных эвтрофных водоемах Монголии. Идентифика-

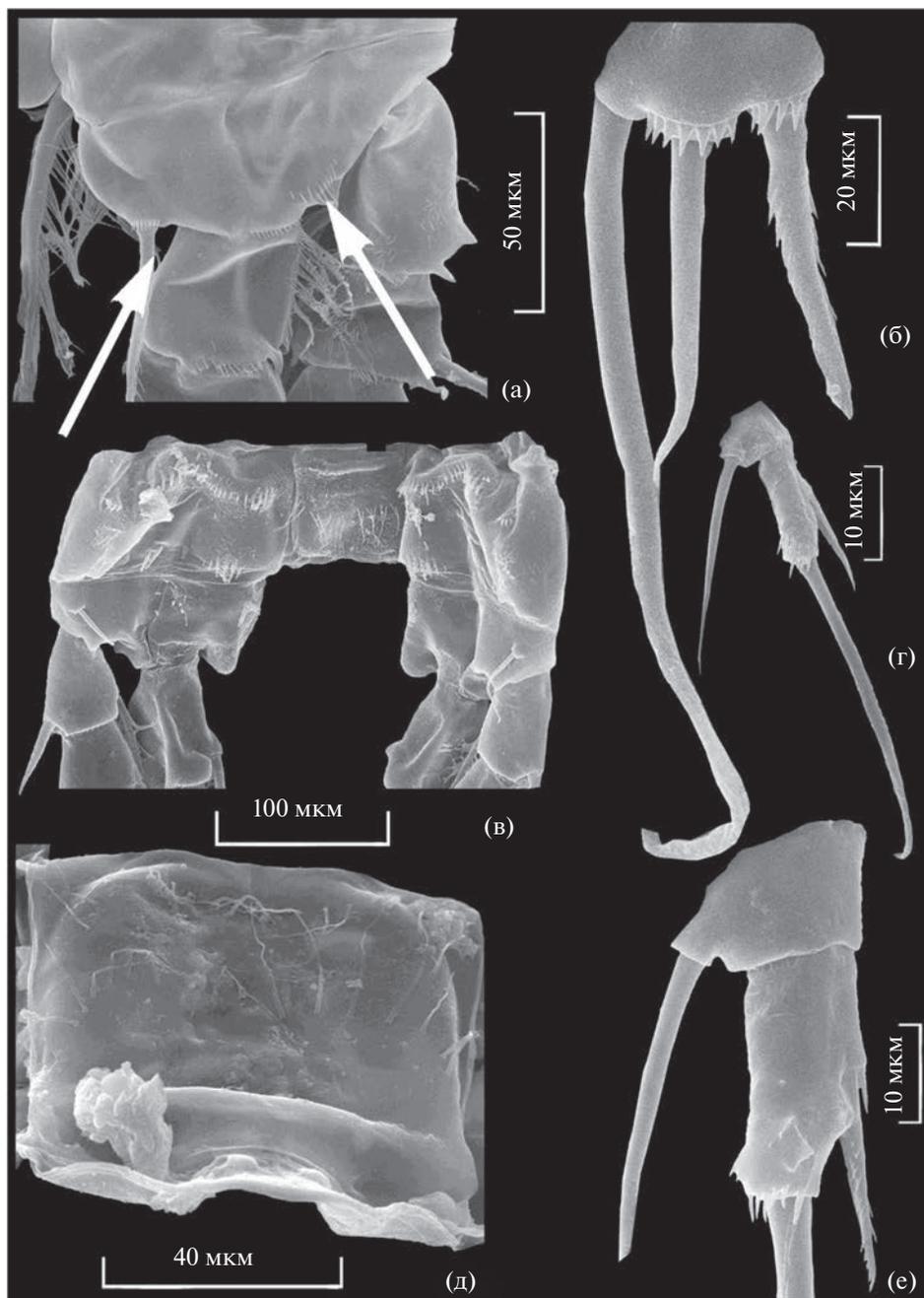


Рис. 6. *Cyclops glacialis*, (самка, самец): а – базиподит первой пары ног, фронтально (стрелки указывают на длинные сетулы в основании внутренней щетинки и группу на фронтальной поверхности базиподита между экзо- и эндоподитом); б – шестая нога самца; в – коксоподит и интеркоксальная пластинка ног четвертой пары (каудально); г, е – общий вид пятой ноги; д – интеркоксальная пластинка ног третьей пары (каудально).

ция *D. (D.) dentifera* требует подтверждения генетическими методами. Обнаруженная нами *D. mongolianum* (табл. 2) была немногочисленна и отмечена только на ст. 3 (табл. 1). Для водных объектов Монголии этот вид указан для озер бассейна р. Селенга (Крылов, 2009), озер Северо-Восточной (Итигилова и др., 2012, 2014) и Северо-Западной (Flössner et al., 2005; Alonso, 2010) Монголии.

Отмеченный нами в оз. Дод-Цаган *P. trigonellus* не указан для водоемов Монголии в имеющейся литературе. Этот вид относится к неревизованным широко распространенным и нуждается в пересмотре, особенно азиатские популяции, поскольку в Якутии обитает близкий ему вид–двойник *P. yakutensis* Garibian, Neretina, Klimovsky, Kotov, 2018 (Garibian et al., 2018).

Среди Соперода впервые для водоемов Дархат выявлены два вида из сем. Cyclopidae: *E. dumonti* и *C. glacialis*. *E. dumonti* впервые был найден в маленьком озере с глубиной ~50 см, находящемся в 100 км на север от г. Улан-Батор (Alekseev, 2019), позже — в 2012 в водоемах Центральной Монголии (Marrone et al., 2015). В оз. Дод-Цаган *E. dumonti* обитает в литоральной зоне на глубинах 3–8 м. Вид найден в Западной Монголии в оз. Улаанчны Хар (Аюушсурен и др., 2013), указан для соленых водоемов Монголии (Alonso, 2010; Итигилова и др., 2014; Marrone et al., 2015). Особо следует отметить обитание в водоемах Монголии *C. glacialis*. Вид описан в 2001 г. Флосснером (Flössner, 2001) из высокогорных водоемов северо-запада Монголии. Авторами (Holynska, Wynngaard, 2019) *C. glacialis* включен в филогенетическое дерево на основе сведений по морфологии, молекулярному анализу и зоогеографии. Наши исследования подтверждено обитание *C. glacialis* в трех частях оз. Дод-Цаган (северная — Тарган, средняя — Дунд и южная — Хармай). Это первая находка вида в водоемах Дархатской котловины, также (по нашим неопубликованным данным) вид обитает в оз. Огий-Нур (Центральная Монголия).

При сравнении наших данных по видовому составу ракообразных с данными 60-х годов прошлого столетия отмечено, что в современных списках отсутствуют 16 видов ветвистоусых и четыре вида веслоногих раков. Это связано с большим количеством проб (156) и длительностью исследований (июнь–октябрь и декабрь–март) в 1962–1963 гг. (Дулмаа, 1965); некоторые виды в настоящее время сведены в синонимы (*Ceriodaphnia dubia* s.l. = *C. affinis*). В пробах 2022 г. отсутствовали виды-галофилы (*D. magna*, *Moina salina*, *Metadiaptomus asiaticus*) и виды, обитающие в солоноватых водах (*Arctodiaptomus bacillifer*, *Neutrodiaptomus incongruens*). Возможно, эти виды проникли в озеро из мелких солоноватых водоемов в период весеннего паводка.

В настоящее время основу зоопланктона и по численности, и по биомассе создают веслоногие ракообразные (*C. scutifer*, *M. incrassatus*, *A. (S.) paulseni*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *C. glacialis*).

Выводы. В результате проведенных исследований в оз. Дод-Цаган изучен видовой состав фауны веслоногих (16 видов) и ветвистоусых (20 видов) ракообразных в современный период. В составе зоопланктона озера в количественном отношении преобладали веслоногие ракообразные, достигая 60% общей численности. Выявлены виды-доминанты — *C. scutifer*, *M. incrassatus*, *A. (S.) paulseni*, *A. denticornis*, *C. glacialis* — важные кормовые объекты рыб планктофагов. Исследо-

вания с помощью СЭМ позволили дополнить и расширить описание редких и кратко описанных видов: *C. glacialis*, обитающего только в водоемах Монголии, а также *A. (S.) paulseni* и *M. incrassatus*, редких в Восточной Сибири и Монголии. У самок *C. glacialis* впервые представлены описания и иллюстрации ротовых конечностей; вооружение плавательной ноги P1 с фронтальной стороны; вооружение интеркоккальной пластинки P3, дано описание самца и его некоторые морфометрические параметры. У *M. incrassatus* впервые изучено строение мандибулы и тонкое морфологическое вооружение второго экзоподита левой ноги самца.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Марии Холынской (Museum and Institute of Zoology Warszawa, Poland) за помощь в идентификации *C. glacialis*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано проектом 2494 “*Coregonus pidschian* в Монголии (Coregonidae): комплексное изучение эволюционной истории, биологических особенностей и современного состояния...”, Российским фундаментальным исследованием, грант № 20-54-44017 и частично в рамках госзадания Лимнологического института СО РАН 0279-2021-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аюушсурен Ч., Шевелева Н.Г., Аров И.В. 2013. Таксономический состав зоопланктона и морфология редких видов в озерах бассейна Улаанчны Хаар (западная Монголия) // Изв. ИГУ. Серия “Биология. Экология”. Т. 6. № 2. С. 116.
- Боруцкий Е.В. 1959. Ракообразные Монгольской Народной Республики. I. Соперода, Calanoida. The Crustacea of the Mongolian People’s Republic. I. Соперода, Calanoida // Бюл. Мос. общ-ва природы. Отд. Биология. Т. 64 (1). С. 43.
- Боруцкий Е.И., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб: Наука.
- Дулмаа А. 1962. О зоопланктоне озера Дод-Цаган (Северная Монголия) // Изв. БГНИИ при иркутском гос. ун-те им. А.А. Жданова (краткое сообщение о научно-исследовательских работах ИГУ за 1961 г.) Т. 12. С. 22.
- Дулмаа А. 1965. Материалы к познанию зоопланктона озер Дархатской котловины (Северо-Западная Монголия) // Лимнологические исследования Байкала и некоторых озер Монголии. М.: Наука. С. 191.
- Дулмаа А. 1967. Гидробиология озер Дархатской котловины Северо-Западной Монголии. Улан-Батор.

- Дулмаа А. 2005. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Дархатской котловины. Тр. ин-та биол. АН Монголия. № 25. С. 30.
- Дулмаа А. 2009. Ракообразные водоемов (Crustacea) Дархатской котловины // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. II. Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 628.
- Дулмаа А. 2015. Озера Дархатской котловины // Биология озер Монголии. Улан-Батор: Соембо принтинг. С. 142.
- Итигилова М.Ц., Дулмаа А., Афонина Е.Ю. 2012. Динамика зоопланктона озера Хух-Нур Северо-Восточная Монголия в разные фазы климатических изменений // Природоохранное сотрудничество в трансграничных регионах Россия–Китай–Монголия. Чита: Поиск. С. 180.
- Итигилова М.Ц., Дулмаа А., Афонина Е.Ю. 2014. Зоопланктон озер долины рек Ульдза и Керулен Северо-Востока Монголии // Биология внутр. вод. № 3. С. 54. <https://doi.org/10.7868/S0320965214030103>
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) северной Евразии. Т. 2. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Котов А.А. 2016. Фаунистические комплексы Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Восточной Сибири и Дальнего Востока России // Зоол. журн. Т. 95. № 7. С. 748.
- Крылов А.В. 2012. Видовой состав зоопланктона водоемов и водотоков Котловины Больших озер (Монголия) // Биология внутр. вод. № 3. С. 43. <https://doi.org/10.1134/S1995082912030078>
- Крылов А.В., Дулмаа А. 2009. Зоопланктон озер и рек бассейна р. Селенги // Водные экосистемы бассейна Селенги. Биологические ресурсы и природные условия Монголии. Тр. Совместной Российско-Монгольской комплексной экспедиции. Т. 60. М.: ИПЭЭ РАН. С. 166.
- Лазарева В.И. 2020. Многолетние изменения состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Камы // Биология внутр. вод. № 3. С. 260. <https://doi.org/10.31857/S0320965220030110>
- Лазарева В.И. 2022. Состав, структура и особенности пространственного распределения зоопланктона в Шекснинском водохранилище (Верхняя Волга, Россия) // Биология внутр. вод. № 6. С. 711. <https://doi.org/10.31857/S0320965222060122>
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Нямхуу М. 2012. Рельеф Дархатской котловины // Вестн. Томск. ун-та. № 356. С. 179.
- Alekseev V.R. 2019. Revision of the genus *Eucyclops* (Claus, 1893) and subfamily Eucyclopiniae of the world fauna // Arthropoda Selecta. V. 28(4) P. 490.
- Alonso M. 2010. Branchiopoda and Copepoda (Crustacea) in Mongolian Saline Lakes // Mongolian J. Biol. Scie. V. 8 (1). P. 9.
- Bondarenko N.A., Sheveleva N.G., Domysheva V.M. 2002. Structure of plankton communities in Ilchir, an alpine lake in eastern Siberia // Japan. Soc. Limnol. V. 3. P. 127.
- Dussart B.H., Defaye D. 1993. Repertoire mondial des Crustacés Copepodes des Eaux Interneures I. Calonoides. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique.
- Dussart B.H., Defaye D. 2001. Introduction to the Copepoda // Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. V. 16. Leiden: Backhuys Publishers.
- Einsle U. 1996a. Copepoda: Cyclopoida genera *Cyclops*, *Megacyclops* and *Acanthocyclops*. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 10. New York: Amsterdam SPB Academic Publishing BV.
- Flössner D. 2001. *Cyclops glacialis* n.sp. (Copepoda: Cyclopoida) from a High Mountain Lake in Northwestern Mongolia // Limnologica. V. 31. P. 303.
- Flössner D., Horn W., Paul M. 2005. Notes on the Cladoceran and Copepod fauna of Uvs Nuur Basin (Northwest Mongolia) // Int. Rev. Hydrobiol. V. 90. № 5–6. P. 580. <https://doi.org/10.1002/iroh.200410782>
- Garibian P.G., Neretina A.N., Klimovsky A.I., Kотов А.А. 2018. A new case of west-east differentiation of the freshwater fauna in Northern Eurasia: the *Pleuroxus trigonellus* species group (Crustacea: Cladocera: Chydoridae) // Zootaxa. V. 4532. P. 451.
- Holynska M., Wyngaard G. 2019. Towards a phylogeny of *Cyclops* (Copepoda): (in) congruences among morphology, molecules and zoogeography // Zoologica scripta. V. 48. P. 376. <https://doi.org/10.1111/zsc.12342>
- Kiefer F., Fryer G. 1978. Das Zooplankton der Binnengewässer Freilebenden Copepoda. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Kozminski Z. 1936. Morfometrische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der *strenuus* – Gruppe // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. und Hydrograph. Bd 33. S. 161.
- Marrone F., Alonso M., Pieri V. et al. 2015. The crustacean fauna of Bayan Onjuul area (Tov Province, Mongolia) (Crustacea: Branchiopoda, Copepoda, Ostracoda) // North-Western J. Zoology. V. 11(2). P. 288.
- Zuykova E., Sheveleva N., Kотов А. 2019. Redescription of *Daphnia turbinata* Sars, 1903 (Crustacea: Cladocera: Daphniidae) // Zootaxa. V. 4648 (2). P. 317.

Fauna of the Cladoceran and Copepods Crustaceans (Crustacea: Cladocera, Copepoda) of Dood Tsagaan Lake (Darhad Basin, Mongolia) in Modern Times

N. G. Sheveleva^{1, *}, Ch. Ayuushsuren², N. Tuvshinzhargal², E. P. Zaitseva³, and L. V. Sukhanova¹

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

²*Institute of Biology Academy of Sciences of Mongolia, Ulan Bator, Mongolia*

³*Baikal Museum, Listvyanka settlement, Russia*

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

The paper presents the results of the study the qualitative and quantitative composition of the planktonic Crustacea of Dood Tsagaan Lake (northwestern Mongolia) (Cladocera, Diaptomidae, Cyclopidae) in modern times. Comparative analysis of the species composition of crustaceans according to new data and data obtained in the last century (1962–1963) showed that during our studies the composition of crustaceans was increased by five species of Cladocera and by three species of Copepoda, 2 species of them are from the order Cyclopoida and one from the order Calanoida. Ultrastructural studies of the main morphological parts of the copepods crustaceans *Mixodiaptomus incrassatus* (Sars, 1903), *Acanthodiaptomus paulseni* (Sars, 1903) and *Cyclops glacialis* Flossner, 2001 were carried out for the first time using a scanning electron microscope (SEM). Detailed study of morphometric and morphological characters including the use of SEM showed that *C. glacialis* inhabiting Dood Tsagaan Lake is identical to the species described in lakes (Turgun Kharhiraа Uvs aimag and Nогоон нуур) in northwestern Mongolia. The biomass of *M. incrassatus*, an important food object for whitefish and other fish species, was found to reach 1100 mg/m³ in the modern period.

Keywords: species composition, taxonomy, morphology of Copepoda, Dood Tsagaan Lake, Mongolia

УДК 574.5(285.2)

ПЕРВАЯ НАХОДКА СИБИРСКОГО ДИАПТОМУСА *Leptodiaptomus cf. angustilobus* (Copepoda: Calanoida) В ЕВРОПЕ

© 2023 г. В. С. Жихарев^а*, Е. Б. Фефилова^б, М. А. Терешина^с, О. П. Дубовская^{д, е},
Д. Е. Гаврилко^а, Г. В. Шурганова^а

^аНижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

^бИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии, Сыктывкар, Россия

^сМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^дИнститут биофизики Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, Россия

^еСибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

*e-mail: slava.zhiharev@bk.ru

Поступила в редакцию 20.10.2022 г.

После доработки 02.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Впервые на территории Европы обнаружен сибирский диаптомус, идентифицированный как *Leptodiaptomus cf. angustilobus* (Sars G.O., 1898) (Россия, Нижегородская обл., устьевая область р. Керженец (Средняя Волга), 56°6'5" с.ш., 44°57'28" в.д.). Представлены краткое описание и иллюстрации найденного вида. Проанализированы различия в строении самок (в морфометрии абдоминальных сегментов, длине антеннул и размере пятой пары торакальных конечностей) из Нижегородской области и Сибири. Получены данные по количественному развитию *L. cf. angustilobus* в планктоне устьевой области р. Керженец. Описаны условия обитания нового для этого региона вида Diaptomidae.

Ключевые слова: биогеография, неборигенная фауна, Diaptomidae, Calanoida, устьевая область, р. Керженец, Средняя Волга, Европа

DOI: 10.31857/S0320965223050182, **EDN:** NANFHG

Таксономия и систематика веслоногих ракообразных, в частности, представителей сем. Diaptomidae Baird, 1850 из-за слабой изученности актуальны для этой группы (Marrone, Naselli-Flores, 2005; Bekleyev et al., 2017; Podshivalina, Sheveleva, 2018; Шевелева и др., 2020а, 2020б и др.). Дополнительная проблема при идентификации новых находок ракообразных рода *Leptodiaptomus* сем. Diaptomidae – дизъюнкция ареалов известных видов, связанная с историческими предпосылками и экологией рода: большинство его представителей холодолюбивы (Elías-Gutiérrez et al., 1999). Из 21 вида *Leptodiaptomus* подавляющее большинство (18) зарегистрировано в Северной Америке (Elías-Gutiérrez et al., 1999). Известно (Боруцкий и др., 1991), что в Европе (Северная Европа, Исландия) из этого рода обитает единственный вид – *L. minutus* (Lilljeborg in Guerne & Richard, 1889). Два других вида *Leptodiaptomus*, отмеченные в Евразии, никогда не встречались в Европе: *L. tyrrelli* (Poppe, 1888) указан для п-ва Камчатка (Боруцкий, 1991), *L. angustilobus* (Sars G.O., 1898) встречается на севере Сибири и Дальнем Востоке (Боруцкий и др., 1991; Абызова и др., 2012; Fefilova et al., 2021; Schartau et al., 2022). Последний вид наиболее распро-

странен в восточной части Евразии, известен из озер п-ова Ямал, Обской губы (Лещинская, 1962), устьевой области р. Енисей (Рылов, 1930; Пирожников, 1937), озер п-ова Таймыр и западных отрогов плато Путорана (Dubovskaya et al., 2010; Fefilova et al., 2021), устьевой области р. Лена (Fefilova et al., 2021) и бассейнов рек Индигирка (Fefilova et al., 2021), Яна (Sars, 1898), Колыма и Анадырь (Стрелецкая, 1975; Streletskaia, 2010), п-ова Камчатка (Куренков, 1970; Вецлер, 2017). Находка *L. cf. angustilobus* в более южных широтах может быть следствием деятельности человека, а также влиянием целого спектра более естественных факторов, включая изменение климата: расширение ареалов или массовое развитие видов, некогда считавшихся редкими, все чаще описывается как последствие изменения климата и становится все более заметным явлением (Podshivalina, Sheveleva, 2018; Гаврилко и др., 2020; Zhikharev et al., 2020; Alekseev, 2021; Fefilova, 2021; Kotov et al., 2022; Лазарева и др., 2022 и др.).

В июле 2019 г. проведены гидробиологические исследования зоопланктона р. Керженец – левого притока Чебоксарского водохранилища (56°6'5" с.ш., 44°57'28" в.д., Средняя Волга, Ни-

жегородская обл., европейская часть России). Это средняя река, ее протяженность 290 км, площадь бассейна 6140 км², расход воды в устьевой области 19.6 м³/с. Пробы собирали путем фильтрации воды (100–200 л) через планктонную сеть (размер ячеек 70 мкм) с последующей фиксацией 4%-ным формалином.

Взрослые особи и копепоидитные стадии *L. cf. angustilobus* (рис. 1; рис. 2) были обнаружены в устьевой области реки на относительно небольших глубинах (1.47 ± 0.77 м). Прозрачность воды была 0.80 ± 0.10 м, температура – $19.2–21.7^{\circ}\text{C}$, отмечено высокое содержание биогенных веществ (ТР (общий фосфор) = 0.18 ± 0.04 мг/л; ТН (общий азот) = 0.50 ± 0.05 мг/л) и растворенного кислорода (8.13 ± 0.05 мг/л). У всех особей *L. cf. angustilobus* измеряли длину тела, дифференцировали на самок и самцов, а также определяли, на каких копепоидитных стадиях находятся неполовозрелые особи.

Была поставлена задача описать представителя рода *Leptodiptomus*, впервые найденного в бассейне Средней Волги, и сравнить его с *L. angustilobus* из сибирского региона (плато Путорана).

Для сравнения по морфологии найденных *Leptodiptomus* использовали самок, в том числе с яйцевыми мешками, самцов и копепоидитов *L. angustilobus* из оз. Вера в бассейне р. Ендэ (притока второго порядка р. Енисей, Сибирь, $67^{\circ}26'33''$ с.ш., $91^{\circ}19'26''$ в.д.), собранных в августе 2003 г. (Dubovskaya et al., 2010). Морфологический анализ проводили под стереомикроскопом Carl Zeiss Primo Star (Carl Zeiss AG, Германия). Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата на микроскопе Leica MD 4000 B (Leica Microsystems, Германия) и редактировали в программах Xara Photo и Graphic Designer 6.

Ниже приводится описание особей *Leptodiptomus* из р. Керженец (Нижегородская обл.) и сравнение их с таковыми из оз. Вера (плато Путорана, Сибирь).

Самка (рис. 1). Длина тела 1.17–1.35 мм. Антеннулы доходят до переднего края каудальных ветвей (рис. 1а). Последний торакальный сегмент с оттянутыми в короткие треугольные лопасти задними краями (рис. 1б). Генитальный сегмент лишь немного длиннее своей ширины, слабо расширен в проксимальной части, с маленькими сенсорными шипиками по бокам (рис. 1б). Пятая пара ног (P5) крупная, превышает длину генитального сегмента (рис. 1в). Длина первого членика экзоподита P5 более, чем в 2 раза превышает ширину (рис. 1г). Вырост второго членика экзоподита P5 длинный (равен длине первого членика экзоподита), его внутренний край покрыт мелкими шипиками. Третий членик экзоподита редуцирован, слит со вторым члеником, несет две длинные щетинки и один шип. Эндоподит P5 ра-

вен по длине первому членику экзоподита, прямоугольной формы, несколько расширен в дистальной части и покрыт волосовидными щетинками, несет на внешнем конце заднего края тонкий длинный шипик и еще один более короткий – на дорсальной стороне дистального конца. На коксоподите P5 имеется шип (рис. 1г). Самки из Нижегородской обл. отличались от сибирских по длине антеннул (у сибирских особей антеннулы немного превышали длину тела рачка), в пропорциях абдоминальных сегментов (у сибирских особей длина генитального сегмента превышала совокупную длину второго и третьего (анального) сегментов абдомена). Имелись некоторые отличия и в строении P5: у самок из оз. Вера на редуцированном третьем членике экзоподита три шипика/щетинки почти равной длины. Строение плавательных торакальных конечностей у особей из р. Керженец и оз. Вера были идентичны. Длина тела самок из Сибири достигала 1.23–1.40 мм.

Самец (рис. 2). Длина тела варьирует от 1.02 до 1.18 мм. На внешнем крае 8, 10, 11, 13-го члеников их геникулирующей антеннулы имеются крупные шипы, на 15-м членике – шипообразный вырост (рис. 2а, указаны стрелками). Третий от конца членик геникулирующей антеннулы без отростка, с небольшой гиалиновой мембраной в дистальной части внешнего края. Базиподит правой P5 удлинненный, с вогнутым внутренним краем (рис. 2в), первый членик экзоподита без выростов, примерно в 2 раза короче базиподита. Второй членик экзоподита правой P5 (рис. 2г) удлинненный, с выпуклым наружным и вогнутым внутренним краем, боковой шип короткий, прикреплен на середине членика и смещен на его спинную сторону. Хватательный коготь на втором членике экзоподита правой P5 длинный (длиннее членика) и мощный, его внутренний край покрыт мелкими шипиками (рис. 2г, указано стрелкой). Эндоподит правой P5 (рис. 2в) короткий, достигает середины первого членика экзоподита, конический, покрыт очень мелкими щетинками. Первый членик экзоподита левой P5 (рис. 2б, 2е) без вооружения и выростов на внутреннем крае; второй членик экзоподита левой P5 вздут в проксимальной части и покрыт мелкими шипиками, несет дистальный отросток и внутренний придаток, из которых внутренний покрыт мелкими шипиками. Эндоподит левой P5 (рис. 2б, 2е) одночлениковый (или неясно двучлениковый), конический, крупный – достигает середины второго членика экзоподита. На коксоподите имеется маленький, едва заметный сенсорный шип. Самцы, найденные в р. Керженец, не отличались в строении антеннул и P5 от самцов из оз. Вера (рис. 2д, 2е). Длина тела самцов из Сибири достигала 1.0–1.2 мм. Размеры особей из Нижегородской обл. в целом соответствовали таковым *L. angustilobus* из его основного ареала (Боруцкий и др., 1991). Морфология ис-

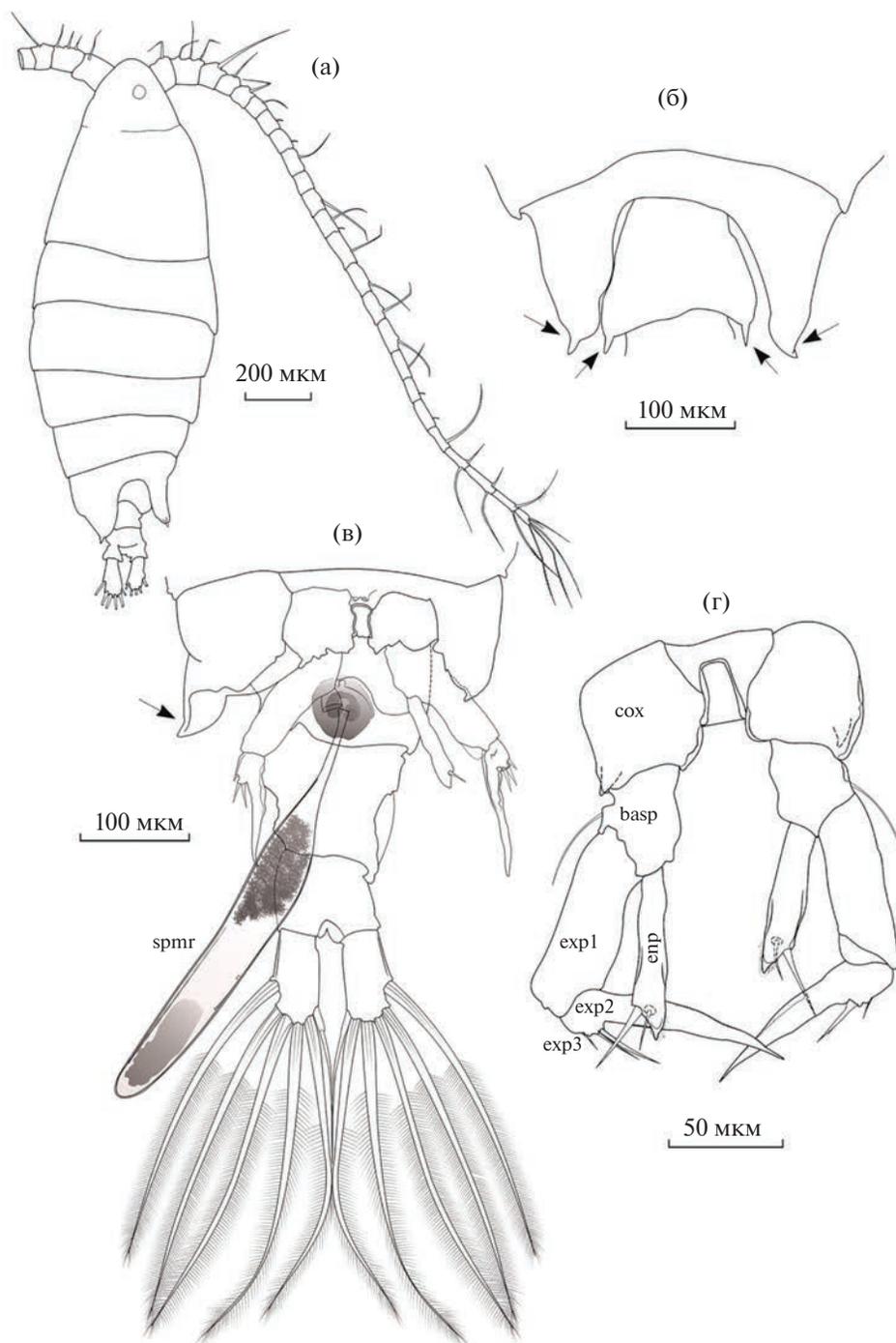


Рис. 1. Самка *Leptodiaptomus* cf. *angustilobus* (Sars G.O., 1898): а – общий вид, б – последний торакальный и генитальный сегменты, в – abdomen вентрально, г – пятая пара ног (P5). basp – базиподит, cox – коксоподит, enp – эндоподит, exp1–exp3 – первый–третий членики экзоподита, sptmr – сперматофор. Стрелками указаны лопасти на последнем торакальном сегменте и шипики на генитальном сегменте.

следованных нами самок *Leptodiaptomus* из Сибири соответствовала описанной ранее (Sars, 1898; Боруцкий и др., 1991).

Таким образом, при изучении морфологии обнаруженных особей установлено, что по ряду диагностических признаков (редуцированный тре-

тий членок экзоподита P5 и эндоподит P5 самки с двумя короткими шиповидными щетинками; вооружение 10, 11 и 13-го члеников геникулирующей антеннулы, строение экзоподита левой и правой ног самца) относится к роду *Leptodiaptomus*. Из-за отсутствия боковых выростов на гени-

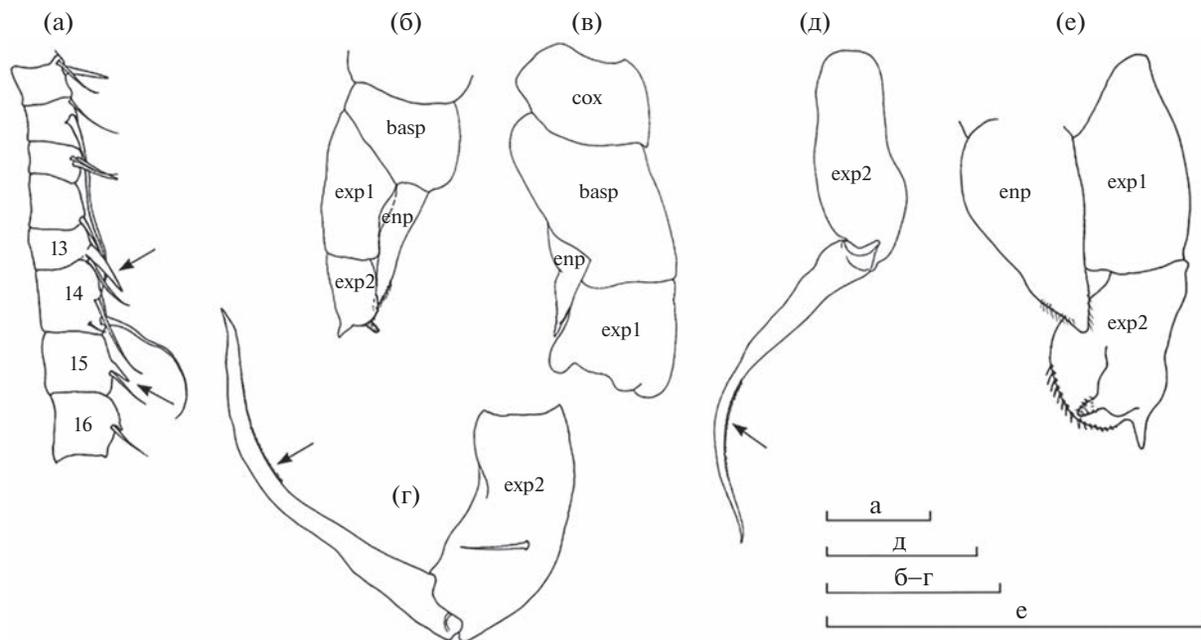


Рис. 2. Самец *Leptodiatomus* cf. *angustilobus* из р. Керженец (а–г) и из оз. Вера (д, е): а – средняя часть геникулирующей антеннулы (членики пронумерованы – 13, 14, 15, 16), б, е – левая P5; в – правая P5 (частично), г, д – экзоподит правой P5. Стрелками обозначены шипы и шипообразные выросты (а), а также хватательный коготь с шипиками (г, д). Остальные обозначения, как на рис. 1. Масштаб – 100 мкм.

тальном сегменте и наличия трехсегментного абдомена самки, а также из-за отсутствия отростка на третьем с конца членике геникулирующей антенны и отсутствия пластинчатого выроста на внутреннем крае первого членика экзоподита правой P5 самца особи из Нижегородской обл. с высокой долей вероятности не относятся к *L. minutus* или *L. thyrrelli*. На основе полученных данных можно сказать, что обнаруженные особи наиболее сходны с *L. angustilobus*. Выявленные некоторые отличия в строении исследованных нами особей из р. Керженец от такового в описании Боруцкого с соавт. (1991) и рачков из оз. Вера служат основанием для уточнения их систематического положения с применением морфологического исследования большего числа популяций *L. angustilobus* из Нижегородской обл., Сибири и, возможно, Северной Америки, а также методов молекулярной генетики.

В устьевой области р. Керженец численность самок была выше, чем самцов, копепоиды встречались редко. Доля самок в общей численности зоопланктона была почти в три раза больше, чем самцов. Доля самок в общей численности и биомассе копепоид достигала 41.7 и 63.1% соответственно. В целом роль вида в сообществе зоопланктона была высокой. Считается (Куренков, 1970; Боруцкий и др., 1991), что в водоемах Сибири *L. angustilobus* моноциклический и размножается при температуре 1.5–3.0°C преимущественно в январе. Науплиусы встречаются с февраля по

сентябрь, копепоиды с конца июня, взрослые особи – в декабре. В то же время, в работе (Dubovskaya et al., 2010) отмечено, что в водоемах плато Путорана (в том числе в озерах бассейна р. Ендэ) половозрелые самки *L. angustilobus* (с яйцами и сперматофорами) были обнаружены также в летний период (начало августа), однако при более низкой, чем в р. Керженец температуре воды (16.1°C у поверхности, 6.9°C у дна). При этом доля половозрелых и старших копепоидов в биомассе сетного зоопланктона доходила до 47%.

Бассейн нижнего течения р. Керженец относится к малоизученным, не исследованы притоки, старицы и пойменные озера, которые могут служить местообитаниями новых для региона видов Diaptomidae. Так, в период 2006–2020 гг. в пойме р. Сура (приток Чебоксарского водохранилища) и бассейне р. Вычегда (приток р. Северная Двина) обнаружены представители сибирского-берингийского рода *Nordodiatomus* (Podshivalina, Sheveleva, 2018; Fefilova, 2021). Кроме того, в 2017–2020 гг. в устьевой области р. Керженец и ряде рек бассейна Горьковского и Чебоксарского водохранилищ был обнаружен клоадоцера *Ovalona karelica* (Stenroos, 1987), считающаяся эндемиком Западной Палеарктики (Sinev, Gavrilko, 2020).

Выводы. В 2019 г. впервые на территории Европы был обнаружен сибирско-берингийский веслоногий рак, идентифицированный как *L. cf. angustilobus*. Подобные находки – следствие не

только глобального изменения климата, но и, вероятно, активной деятельности человека во внутренних водных путях и, как в нашем случае, главной водной артерии Европы — р. Волга. Устьевые области притоков равнинных водохранилищ, как системы сопряжения река-водохранилище, уникальны по своей неоднородности и смешению местообитаний, и могут служить источниками расселения редких и чужеродных видов зоопланктона (Гаврилко и др., 2020; Лазарева и др., 2022; Zhikharev et al., 2020), выступая акклиматизационными биотопами и естественными рефугиумами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы НИР Института биологии Коми НЦ УрО РАН 122040600025-2, Государственных заданий Министерства науки и высшего образования РФ (проекты № 0287-2021-0019 и № FS-RZ-2020-0006), при финансовой поддержке Русского географического общества (проекты 02/2019-Р, 17-2022-Р “Экспедиция плавучего университета Волжского бассейна”), а также Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90097).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абызова Г.А., Лавров А.И., Маркевич Г.Н. 2012. Видовой состав зоопланктона озера Кроноцкое летом 2010 г. // Тр. Кроноцкого гос. природ. биосфер. заповедника. Вып. 2. С. 182.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука.
- Вецлер Н.М. 2017. Многолетняя динамика и современное состояние зоопланктонного сообщества озера Дальнего // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана. № 46. С. 42.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2017.46.42-50>
- Куренков И.И. 1970. Жизненный цикл *Neutrodiaptomus angustilobus* (Sars) в оз. Дальнем (Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 157.
- Лазарева В.И., Жданова С.М., Сабитова Р.З. 2022. Расселение восточно-азиатской копеподы *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Crustacea, Cyclopoida) в бассейне р. Волги // Биология внутренних вод. № 2. С. 147.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222010065>
- Лещинская А.С. 1962. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база для рыб // Тр. Салехардского стационара Урал. филиала АН СССР. Вып. 2.
- Пирожников П.Л. 1937. Зоопланктон реки Енисей и Енисейской губы и его роль в питании рыб // Тр. Всесоюз. Арктич. ин-та. Т. 98. Л.: Изд-во Главсевморпути. С. 1.
- Рылов В.М. 1930. Пресноводные Calanoida СССР // Определители организмов пресных вод СССР. Пресноводная фауна. Вып. 1. Л.: ВАСХНИЛ.
- Стрелецкая Э.А. 1975. К вопросу о систематическом положении некоторых пресноводных ракообразных (Cladocera, Copepoda) бассейна р. Колымы // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток. С. 60.
- Шевелева Н.Г., Енущенко И.В., Подшивалина В.Н. 2020а. Первая находка североамериканского диатомуса *Nordodiaptomus alaskaensis* (Wilson 1951) (Crustacea, Diaptomidae) на территории России // Зоол. журн. Т. 99. № 2. С. 223.
<https://doi.org/10.31857/S0044513420020142>
- Шевелева Н.Г., Мишарина Е.А., Макаркина Н.В. 2020б. Новые данные о распространении и морфологических особенностях Cladocera (Daphniidae Straus, 1820) и Copepoda (Diaptomidae Sars, 1903, Cyclopidae Dana, 1846) в озере Байкал // Изв. Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. Т. 31. С. 76.
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2020.31.76>
- Alekseev V.R. 2021. Confusing Invader: *Acanthocyclops americanus* (Copepoda: Cyclopoida) and Its Biological, Anthropogenic and Climate-Dependent Mechanisms of Rapid Distribution in Eurasia // Water. V. 13. № 10.
<https://doi.org/10.3390/w13101423>
- Bekleyen A., Gokot B., Varol M. 2017. First Record of the Genus *Phyllodiaptomus* Kiefer (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) from Turkey // Turkish J. Fish Aquat. Sci. № 17. P. 445.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v17_2_24
- Dubovskaya O.P., Kotov A.A., Korovchinsky N.M. et al. 2010. Zooplankton of Lakes in the Spurs of the Putorana Plateau and Adjacent Territories (North of Krasnoyarsk Krai) // Contemp. Probl. Ecol. V. 3. № 4. P. 401.
- Elías-Gutiérrez M., Suárez-Morales E., Romano-Márquez B. 1999. A new species of *Leptodiaptomus* (Copepoda, Diaptomidae) from Northwestern Mexico with comments on the distribution of the genus // J. Plankton Res. V. 21. № 4. P. 603.
<https://doi.org/10.1093/plankt/21.4.603>
- Fefilova E.B. 2021. Records of the Siberian–Beringian Genus *Nordodiaptomus* (Copepoda, Calanoida) from the European Part of Russia // Biol. Bulletin. № 48. P. 1231.
<https://doi.org/10.1134/S1062359021080069>
- Fefilova E.B., Dubovskaya O., Kononova O. et al. 2021. Data on taxa composition of freshwater zooplankton and meiobenthos across Arctic regions of Russia // Data in Brief. V. 36.
<https://doi.org/10.1016/j.dib.2021.107112>
- Kotov A.A., Karabanov D.P., Van Damme K. 2022. Non-indigenous Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): from a few notorious cases to a potential global faunal mixing in aquatic ecosystems // Water. V. 14. № 18.
<https://doi.org/10.3390/w14182806>
- Marrone F., Naselli-Flores L. 2005. First record of a representative of the subfamily Paradiaptominae (Copepoda: Calanoida: Diaptomidae) in Italy: *Metadiaptomus chevreuxi* (Guerne & Richard, 1894) // J. Limnol. V. 64. № 1. P. 89.
<https://doi.org/10.4081/jlimnol.2005.89>
- Podshivalina V.N., Sheveleva N.G. 2018. Record of the Far Eastern species *Nordodiaptomus siberiensis* (Wilson, 1951) (Copepoda: Calanoida) in the European Part of Russia // Invert. Zool. V. 15. № 3. P. 292.
<https://doi.org/10.15298/invertzool.15.3.07>

- Sars G.O. 1898. The Cladocera, Copepoda and Ostracoda of the Jana expedition // Ezhegodnik zoologicheskogo Muzeja Imperatorskoi Akademii Nauk. V. 3. P. 324.
- Schartau A.K., Mariash H.L., Christoffersen K.S. et al. 2022. First circumpolar assessment of Arctic freshwater phytoplankton and zooplankton diversity: Spatial patterns and environmental factors // Freshwater Biol. V. 67. № 1. P. 141.
https://doi.org/10.1111/fwb.13783
- Sinev A.Yu., Gavrilko D.E. 2020. Examples of rare benthic Cladocera: two phytophilous species of Aloninae (Cladocera, Anomopoda, Chydoridae) from European Russia // Зоол. журн. Т. 99. № 11. С. 1242.
https://doi.org/10.31857/S0044513420110069
- Streletskaia E.A. 2010. Review of the Fauna of Rotatoria, Cladocera, and Copepoda of the Basin of the Anadyr' River // Contemp. Probl. Ecol. V. 3. № 4. P. 469.
- Zhikharev V.S., Neretina A.N., Zolotareva T.V. et al. 2020. *Ilyocryptus spinifer* Herrick 1882 (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera): the first record of the species in the European fauna // Biol. Bulletin. V. 47. № 8. P. 930.
https://doi.org/10.1134/S1062359020080178

The First Record of the Siberian Species *Leptodiptomus* cf. *angustilobus* (Copepoda: Calanoida) in Europe

V. S. Zhikharev¹ *, E. B. Fefilova², M. A. Tereshina³, O. P. Dubovskaya^{4, 5},
D. E. Gavrilko¹, and G. V. Shurganova¹

¹Laboratory of Water Ecosystems, Department of Ecology, Institute of Biology and Biomedicine, Lobachevsky State University, Nizhny Novgorod, Russia

²Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

³Department of Hydrology, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

⁴Institute of Biophysics, Krasnoyarsk Science Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia

⁵Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

*e-mail: slava.zhikharev@bk.ru

The Siberian species, identified as *Leptodiptomus* cf. *angustilobus* (Sars G.O., 1898), was found for the first time in Europe (Russia, Nizhny Novgorod Region, mouth region of the Kerzhenets River (Middle Volga), 56°6'5" N, 44°57'28" E). A brief morphology description with illustrations of the species is presented. Differences between females from the Nizhny Novgorod Region and Siberia in the morphometry of abdominal somites, antennules, and the fifth legs are shown. We also obtained data on abundance of *L.* cf. *angustilobus* in the plankton community of the mouth area of the Kerzhenets River and described habitat conditions of new for this region species of Diaptomidae.

Keywords: biogeography, non-native fauna, Diaptomidae, Calanoida, estuarine area, Kerzhenets River, Middle Volga, Europe

УДК 595.341(574.583)

ПЕРВАЯ НАХОДКА *Acanthocyclops trajani* (Copepoda, Cyclopidae) В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2023 г. А. С. Семенова^{a, b, *}, И. М. Мирабдуллаев^c, Н. Г. Шевелева^d, В. Н. Подшивалина^{e, f}

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

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

^cКаракалпакский научно-исследовательский институт естественных наук академии наук Республики Узбекистан, Нукус, Узбекистан

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

^eГосударственный природный заповедник “Присурский”, Чебоксары, Россия

^fЧувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова, Чебоксары, Россия

*e-mail: a.s.semenowa@mail.ru

Поступила в редакцию 11.04.2023 г.

После доработки 26.05.2023 г.

Принята к публикации 29.05.2023 г.

В 2021 г. в Вислинском заливе Балтийского моря впервые обнаружен новый для этого водоема вид *Acanthocyclops trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002. Вид быстро распространился по акватории водоема. В летний период он достигал максимального развития (до 92 тыс. экз./м³, 2.4 г/м³), входил в число доминантов по численности и биомассе, особенно высокую долю формируя в наиболее загрязненной, опресненной и эвтрофированной восточной части Вислинского залива. Вследствие хищного питания *A. trajani* оказывал существенное влияние на планктонные сообщества залива, его рацион в августе превышал продукцию нехищного зоопланктона. Пресс на зоопланктон усиливался и вследствие массового развития *Cercopagis pengoi* Ostroumov, 1891), с которым новый вид вступал в конкурентные взаимоотношения. К основным причинам успешной натурализации *A. trajani* в Вислинском заливе, по-видимому, относятся особенности его биологии, структура планктонного сообщества при наличии незанятых трофических ниш, процесс эвтрофирования залива, ослабление прессы моллюска-вселенца *Rangia cuneata* (G.V. Sowerby, 1831), а также отмеченное в последние десятилетия локальное потепление климата.

Ключевые слова: *Acanthocyclops trajani*, зоопланктон, виды-вселенцы, Вислинский залив, Балтийское море

DOI: 10.31857/S0320965223050121, **EDN:** EOEGGP

ВВЕДЕНИЕ

Вислинский залив – одна из самых крупных мелководных лагун в юго-восточной части Балтийского моря. Это высокопродуктивный водоем с переменной соленостью от 0 до 8‰, подверженный интенсивному антропогенному влиянию (Беренбейм, 1992). Уровень его продуктивности за последние 20 лет (величина первичной продукции 429–482 г С/(м² · год) соответствует гипер-

трофному уровню и не снижается, несмотря на ряд факторов (вселение моллюска-фильтратора *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831), введение очистных сооружений), которые должны были способствовать этому в последнее десятилетие (Александров, 2010; Александров, Рудинская, 2022). Также на высоком уровне остается и концентрация биогенных элементов из-за их многолетней аккумуляции (Александров, Сташко, 2021). В непосредственной близости к заливу расположено четыре морских порта с высоким грузооборотом на протяжении всего года, что интенсифицирует процесс заноса и вселения новых видов. Процесс их натурализации происходит легко вследствие высокого трофического статуса водоема, так как обилие пищи и переменная соленость подходят для многих гидробионтов. В заливе отмечено большое число видов-вселенцев в бентосном и в

Сокращения: Fu – каудальные ветви (фурка); L – длина; Me – латеральная фуркальная щетинка; W – ширина; Sp – шип; Set – щетинка; P1–P5 – торакальные ноги 1–5; P4enp3 – третий членник эндоподита торакальной ноги 4; Td – дорсальная фуркальная щетинка; Te – внешняя апикальная фуркальная щетинка; Ti – внутренняя апикальная фуркальная щетинка; Tme – внешняя медиальная апикальная фуркальная щетинка; Tmi – внутренняя медиальная апикальная фуркальная щетинка.

планктонном сообществе (Науменко и др., 2014; Науменко, Телеш, 2019). Этому, помимо высокой продуктивности залива, способствует трофическая цепь из небольшого числа звеньев и обилие незаполненных ниш (Науменко, 2008). Для вселения теплолюбивых видов формируется много возможностей, в том числе вследствие локального потепления климата (Viitasalo, Bonsdorff, 2022). Согласно данным математического моделирования, рост температуры продолжится и в будущем (Meier et al., 2022). Таким образом, в Вислинском заливе постоянно поддерживаются благоприятные условия для вселения и натурализации новых видов.

В последние десятилетия в зоопланктоне Вислинского залива отмечены виды-вселенцы *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (впервые найден в 1999 г.) и *Moina micrura* Kurz, 1875 (в 2014 г.) (Семенова, Tchougounov, 2018; Науменко, Телеш, 2019). Однако процесс биоинвазий до настоящего времени не затрагивал Cyclopoida. Эта группа очень слабо представлена в Вислинском заливе из-за его переменной солености. По данным многолетних исследований представители Cyclopoida достигают <1% численности и биомассы Copepoda, среди которых преобладают эвригалинные Calanoida. Про инвазии Cyclopoida очень мало сведений, хотя вследствие хищного типа питания они могут существенно влиять на водные экосистемы. Кроме того, Cyclopoida весьма устойчивы к перепадам температуры и отсутствию кислорода. Отдельные виды Cyclopoida массово развиваются в условиях переменной солености, но до недавнего времени почти не рассматривались как виды-вселенцы (Anufrieva et al., 2014). По инвазивным видам Cyclopoida отсутствуют сведения в сводках и в Европе (Nentwig, 2009), и в России (Самые опасные..., 2018).

В июле 2021 г. в зоопланктоне Вислинского залива отмечен новый для этого водоема вид *Acanthocyclops* группы *robustus*. До этого в Вислинском заливе из рода *Acanthocyclops* регистрировали лишь *A. vernalis* (Fischer, 1853), впервые обнаруженного >30 лет назад (Науменко, 2010; Науменко, Судник, 2016), но лишь единично, и никогда не достигавшего значимого развития.

Цель работы – исследовать новый для водоема вид Cyclopoida на начальном этапе его вселения, дать характеристику его морфологическим признакам, предварительно оценить возможные последствия его появления для экосистемы Вислинского залива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования зоопланктона российской части Вислинского залива проводили в 2008–2021 гг. Пробы отбирали ежемесячно с марта–ап-

реля по октябрь–декабрь на пяти–девяти стандартных мониторинговых станциях Атлантического филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (рис. 1). В силу принятой нумерации сетки станций их не перенумеровывали: ст. 1 (54°40'50 с.ш., 20°20'00 в.д.), ст. 2 (54°39'20 с.ш., 20°13'30 в.д.), ст. 3 (54°37'60 с.ш., 20°07'20 в.д.), ст. 4 (54°40'80 с.ш., 20°01'75 в.д.), ст. 5 (54°34'80 с.ш., 20°04'30 в.д.), ст. 6 (54°34'40 с.ш., 19°54'80 в.д.), ст. 7 (54°31'50 с.ш., 19°51'70 в.д.), ст. 9 (54°36'88 с.ш., 19°55'52 в.д.) и ст. 10 (54°37'50 с.ш., 20°01'50 в.д.). Акваторию Вислинского залива в пределах РФ условно подразделяли на четыре района: В – восточный район (ст. 1–3), Пм – Приморская бухта (ст. 4), Пб – прибалтийский район (ст. 5, 9 и 10), Ц – центральный район (ст. 6 и 7). Пробы зоопланктона отбирали пяти-, шестилитровым батометром в поверхностном, среднем и придонном слоях и концентрировали через мельничный газ № 70 (размер ячеи 68 мкм).

В 2021 г. материал собирали 8 и 20 апреля, 17 мая, 21 июня, 12 июля, 9 августа и 9 ноября на всех девяти станциях Вислинского залива; 6 декабря – на восьми станциях. Одновременно с отбором проб зоопланктона с помощью многопараметрического зонда AquaRead AP-2000 измеряли соленость, температуру и pH воды.

После отбора пробы зоопланктона прижизненно окрашивали 7.5%-ным раствором анилинового голубого красителя для выявления доли мертвых особей в зоопланктоне (Seepersad, Crippen, 1978; Дубовская, 2008; Bickel et al., 2008; Семенова, 2010а). После окрашивания пробы промывали и фиксировали 40%-ным формалином с сахарозой (Haney, Hall, 1973) до конечной концентрации в пробе 2–4%. Обработку и анализ проб проводили по стандартной методике¹ с помощью стереомикроскопа Nikon SMZ800N и бинокулярного микроскопа Микмед-5 (ЛОМО).

Рацион рассчитывали как сумму продукции, трат на обмен и неусвоенной пищи для каждой размерной группы или стадии развития. Принимали, что усвояемость пищи для растительного зоопланктона достигает 60%, для хищного – 80%. Половина рациона всеядных видов копепод на стадиях IV–VI удовлетворяется за счет растительной пищи, а другая часть – за счет животной. Рацион науплиусов и копеподитов I–III стадий состоял только из растительной пищи (Монаков, 1998). При расчете² продукции принимали K_2 для Rotifera 0.45, для Cladocera 0.35, для Copepoda 0.25

¹ Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.

² Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1984. Л.: ГосНИОРХ.

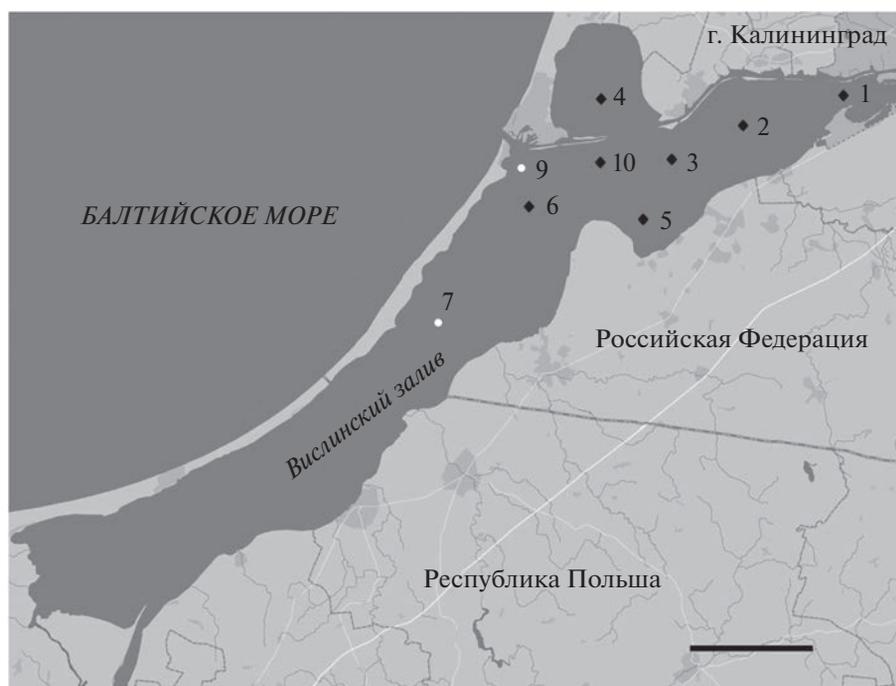


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб в российской части Вислинского залива Балтийского моря. Цифрами обозначены станции отбора проб. Черный ромб – станции, на которых обнаружен *Acanthocyclops trajani*, белые кружки – станции, на которых вид не отмечен. Масштаб – 10 км.

(Иванова, 1985). При расчете трат на обмен использовали оксикалорийный коэффициент, равный 4.86 кал/млО.

Для последующих морфометрических измерений и установления видовой принадлежности материал фиксировали 4%-ным формалином для световой микроскопии или 96%-ным спиртом для работы на СЭМ. Использовали оптический микроскоп Olympus CX 41 и сканирующий физико-химического ультрамикрoанализа Лимнологического института СО РАН. Измерение циклопов электронный микроскоп QUANTA 200 на базе Приборного центра коллективного пользования проводили по схеме, предложенной Козминским (Kozminski, 1936). Обозначение щетинок дано по (Dussart, 1969). Размер особи измеряли от конца рострума до конца каудальных ветвей (*L*).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Описание нового для водоема вида родп *Acanthocyclops* (рис. 2). Самка. Длина тела 1200–1375 мкм (табл. 1). Генитальный двойной сегмент широко закругленный в передней части (рис. 2д). Анальный сегмент несет более крупные шипики на вентральной стороне дистального края (рис. 2г). Фуркальные ветви параллельные, их поверхность покрыта мельчайшими шипиками, едва ли видимыми в световой микроскоп (рис. 2в). Фуркальный индекс – 4.25–5.00 (табл. 1). Основания *Me*

без шипиков. Основания *Te* с шипиками. Опушение фуркальных щетинок гомономное. Соотношения длин фуркальных щетинок и фурки приведены в табл. 1.

Антеннулы сравнительно короткие, достигающие заднего края первого торакального сегмента, 17-членистые. Вооружение антеннул щетинками (посегментно): 8, 4, 2, 6, 4, 1+шипик, 2, 1, 1, 0, 1, 1+эстетаск, 0, 1, 2, 2+эстетаск, 7+эстетаск. Первый сегмент с рядом маленьких шипиков.

Антенны. Шипики продольного ряда каудальной поверхности базиподита сравнительно толстые и расположены почти под прямым углом к продольной оси членика (рис. 3б). Основание наружной дистальной щетинки базиподита голое, без шипиков. Третий сегмент антенны несет девять щетинок.

Мандибула. Три двувершинных зубца перемежающихся с тремя более тонкими и короткими одновершинными зубцами. Самая нижняя щетинка гребневидная. На внутренней стороне мандибулы около зубцов ряд из пяти тонких шипиков (рис. 3а).

Максилула. Как на рис. 3д.

Максилла состоит из прекоксоподита, коксopодита, базиподита, и двучленистого эндоподита (рис. 3г).

Максиллипед состоит из синкоксy, базиподита и двучленистого эндоподита (рис. 3в).

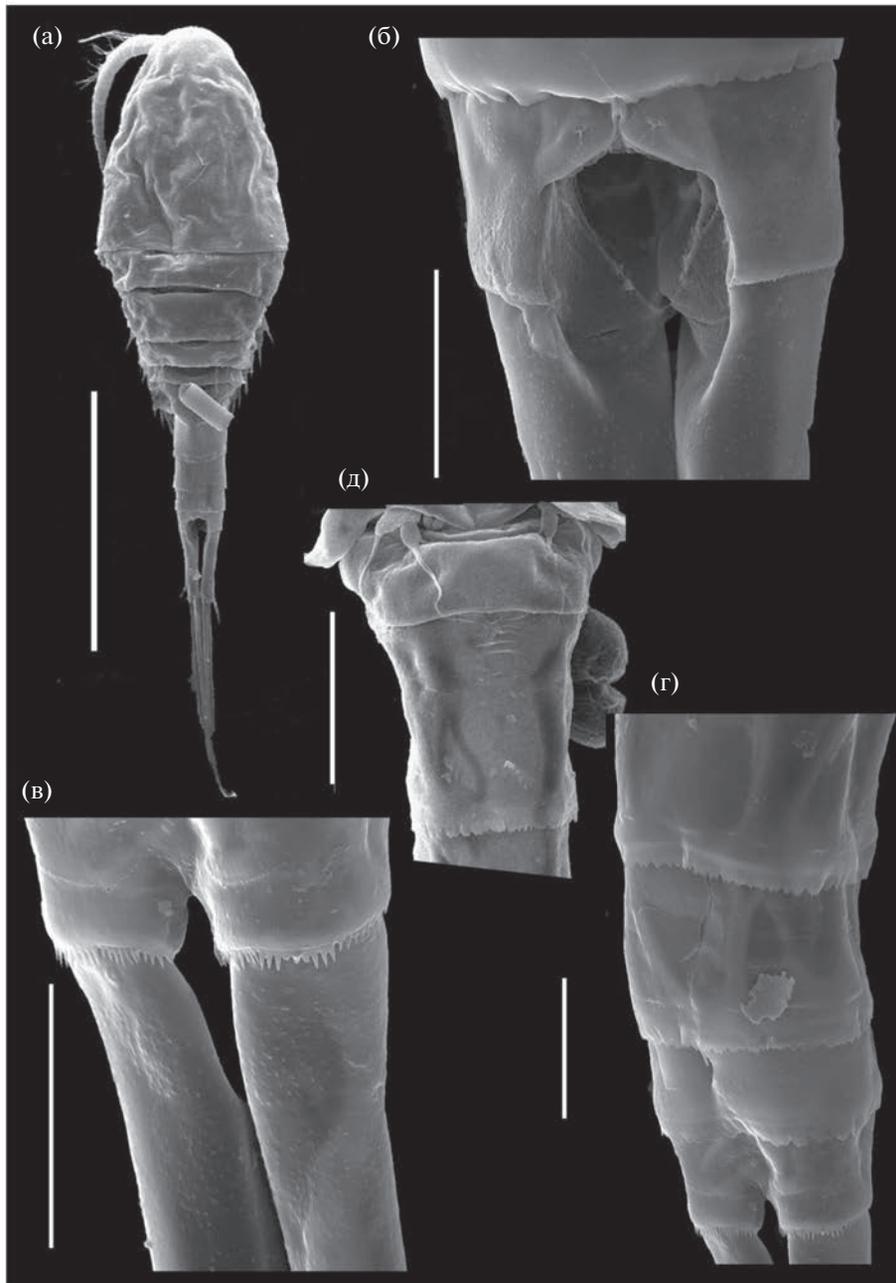


Рис. 2. *Acanthocyclops trajani* из Вислинского залива Балтийского моря, самка: а — общий вид, дорсально; б — анальная пластинка, дорсально; в — каудальные ветви, вентрально; г — анальные сегменты, вентрально; д — генитальный двойной сегмент, вентрально. Масштаб: а — 500 мкм, б — 40 мкм; в, г — 50 мкм, д — 100 мкм.

Плавающие ноги P1–P4. Формула шипов экзоподитов 3.4.4.4. Внутренние края базиподитов опушены. Интеркоксальная пластинка P1 и P2 голая (рис. 4а); интеркоксальная пластинка P3 и P4 с поперечным рядом шипиков на каудальной поверхности (рис. 4б, 4г). Вооружение коксы P4 как на рисунке (рис. 4д).

Внешняя боковая щетинка P4end3 расположена на 58–64% длины членика (рис. 4в; табл. 1), что более соответствует характеристикам *A. trajani*

(55–66%), чем *A. robustus* (60–71%) (Mirabdullayev, Defaye, 2002), и тем более *A. einslei* (73–82%) (Mirabdullayev, Defaye, 2004).

P5 типичного для рода строения, состоит из двух члеников, базальный членик с одной длинной щетинкой, свободный членик с одной длинной апикальной щетинкой и одним внутренним субапикальным шипом, в основании шипа расположены два шипика (рис. 4е).

Таблица 1. Морфометрические показатели самок *Acanthocyclops trajani* по данным из разных местонахождений

Параметр	I (n = 10)		II (n = 89)		III (n = 53)		IV (n = 22)	
	$M \pm m$	min–max	$M \pm m$	min–max	M	min–max	M	min–max
L тела, мкм	1161	1025–1250	1314	1025–1600	1428	1125–1850	1215	1200–1230
Fu $L : W$	4.57 ± 0.07	4.25–5.00	4.85 ± 0.45	3.68–5.61	4.95	4.32–5.80	5.0	4.0–5.5
Ti : Fu	1.00 ± 0.04	0.70–1.12	0.93 ± 0.11	0.61–1.14	0.93	0.81–1.04	0.98	–
Ti : Tmi	0.25 ± 0.01	0.17–0.33	0.25 ± 0.02	0.19–0.30	0.26	0.23–0.29	0.26	–
Ti : Tme	0.37 ± 0.01	0.28–0.47	0.36 ± 0.03	0.26–0.42	0.38	0.34–0.42	0.39	–
P4end3:								
$L : W$	2.88 ± 0.09	2.60–3.45	2.72 ± 0.29	2.28–3.60	2.61	2.25–3.10	2.64	–
Inn. sp. : L	0.90 ± 0.02	0.81–1.00	0.87 ± 0.07	0.67–1.09	0.85	0.77–0.96	0.85	–
Inn. sp.: ex. sp.	1.28 ± 0.06	1.17–1.75	1.18 ± 0.09	1.00–1.50	1.14	1.04–1.29	1.16	–
Ex. set. position	0.61	0.58–0.64	–	–	0.60	0.55–0.66	0.61*	0.57–0.65*

Примечание. Местонахождения: I – Вислинский залив (по данным авторов); II – Чехия, Испания, Греция, США по: (Blaha et al., 2010); III – Германия, Франция, Россия, Узбекистан, Казахстан, США по: (Mirabdullayev, Defaye, 2004); IV – Украина по: (Монченко, 1974). “–” – данные отсутствуют. Здесь и в табл. 2, M – среднее, m – ошибка среднего.

* По измерениям на рисунках.

Самец. Длина тела 800–920 мкм, в среднем 844 ± 13 мкм (табл. 1). Антеннула восьмичлениковая. Внутренняя сторона каудальных ветвей самца с волосовидными волосками. Плавательные ноги как у самки. Щетинка на апикальном членике P5 длиннее абдоминального сегмента. P6 самца с одним шипом, который немногим длиннее внутренней щетинки (31.4 и 30.3 мкм соответственно) и в 2.25 раза короче внешней щетинки (рис. 4ж).

Изучение морфологических признаков с использованием сканирующего микроскопа и анализ морфометрических параметров (табл. 1) указывают, что найденный в Вислинском заливе Балтийского моря *Acanthocyclops* идентичен виду *A. trajani* Mirabdullayev, Defaye, 2002. Хотя относительная длина щетинок на каудальных ветвях и фуркальный индекс считаются информативными признаками при видовой идентификации, в некоторых случаях они могут совпадать у разных видов. Например, отношения щетинок Ti : Te и Ti : Td у *A. trajani* и *A. einslei* (табл. 2), возможно, они зависят от географического нахождения, биотопа и прочих условий. По мнению (Mirabdullayev, Defaye, 2002), более консервативный показатель – положение внешней щетинки P4 end3 (табл. 1, 2).

Количественное развитие *Acanthocyclops trajani*. Первые половозрелые особи нового для водоема вида *A. trajani* зарегистрированы в середине июля 2021 г. До этого в июне на ст. 1 была обнаружена молодь *Acanthocyclops* в небольшом количестве (2 тыс. экз./м³ и 22.5 мг/м³) и науплиусы Cyclopoidea (рис. 5). В июле 2021 г. новый для водоема вид был отмечен на четырех из девяти исследо-

ванных станций, наибольшей численности и биомассы достигая на более пресноводных из них – ст. 1 и 2 в восточной части водоема (табл. 3). На двух других более солоноватоводных ст. 3 и 5, расположенных ближе к проливу, количественные показатели вида были значительно ниже. На всех участках обнаружения *A. trajani* зарегистрирована высокая численность науплиусов Cyclopoidea (10.7–22.0 тыс. экз./м³) (рис. 5а).

В августе *A. trajani* был встречен уже на семи из девяти станций, его численность и биомасса увеличились по сравнению с июлем в 7–10 раз. Высокого развития вид достигал не только в восточной, но и в прибалтийской части залива, на менее солоноватоводных участках. Минимальное его развитие было в районе морского пролива на ст. 6, на которой также была отмечена максимальная соленость (табл. 3). На всех станциях (кроме ст. 6) зарегистрирована высокая численность науплиусов Cyclopoidea (18–48 тыс. экз./м³) (рис. 5а). В ноябре копеподиты *Acanthocyclops* были встречены в небольшом количестве на двух станциях в прибалтийском районе водоема (рис. 5). В декабре вид полностью выпадал из состава зоопланктона.

В среднем для всей акватории залива численность и биомасса *A. trajani* (без учета науплиусов) в июне составляли 0.2 тыс. экз./м³ и 3 мг/м³, в июле эти показатели резко возрастали в 22–30 раз до 4.8 тыс. экз./м³ и 74 мг/м³, в августе еще более увеличивались в 7–10 раз до 36.0 тыс. экз./м³ и 752 мг/м³, в ноябре снижались в сотни раз до 0.1 тыс. экз./м³ и 2 мг/м³. В целом *A. trajani* достигал наибольшего количественного развития в восточном районе и на более пресноводных станци-

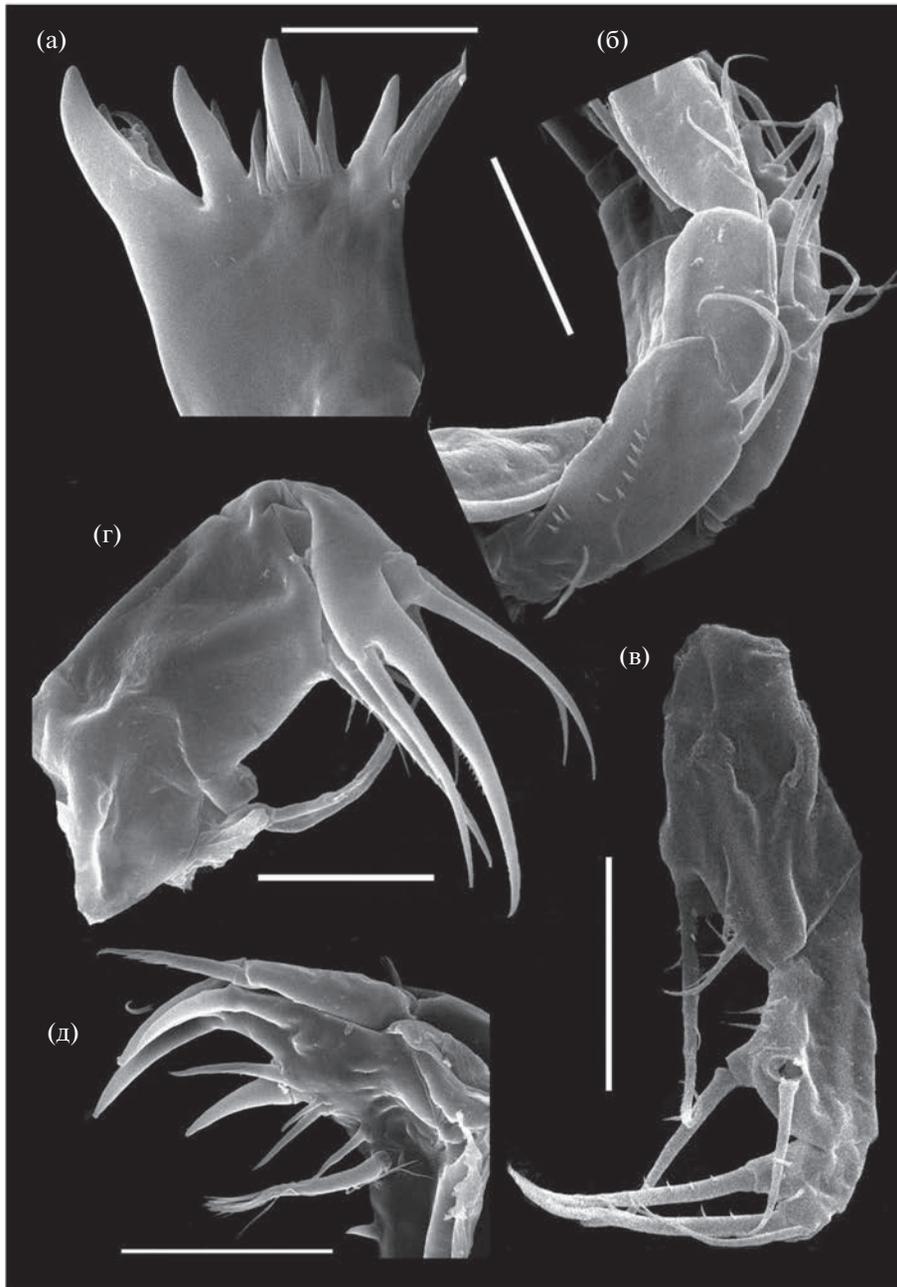


Рис. 3. Конечности ротового комплекса самки *Acanthocyclops trajani* из Вислинского залива Балтийского моря. а – режущий край мандибулы; б – А2 (каудально); в – максиллипед, фронтально; г – максилла; д – максиллула. Масштаб: а – 20 мкм; б–д – 50 мкм.

ях прибалтийского района. На участках с большей соленостью в центральном и прибалтийском районах его развитие было минимальным или он отсутствовал.

В момент наиболее массового развития в августе 2021 г. *A. trajani* формировал до 39.3% численности и 35.2% биомассы зоопланктона (рис. 5), и до 63.8 и 94.9% численности и биомассы Copepoda. Поскольку другие виды Cyclopoidea в период развития *A. trajani* были единичны, можно пред-

положить, что все встреченные науплиусы Cyclopoidea принадлежали этому виду. С учетом науплиусов Cyclopoidea, *A. trajani* формировал до 50.3% от численности зоопланктона и до 76.2% численности Copepoda. Наибольшая доля *A. trajani* в сообществах зоопланктона зарегистрирована в восточном районе Вислинского залива. В среднем для всех станций (в том числе, на которых вид не был встречен) *A. trajani* и его молодь в июне достигали 0.2 и 0.4% численности и биомассы зоо-

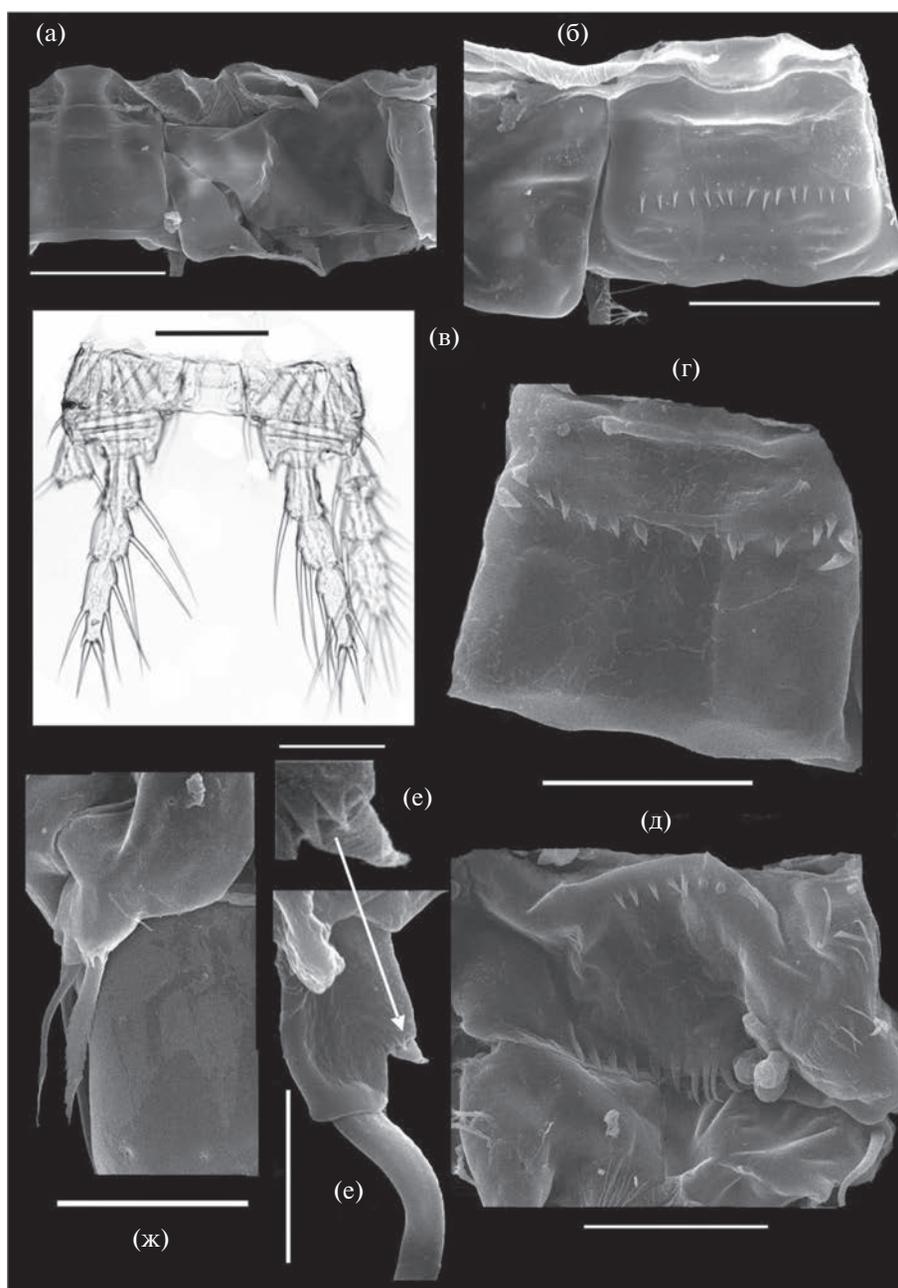


Рис. 4. Торакальные ноги *Acanthocyclops trajani* из Вислинского залива Балтийского моря: а – интеркоксальная пластинка и кокса P2, каудально; б – интеркоксальная пластинка и кокса P3, каудально; в – P4, каудально; г – интеркоксальная пластинка P4, каудально; д – кокса P4, каудально; е – P5 (стрелкой показаны два шипика в основании шипа); ж – P6, вентрально; а–е – самка, ж – самец. Масштаб: а – 50 мкм; б, в, д – 40 мкм; г, ж – 30 мкм, е – 2 мкм.

планктона, в июле – 1.4 и 2.5%, в августе – 18.1 и 14.4%, в ноябре – 0.1 и 0.2% соответственно.

Популяцию *A. trajani* в Вислинском заливе представляли науплиусы, копеподиты, самцы, неяйценозные и яйценозные самки. В июне и ноябре отмечены только науплиусы и копеподиты, в июле и августе в зоопланктоне залива присут-

ствовали все возрастные стадии, доля половозрелых особей от июля к августу возрастала (рис. 5). В июле самки, несущие яйцевые мешки, встречаются только на ст. 2, в августе – на всех станциях. Абсолютная плодовитость *A. trajani* в июле достигала 82 яйца на экземпляр, в августе изменялась от 68 до 93 яиц на экземпляр (в среднем – 79.6 яиц

Таблица 2. Морфометрические показатели самок видов комплекса *Acanthocyclops* gr. *robustus*

Параметр	<i>A. robustus</i> (n = 42)		<i>A. trajani</i> (n = 142)		<i>A. einslei</i> (n = 83)		<i>A. brevispinosus</i> (n = 10)
	<i>M</i>	min–max	<i>M</i>	min–max	<i>M</i>	min–max	min–max
<i>L</i> тела, мкм	1161	1025–1250	1314	1025–1600	1428	1125–1850	1200–1230
Fu <i>L</i> : <i>W</i>	4.54	4.00–5.45	4.87	3.7–5.8	5.13	4.10–6.40	5.20–6.85
Ti : Fu	0.68	0.55–0.79	0.93	0.61–1.14	0.78	0.56–0.98	0.39–0.48
Ti : Tmi	0.17	0.15–0.19	0.25	0.17–0.33	0.19	0.15–0.25	0.12–0.16
Ti : Tme	0.28	0.26–0.32	0.38	0.28–0.47	0.29	0.22–0.35	0.18–0.21
Ti : Te	1.44	1.24–1.68	1.77	1.40–2.20	1.68	1.34–2.25	0.94–1.32
Ti : Td	1.40	1.20–1.50	1.69	1.45–1.80	1.77	1.48–1.95	0.80–1.05
Соотношение длин апикальных set. Mxp	1.31	1.18–1.33	1.96	1.70–2.25	1.47	1.20–1.80	1.55–1.80
Р4енр3:							
<i>L</i> : <i>W</i>	2.33	2.05–2.67	2.66	2.25–3.60	2.28	2.00–2.60	2.20–2.50
Inn. sp. : <i>L</i>	0.81	0.71–0.93	0.85	0.67–1.09	0.73	0.62–0.82	0.76–0.95
Inn. sp. : ex. sp.	1.06	0.99–1.13	1.16	1.00–1.75	1.03	0.97–1.15	0.90–1.00
Ex. set. position	0.66	0.62–0.71	0.60	0.55–0.66	0.78	0.69–0.82	0.71–0.80

Примечание. Приведены современные данные по: (Mirabdullayev, Defaye, 2002, 2004; Bláha et al., 2010) и данным настоящего исследования.

Таблица 3. Показатели количественного развития *Acanthocyclops trjani* (без учета науплиусов) и параметры среды на станциях Вислинского залива летом 2021 г.

Показатель	12.07.2021 г.				09.08.2021 г.						
	В			Пб	В			Пм	Пб		Ц
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 5	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 5	ст. 10	ст. 6
<i>N</i> , тыс. экз./м ³	22.3	14.5	6.4	0.3	88.1	92.3	37.9	27.5	66.7	11.5	0.3
<i>B</i> , мг/м ³	331	271	62	3	1439	2362	833	521	1296	293	21
Абсолютная плодови- тость, яиц/экз.	–	82	–	–	85	77	93	72	79	83	68
<i>T</i> , °C	24.4	24.8	24.7	26.3	20.7	20.7	20.8	20.9	21.7	20.9	21.4
Соленость, ‰	2.12	3.17	3.98	3.69	2.94	3.59	4.22	4.84	4.02	4.37	5
pH	12.73	12.62	12.51	11.49	8.25	8.25	8.26	8.25	8.24	8.26	8.25

Примечание. В – восточный район, Пм – Приморская бухта, Пб – прибалтийский район, Ц – центральный район. *N* – численность; *T* – температура; *B* – биомасса. “–” отсутствие в пробах самок с яйцевыми мешками.

на экземпляре). Минимальная плодовитость в августе зарегистрирована на ст. 6, максимальная – на ст. 1, 3 и 10 (табл. 3).

В июне мертвые особи среди копепоидов *Acanthocyclops* не отмечены. В июле доля мертвых особей в популяции *A. trajani* (с учетом копепоидов) колебалась от 0 до 5.1% численности и от 0 до 3.8% биомассы, в среднем – 2.7 и 1.5% численности и биомассы соответственно. В августе выявлены более существенные колебания – 3.5–25.0 и 0.9–24.6% численности и биомассы, в среднем – 7.5 и 5.7% численности и биомассы соответствен-

но. На большинстве станций в августе доля мертвых особей *A. trajani* не превышала 4–5% численности и 2–3% биомассы. Исключением была ст. 6, где отмечены наибольшие величины этого показателя ~25%. В ноябре доля мертвых особей среди копепоидов *Acanthocyclops* была на высоком уровне – 28–33% численности и 44–58% биомассы.

Рацион *A. trajani* (с учетом копепоидов) в июле изменялся от 3 до 234 кал/м³, в среднем 116 кал/м³. В августе рацион значительно возрастал и колебался от 8 до 1154 кал/м³, в среднем –

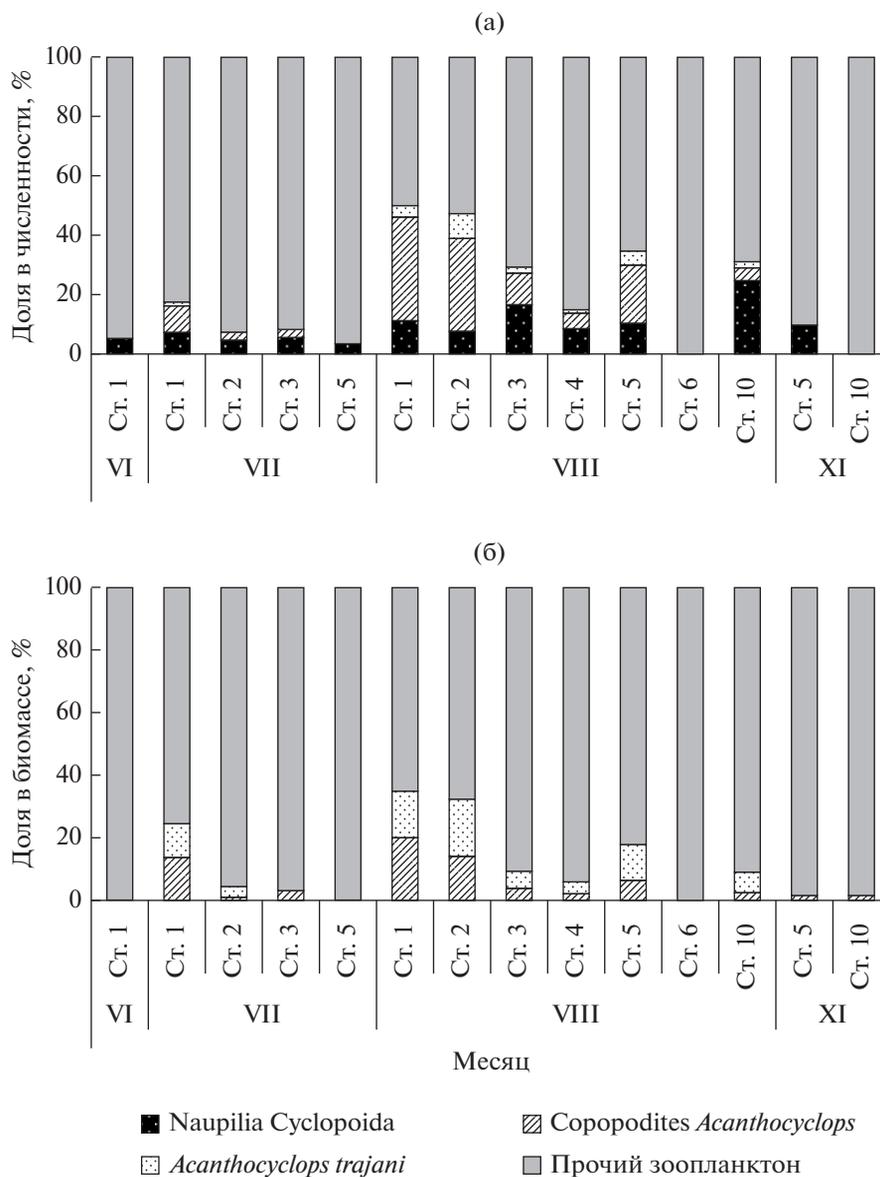


Рис. 5. Доля *Acanthocyclops trajani* и его ювенильных стадий в численности (а) и биомассе (б) зоопланктона Вислинского залива с июня по ноябрь 2021 г.

487 кал/м³. В июле рацион *A. trajani* превышал продукцию мирного зоопланктона в 1.4 раза только на ст. 1, на ст. 2 и 3 он достигал 24–26% продукции фильтраторов, на ст. 5 – <1%. В августе рацион *A. trajani* на ст. 1 и 2 превышал продукцию мирного зоопланктона в 2.7–2.8 раза, на ст. 5 и 10 – в 1.1–1.4 раза, на ст. 3 и 4 он составлял 55–77% продукции фильтраторов, на ст. 6 – ~10%. В целом для всего залива (с учетом тех станций, на которых вид не отмечен) рацион *A. trajani* в июле в среднем был 52 кал/м³ – в > 6 раз ниже средней по заливу продукции мирного зоопланктона (333 кал/м³). В августе рацион *A. trajani* в среднем по всему водоему возрос до 379 кал/м³ и в 1.7 раз

превышал среднюю продукцию нехищного зоопланктона (218 кал/м³).

Кроме *A. trajani*, в летний период 2021 г. в зоопланктоне Вислинского залива в массе развивались и другие недавние виды-вселенцы – *Moina micrura* Kurz, 1875 и *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891). *Moina micrura* отмечена в июле и августе. В наибольшей степени, как и *A. trajani*, она развивалась на станциях с меньшей соленостью в восточном и прибалтийском районах. В июле численность и биомасса *Moina micrura* в среднем по заливу достигали 6.9 тыс. экз./м³ и 60 мг/м³, в августе – 17.6 тыс. экз./м³ и 338 мг/м³ соответственно. *Cercopagis pengoi* регистрировали только

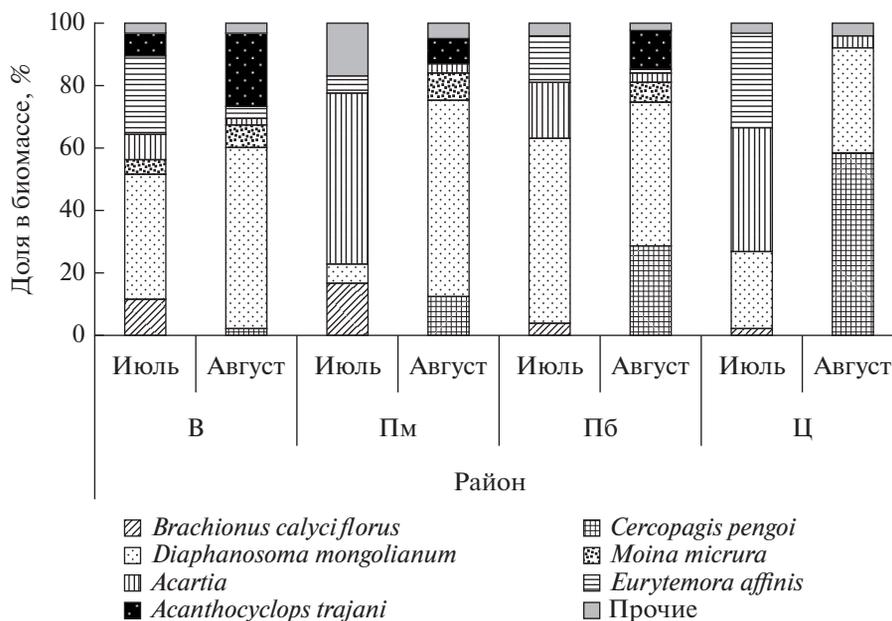


Рис. 6. Доля доминирующих видов в биомассе зоопланктона в разных районах Вислинского залива в июле–августе 2021 г. Районы и станции: В – восточный район (ст. 1–3), Пм – Приморская бухта (ст. 4), Пб – прибалтийский район (ст. 5, 9 и 10), Ц – центральный район (ст. 6 и 7).

в августе. Этот вид, напротив, был более массовым на станциях с большей соленостью в прибалтийском и центральном районах, а также в Приморской бухте. На наиболее пресноводных ст. 1 и 2 восточного района он отсутствовал. Биомасса *C. pengoi* колебалась от 0.4 до 2.7 г/м³, в среднем для водоема достигая 0.9 г/м³. Рацион *C. pengoi* изменялся от 55 до 336 кал/м³, в среднем – 123 кал/м³.

От июля к августу происходило изменение в соотношении доминирующих видов в различных районах Вислинского залива (рис. 6). По сравнению с июлем из состава доминантов в августе выпадали *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776, *Acartia* spp. и *Eurytemora affinis* (Poppo, 1880), при этом их численность и биомасса в среднем по заливу снижались в 9–104 раза. По-видимому, именно на эти виды оказывался наибольший совместный пресс хищников (*Acanthocyclops trajani* и *Cercopagis pengoi*). Доля *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 и *Moina micrura*, напротив, возрастали во всех районах, кроме прибалтийского.

Все три недавних вида-вселенца достигали своего максимального развития в августе 2021 г., формируя ~40% биомассы зоопланктона залива. До 2021 г. отмечено два вида-вселенца, с 2021 г. – три. За весь период исследований (с 2008 по 2021 гг.) доля видов-вселенцев сильно варьировала – от 0 до 72% биомассы зоопланктона. Наиболее существенный вклад в биомассу зоопланктона инвазивные виды вносили в августе–начале сентября 2010, 2017, 2019 и 2021 гг. (рис. 7). Таким образом, в последние годы наблюдается тенденция не

только увеличения числа видов-вселенцев, но и возрастание их доли в сообществах зоопланктона Вислинского залива.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В 2021 г. в российской части Вислинского залива обнаружен новый для этого водоема вид из рода *Acanthocyclops* gr. *robustus*, который по всем морфологическим признакам и морфометрическим показателям соответствовал описанному в литературе виду *Acanthocyclops trajani* (Mirabdullayev, Defaye, 2002, 2004; Vlaha et al., 2010; Anufrieva et al., 2014). Благодаря подробным исследованиям на световом электронном микроскопе, для *A. trajani* впервые получены подробные фотографии всех его структур. Подтверждены все его таксономические признаки и выявлен ряд тонких признаков, плохо заметных или почти незаметных при исследованиях на световом микроскопе: например, поверхность фуркальных ветвей покрыта мельчайшими шипиками, а в базальной части внутреннего субапикального шипа P5 присутствуют два маленьких шипика.

Таксономия рода *Acanthocyclops* gr. *robustus* за последние десятилетия претерпела много изменений, из которых не все в достаточной мере научно обоснованы (Kiefer, 1976; Mirabdullayev, Defaye, 2002, 2004; Miracle et al., 2013; Anufrieva et al., 2014; Władzki, Rybak, 2016; Alekseev, 2021; Karpowicz et al., 2023). Дискуссии о видовой идентичности или различиях ряда близких видов из рода *Ac-*

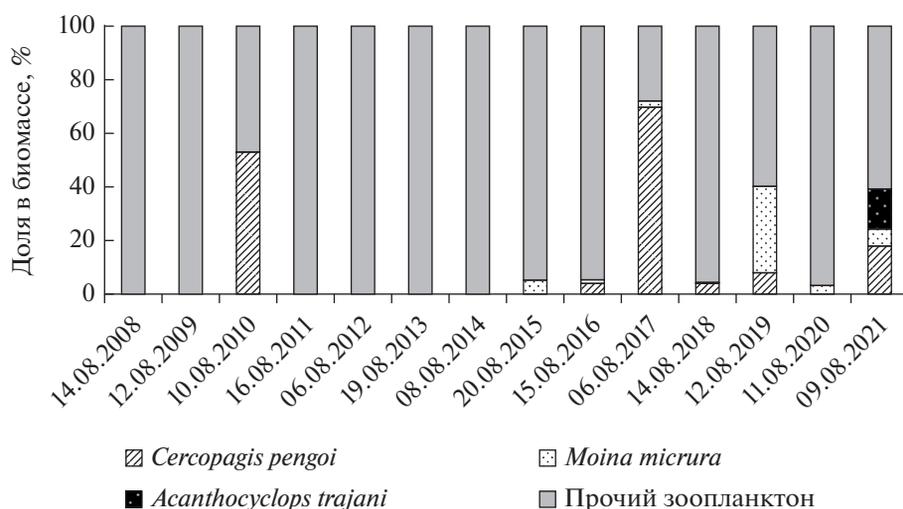


Рис. 7. Доля (%) видов-вселенцев в биомассе зоопланктона Вислинского залива в августе 2008–2016, 2018–2021 гг. и начале сентября 2017 г.

anthocyclops этой группы продолжают до настоящего времени, имеются мнения ведущих ученых по данной проблеме, которые, по сути, диаметрально противоположны (Miracle et al., 2013; Anufrieva et al., 2014; Alekseev, 2021; Karpowicz et al., 2023). В настоящее время без проведения дополнительных всесторонних исследований нельзя опровергнуть ни одну из точек зрения. Авторы склонны считать *A. trajani* валидным видом (Anufrieva et al., 2014) и независимо от таксономии, найденный ими в 2021 г. вид является новым для российской части Вислинского залива.

Acanthocyclops trajani встречается в Северной Африке (Алжире, Тунисе, Египте), Северной Америке (Канаде, США), на Ближнем Востоке (Ираке, Иране), в Средней Азии (Казахстане, Узбекистане), в Европе (Англии, Франции, Германии, Испании и др.) и России (Mirabdullayev, Defaye, 2002; Anufrieva et al., 2014; Schutt et al., 2021). Обычен в летнем планктоне разнообразных водоемов: озер, прудов, водохранилищ, эстуариев, рисовых чеков. Термофил. Хищный вид. Выдерживает широкий диапазон температур (10–30°C) и солености (0–80‰). Встречается в наиболее загрязненных и эвтрофированных водоемах с высоким содержанием биогенных элементов и массовым развитием фитопланктона, устойчив ко многим неблагоприятным факторам среды (Кгура, Aubakirova, 2021). Сведений о плодовитости мало, согласно В.И. Монченко (1974), она достигает 60–100 яиц на самку. Как возможный вид-вселенец указан для соленых озер Крыма и дельты р. Нил (Dumont, El Shabrawy, 2008; Anufrieva et al., 2014).

В наших исследованиях *A. trajani* отмечен в теплое время года при высоком прогреве воды (до 26°C). Дополнительными факторами, способ-

ствующими его массовому развитию, также могли быть высокое содержание фосфора и массовое развитие фитопланктона. По данным Росгидромет³ аномально теплыми были весна и лето 2021 г., особенно сильные положительные температурные аномалии отмечены в Северо-Западном Федеральном округе в июне–июле, они были одними из первых в ряде долговременных наблюдений, в июне климатическая норма по температуре воздуха в целом в европейской части России была превышена на рекордную величину +3.59°C. Для температуры воды Вислинского залива также наблюдался многолетний положительный тренд: средняя за летний период температура с 70-х годов XX в. возросла на 2°C (Semenova, Tchougounov, 2018). В июле 2021 г. были зафиксированы максимальные концентрации фосфора (Сташко, Александров, 2023), которые были одними из самых высоких за последние 30 лет наблюдений. Максимальное содержание фосфора (293–301 мкг/л) наблюдалось в восточном районе и Приморской бухте, в прибалтийском районе оно снижалось (до 202 мкг/л) и минимальным было в центральном районе (170 мкг/л). Согласно наблюдениям *A. trajani*, достигает максимального количественного развития (44.8 ± 17.9 тыс. экз./м³) в водоемах с концентрациями фосфора 50–200 мкг/л (Кгура, Aubakirova, 2021), формируя высокую долю в численности зоопланктона. В летний период 2021 г. максимальное количественное развитие *A. trajani* отмечено в восточном районе Вислинского залива. Высокая температура и повышенное содержание биогенных элементов создали предпосылки для “цветения” воды Вислинского

³ Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2021 год. 2022. М.: Росгидромет.

залива, в момент которого биомасса фитопланктона достигала самых высоких за 20-летний период наблюдений значений >104 г/м³ (Дмитриева и др., 2022). Продукция фитопланктона летом также была максимальна за весь период наблюдений, начиная с 2001 г. В 2021 г. произошло значительное снижение биомассы (более чем в 2 раза) двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831), вселившегося в Вислинский залив в 2010 г. (Рудинская, Гусев, 2012; Александров, Рудинская 2022). Ослабление пресса моллюска *R. cuneata*, который в Вислинском заливе значительно снижает развитие фитопланктона (Kownacka et al., 2020), также дополнительно могло стимулировать массовое развитие фитопланктона.

В этих благоприятных для развития условиях *A. trajani* в июле–августе 2021 г. достигал высокого количественного развития (до 92 тыс. экз./м³, 2.4 г/м³), входил в число доминантов по численности и биомассе, и формировал особенно высокую долю в зоопланктоне наиболее загрязненной и эвтрофированной восточной части Вислинского залива (Александров, 2010; Сташко, Александров, 2023). Плодовитость *A. trajani* была близка к максимальной, отмеченной для этого вида. По нашему мнению, при наблюдениях за видами-вселенцами крайне важно оценивать их состояние в водоеме. Для этого необходимо знать, какая доля популяции вида-вселенца находится в живом и активно размножающемся состоянии. У *A. trajani* в летний период 2021 г. были отмечены низкие показатели относительной смертности: доля мертвых особей на большинстве станций не превышала 4–5% общей численности и 2–3% общей биомассы. Это свидетельствует о наиболее благоприятном состоянии популяции *A. trajani* в этот период. Для сравнения можно привести данные по другому виду – вселенцу *Evadne anonyx* G.O. Sars, 1897, периодически с затоками вод попадающему в Вислинский залив (Demereckiene et al., 2016). По нашим многолетним наблюдениям этот вид в заливе не размножается и быстро погибает, доля мертвых особей в его популяции достигает 55–100%. Следовательно, его нельзя назвать видом-вселенцем для Вислинского залива, поскольку он на ее акватории образует псевдопопуляцию. В 2021 г. *Acanthocyclops trajani* сформировал в заливе устойчивую активно самопроизводящуюся популяцию. Плодовитость *A. trajani* снижалась, а доля мертвых особей повышалась лишь в менее продуктивной центральной зоне водоема, где отмечены высокая турбулентность и большие значения солености, а также минимальные количественные показатели вида.

A. trajani часто доминирует и достигает высокого обилия в разнотипных водных объектах Средней Азии, Северной Африки и других местонахождений (Dumont, El Shabrawy, 2008; Гина-

туллина, 2013; Anufriieva et al., 2014; Krupa et al., 2018, 2020; Абдиназаров и др., 2019; Annabi-Trabelsi et al., 2019; Krupa, Aubakirova, 2021). Часто отмечают совместное обитание этого вида с *Moina micrura*, которая попала в Вислинский залив раньше (Semenova, Tchougounov, 2018). Возможно, для *Acanthocyclops trajani*, как и для *Moina micrura* прослеживается “азиатский” вектор вселения, который также наблюдается, например, для инвазивного вида *Thermocyclops taihokuensis* (Nagada, 1931). Этот вид активно распространяется в европейской части России и дельте р. Волга (Жихарев и др., 2019; Лазарева, 2021; Лазарева, Жданова, 2022). *T. taihokuensis* часто встречается совместно с *Acanthocyclops trajani*, поэтому не исключено его попадание и успешная натурализация в Вислинском заливе. Еще одним видом, который мог попасть в Вислинский залив из Средней Азии, может быть *Diaphanosoma mongolianum*. Момент ее появления в водоеме точно зафиксировать невозможно из-за ошибок при ее идентификации (Семенова, 2010б). *D. mongolianum* отмечена как вид-вселенец для польской части Вислинского залива (Karpowicz et al., 2023). Все эти виды могли попасть в Вислинский залив и из Европы, но там они в меньшей степени распространены и редко развиваются в массе.

Можно предположить два пути попадания *A. trajani* в водоем: с перелетными птицами и с балластными водами судов. Расселение с перелетными птицами широко распространено для Cyclopoida (Anufriieva et al., 2014; Alekseev, 2021), над Калининградской обл. проходят маршруты многих перелетных птиц. Акватория Вислинского залива – место интенсивного судоходства. Недавние исследования подтвердили высокую выживаемость и обилие рода *Acanthocyclops* на протяжении длительного времени в балластных водах судов (Venkatnarayanan et al., 2022). Поэтому ни один из этих путей попадания в водоем нельзя исключать.

Кроме акватории Вислинского залива, *A. trajani* в летний и осенний периоды 2021 г. был отмечен нами в ряде других водоемов и водотоков Калининградской обл.: в верхнем течении р. Преголя, в Куршском заливе, Калининградском морском канале (КМК), а также в прибрежье Балтийского моря в зоне влияния стока из Вислинского залива. Однако ни в одном из перечисленных местобитаний, кроме КМК, по которому идет активное судоходство и который является частью Вислинского залива, этот вид не достигал высокого количественного обилия и не входил в состав доминирующих видов. По-видимому, только на акватории Вислинского залива для него сложились наиболее оптимальные для массового развития условия (температура, трофические условия, незанятые ниши в планктонном сообществе). Вид быстро распространился по акватории Вислин-

ского залива, в 2021 г. был отмечен в его польской части, где также достигал массового развития и стал доминирующим в районе с высокой антропогенной нагрузкой в месте постройки канала через Балтийскую косу (Karpowicz et al., 2023).

A. trajani в летний период 2021 г., особенно в августе, вместе с другими видами-вселенцами формировал значимую долю в зоопланктонных сообществах Вислинского залива и вместе с другим хищным видом *Cercopagis pengoi* создавал высокий пресс на нехищный зоопланктон залива. Рацион только *Acanthocyclops trajani* в 1.7 раз превышал продукцию нехищного зоопланктона, а совместно с *Cercopagis pengoi* — в 2.3 раза. Таким образом, в планктонном сообществе залива в августе 2021 г. складывались очень напряженные трофические взаимоотношения. Наибольший пресс эти два вида оказывали на коловраток и Calanoida. По-видимому, *Acanthocyclops trajani* помимо зоопланктона потреблял науплиусов и копеподитов своего вида, а также детрит, фитопланктон и простейших. *Cercopagis pengoi* также потреблял и *Acanthocyclops trajani* (Крылов, 1989; Монаков, 1998; Rahmati et al., 2020a). Эти два вида были разобщены в пространстве, в районе массового развития *Acanthocyclops trajani* отсутствовал *Cercopagis pengoi* и наоборот. Сходные данные при оценке трофических взаимоотношений получены при изучении гипертрофного Цимлянского водохранилища, в котором также был очень высок пресс хищных Cyclozoidea, представленных вселенцами. Рацион хищного зоопланктона в этом водоеме в 1.6–2.8 раза превышал продукцию мирного зоопланктона, а уровень каннибализма для Cyclozoidea достигал 40% (Лазарева, 2022).

Вселение *Acanthocyclops trajani* в Вислинский залив с позиции кормовой базы рыб и рыболовства более благоприятно, чем вселение *Cercopagis pengoi*, поскольку последний более крупный и активный хищник, имеет хвостовую иглу, а также забивает рыболовные сети, для молоди рыб он конкурент, плохо потребляется рыбами и их молодь (Gutkowska, Paturej, 2010). Тогда как *Acanthocyclops trajani* служит ценным кормовым объектом рыб и разводится в аквакультуре (Rahmati et al., 2020a, 2020b), так же, как и *Moina micrura* (Rasdi et al., 2020). По сравнению с вселением *M. micrura* вселение *Acanthocyclops trajani* менее благоприятно из-за его хищного питания и большего воздействия на нативные виды зоопланктона.

В последние годы наблюдается тенденция не только увеличения числа видов-вселенцев, но и возрастания их доли в сообществах зоопланктона Вислинского залива. Согласно прогнозным моделям, потепление климата продолжится (Meier et al., 2022), при этом биогенная нагрузка не снизится (Александров, Сташко, 2021), а судородства все больше активизируется, возможно,

что вселение *A. trajani* не последнее для этого водоема.

Выводы. В 2021 г. в российской части Вислинского залива Балтийского моря был зарегистрирован новый для этого водоема вид *Acanthocyclops trajani*. Его вселение в залив произошло благодаря повышенной температуре воды, высокой биогенной нагрузке, хорошим трофическим условиям, ослаблению пресса бентосного вида-вселенца моллюска *Rangia cuneata*, присутствию свободных ниш в зоопланктоне. Вероятные пути вселения *A. trajani* — это попадание в водоем с балластными водами судов и/или перелетными птицами. Новый вид сразу занял ведущее положение в зоопланктонных сообществах Вислинского залива, особенно в августе, когда было отмечено его наибольшее распространение по акватории водоема. Во время массового развития (июль–август) на долю *A. trajani* приходилось до 35–40% численности и биомассы зоопланктона и до 64–95% численности и биомассы Copepoda. В этот период плодовитость самок была наиболее высокой, смертность — низкой. Средние для водоема численность и биомасса *A. trajani* в июле составляли 4.8 тыс. экз./м³ и 74 мг/м³, а в августе они возрастали в 7–10 раз до 36.0 тыс. экз./м³ и 752 мг/м³. Количественные показатели были максимальны в наиболее загрязненной и эвтрофированной восточной части водоема и снижались в его центральной и прибалтийской частях, находящихся под воздействием затоков соленых вод из Балтийского моря. *A. trajani* оказывал высокий пресс на планктонное сообщество Вислинского залива, его рацион в августе в 1.7 раз превышал продукцию нехищного зоопланктона. Пресс на планктонное сообщество был еще выше, вследствие массового развития в августе другого хищного вида-вселенца *Cercopagis pengoi*, с которым *Acanthocyclops trajani*, по-видимому, вступал в конкурентные взаимоотношения. С позиции рыболовства вселение *A. trajani* несет меньший потенциальный вред, чем вселение *Cercopagis pengoi*, но больший, чем недавнее вселение *Moina micrura* с фильтрационным типом питания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам Атлантического филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии Ю.В. Приставко, Н.П. Дюшкову и С.Н. Архиповскому за помощь при сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены в рамках государственного задания Атлантического филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хо-

зяйства и океанографии (тема № 076–00004–23-00), государственного задания Института биологии внутренних вод РАН № 121051100109–1: “Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах” и Госзадания Лимнологического института СО РАН № 0279–2021–0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразия; причины и последствия негативных экологических процессов (2019–2024 гг.)”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдиназаров Х.Х., Мирабдуллаев И.М., Кузметов А.Р., Темирова, Н.Т. 2019. Динамика и численность зоопланктона рыбоводных прудов Ферганской долины // Архивариус. Биол. науки. Т. 42. № 9. С. 4.
- Александров С.В. 2010. Первичная продукция планктона в лагунах Балтийского моря (Вислинский и Куршский заливы). Калининград: АтлантНИРО.
- Александров С.В., Рудинская Л.В. 2022. Первичная продукция и концентрация хлорофилла фитопланктона в Вислинском заливе в условиях биоинвазии моллюска // Актуальные проблемы планктонологии. IV Всероссийская конференция с международным участием: Матер. конф. Калининград. С. 14.
- Александров С.В., Сташко А.В. 2021. Пространственное распределение и сезонная динамика биогенных элементов в Вислинском заливе в 2019 году // Изв. КГТУ. № 60. С. 11.
- Беренбейм Д.Я. 1992. Гидрометеорологическое описание Вислинского залива // Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря. Калининград. С. 10.
- Гинатуллина Е.Н. 2013. Зоопланктон трансформированных минерализованных озер Узбекистана. Verlag: LAMBERT Acad. Publ.
- Дмитриева О.А., Семенова А.С., Казакова Е.Ю., Поддубева Е.А. 2022. Структура и динамика планктонных сообществ в заливах Балтийского моря и Правдинском водохранилище в 2017–2021 гг. в период цианобактериальных “цветений” воды // Актуальные проблемы планктонологии. IV Всероссийская конференция с международным участием: Матер. конф. Калининград. С. 62.
- Дубовская О.П. 2008. Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения // Журн. Сиб. Фед. ун-та. Сер. Биология. № 2. С. 145.
- Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В. 2019. Находка тропического вида *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) в Европейской части России // Поволжск. экол. журн. № 2. С. 264.
- Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Наука.
- Крылов П.И. 1989. Питание пресноводного хищного зоопланктона // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Общ. экология. Биоэкол. Гидробиол. Т. 7.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. 2022. Восточно-азиатский вселенец *Thermocyclops taihokuensis* (Harada 1931) и аборигенный *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) (Crustacea, Cyclopoidae): сравнительный анализ морфологии двух родственных видов из водоемов Европейской части России 2022 г. // Зоол. журн. Т. 101. № 12. С. 1337. <https://doi.org/10.31857/S0044513422120078>
- Лазарева В.И. 2021. Первая находка *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Copepoda) в бассейне р. Оки // Биология внутр. вод. № 1. С. 91. <https://doi.org/10.31857/S0320965221010071>
- Лазарева В.И. 2022. Трофические взаимодействия в зоопланктоне Цимлянского водохранилища (Россия) // Биология внутр. вод. № 3. С. 264. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030135>
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: РАН.
- Монченко В.И. 1974. Шелепнороти циклоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наук. думка.
- Науменко Е.Н. 2008. Влияние факторов среды на трофическую цепь в сообществе зоопланктона куршского и калининградского (Вислинского) заливов Балтийского моря // Вест. Российского гос. ун-та им. И. Канта. № 7. С. 36.
- Науменко Е.Н. 2010. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. Калининград: АтлантНИРО.
- Науменко Е.Н., Рудинская Л.В., Гусев А.А. 2014. Влияние видов-вселенцев на структуру зоопланктона и зообентоса в Вислинском заливе Балтийского моря // Региональная экология. № 1–2 (35). С. 21.
- Науменко Е.Н., Судник С.А. 2016. Видовое разнообразие веслоногих ракообразных (Crustacea: Maxillopoda: Copepoda Milne-Edwards, 1840) эстуариев Калининградской области (обзор) // Изв. КГТУ. № 43. С. 45.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. 2019. Воздействие вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) на структурно-функциональную организацию зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 12. № 2. С. 64.
- Рудинская Л.В., Гусев А.А. 2012. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.V. Sowerby, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 115.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). 2018. М: Тов-во науч. изд. КМК.
- Семенова А.С. 2010а. Индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния Куршского залива: Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Борок. 280 с.
- Семенова А.С. 2010б. Систематическое положение массовых видов Cladocera Куршского залива Балтийского моря на современном этапе // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 115. № 3. С. 28.
- Сташко А.В., Александров С.В. 2023. Пространственное распределение и сезонная динамика гидрохимических условий в Вислинском заливе Балтийского

- моря в 2020–2022 гг. // Океанологические исследования. Т. 51. № 1. С. 71.
[https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51\(1\).4](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(1).4)
- Alekseev V.R. 2021. Confusing invader: *Acanthocyclops americanus* (Copepoda: Cyclopoida) and its biological, anthropogenic and climate-dependent mechanisms of rapid distribution in Eurasia // Water. V. 13. № 10. P. 1423.
<https://doi.org/10.3390/w13101423>
- Annabi-Trabelsi N., Shabrawy G.El., Goher M.E. et al. 2019. Key drivers for copepod assemblages in a eutrophic coastal brackish lake // Water. V. 11. № 363. P. 20.
<https://doi.org/10.3390/w11020363>
- Anufrieva E.V., Hołyńska M., Shadrin N.V. 2014. Current invasions of Asian Cyclopid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline and freshwater fauna // Ann. zool. V. 64. № 1. P. 109.
<https://doi.org/10.3161/000345414X680636>
- Bickel S.L., Tang K.W., Grossart H.P. 2008. Use of aniline blue to distinguish live and dead crustacean zooplankton composition in freshwaters // Freshwater Biol. V. 54. № 5. P. 971.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02141.x>
- Bla'ha M., Hula M.K., Sloukova J., Tesitel J. 2010. Molecular and morphological patterns across *Acanthocyclops vernalis-robustus* species complex (Copepoda, Cyclopoida) // Zoologica Scripta. V. 39. P. 259.
- Błędzki L.A., Rybak J.I. 2016. Freshwater Crustacean zooplankton of Europe. Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida). Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Switzerland: Springer.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-29871-9>
- Demereckiene N.E., Polunina J.J., Rodionova N.V. 2016. The Ponto-Caspian invader *Evadne anonyx* Sars (Crustacea, Cladocera) in the pelagic zone of the Southeastern Baltic // Rus. J. Biol. Invasions. V. 7. P. 220.
<https://doi.org/10.1134/S2075111716030036>
- Dumont H.J., El Shabrawy G.M. 2008. Seven decades of change in the zooplankton (sl) of the Nile Delta Lakes (Egypt), with particular reference to Lake Borullus // Intern. Rev. of Hydrobiol. V. 93. № 1. P. 44.
- Dussart B. 1969. Les Copepodes des Eaux Continentales d'Europe Occidentale II: Cyclopoïdes et Biologie. Paris: N. Boubee & Cie.
- Gutkowska A., Paturej E. 2010. *Cercopagis pengoi* as an invasive species // J. Ecol. Protection Coastline. V. 14. P. 5.
- Haney J.F., Hall D.J. 1973. Sugar-coated *Daphnia*: Apreservation technique for Cladocera // Limnol., Oceanogr. V. 18. № 2. P. 331.
<https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.2.0331>
- Karpowicz M., Kornijów R., Ejsmont-Karabin J. 2023. Not a Good Place to Live for Most, but Excellent for a Few – Diversity of Zooplankton in a Shallow Coastal Ecosystem // Sustainability. V. 15. № 3. P. 2345.
<https://doi.org/10.3390/su15032345>
- Kiefer F. 1976. Revision der robustus-vernalis-Gruppe der Gattung *Acanthocyclops* Kiefer (Crustacea, Copepoda) (Mit eingehender Beurteilung des “*Cyclops americanus* Marsh, 1892”) // Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland. V. 35. S. 95.
- Kownacka J., Całkiewicz J., Kornijów R. 2020. A turning point in the development of phytoplankton in the Vistula Lagoon (southern Baltic Sea) at the beginning of the 21st century // Oceanologia. V. 62. № 4. P. 538.
<https://doi.org/10.1016/j.oceano.2020.08.004>
- Kozminski Z. 1936. Morphometrische und oekologische Untersuchungen an Cyclopiden der *strenuus*-Gruppe // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. und Hydrographie. V. 33. № 3. S. 161.
- Krupa E., Aubakirova M. 2021. *Acanthocyclops trajani* Mirabdullayev et Defaye (Copepoda, Cyclopoida) as An Indicator of the Ecological State of Water Bodies in Kazakhstan // IOP Conference Series: Earth Environ. Sci. V. 690. № 1. P. 012050.
- Krupa E., Barinova S., Assylbekova S., Isbekov K. 2018. Structural indicators of zooplankton in the Shardara reservoir (Kazakhstan) and the main influencing factors // Turkish J. Fish Aquat. Sci. V. 18. № 5. P. 659.
- Krupa E., Barinova S., Romanova S. et al. 2020. Planktonic invertebrates in the assessment of long-term change in water quality of the Sorbulak Wastewater Disposal System (Kazakhstan) // Water. V. 12. № 12. P. 3409.
<https://doi.org/10.3390/w12123409>
- Meier H.E.M., Dieterich C., Gröger M. et al. 2022. Oceanographic regional climate projections for the Baltic Sea until 2100 // Earth Syst. Dynam. V. 13. P. 159.
<https://doi.org/10.5194/esd-13-159-2022>
- Mirabdullayev I.M., Defaye D. 2002. On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species complex (Copepoda, Cyclopidae). 1. *Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars, 1863) and *Acanthocyclops trajani* n. sp. // Selevinia. № 1–4. P. 7.
- Mirabdullayev I.M., Defaye D. 2004. On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species-complex (Copepoda, Cyclopidae). *Acanthocyclops brevispinosus* (Herrick, 1884) and *A. einsei* n. sp. // Вест. зоол. Киев. Т. 38. № 5. P. 27.
- Miracle M.R., Alekseev V., Monchenko V. et al. 2013. Molecular-genetic-based contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group // J. Nat. Hist. V. 47. № 5–12. P. 863.
<https://doi.org/10.1080/00222933.2012.744432>
- Nentwig W. 2009. Handbook of alien species in Europe. Springer.
- Rahmati R., Fereidouni A., Rouhi A., Agh N. 2020a. Effects of different diets on population growth and fatty acids composition in cyclopid copepod, *Acanthocyclops trajani* (Mirabdullayev and Defaye, 2002): A potential supplementary live food for freshwater fish larvae // Iranian J. Fish. Sci. V. 19. № 3. P. 1447.
<https://doi.org/10.22092/ijfs.2019.120729>
- Rahmati R., Fereidouni A., Agh N., Doustdar M. 2020b. Effect of Cyclopid Copepod *Acanthocyclops trajani* as a Supplementary Live Feed on the Growth, Survival and Fatty Acid Composition of Beluga Larvae (*Huso huso*) // Aquacult. Stud. V. 20. № 1. P. 183.
https://doi.org/10.4194/2618-6381-v20_1_05
- Rasdi N.W., Arshad A., Ikhwannuddin M. et al. 2020. A review on the improvement of cladocera (*Moina*) nutrition as live food for aquaculture: Using valuable plankton fisheries resources // J. Environ. Biol. V. 41. P. 1239.
[https://doi.org/10.22438/jeb/41/5\(SI\)/MS_16](https://doi.org/10.22438/jeb/41/5(SI)/MS_16)

- Schutt E., Hołyńska M., Wyngaard G.A.* 2021. Genome size in cyclopoid copepods (Copepoda: Cyclopoida): chromatin diminution as a hypothesized mechanism of evolutionary constraint // *J. Crustacean Biol.* V. 41. № 3. ruab043.
<https://doi.org/10.1093/jcabi/ruab043>
- Seepersad B., Crippen R.W.* 1978. Use of aniline blue for distinguishing between live and dead freshwater zooplankton // *J. Fish Res. Board Canada.* V. 35. № 10. P. 1363.
- Semenova A.S., Tchougounov V.K.* 2018. The distribution of *Moina micrura* Kurz, 1875 (Crustacea: Moinidae) in the Russian Part of the Vistula Lagoon (Baltic Sea) // *Rus. J. Biol. Invasions.* V. 9. № 2. P. 175.
- Venkatnarayanan S., Kumar P.S., Pandey V. et al.* 2022. Survival and recovery of planktonic organisms in prolonged darkness and their implications on ballast water management // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 549. P. 151697.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151697>
- Viitasalo M., Bonsdorff E.* 2022. Global climate change and the Baltic Sea ecosystem: direct and indirect effects on species, communities and ecosystem functioning // *Earth Syst. Dynam.* V. 13. P. 711.
<https://doi.org/10.5194/esd-13-711-2022>

The First Record of *Acanthocyclops trajani* (Copepoda, Cyclopidae) in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea

A. S. Semenova^{1, 2, *}, I. M. Mirabdullaev³, N. G. Sheveleva⁴, and V. N. Podshivalina^{5, 6}

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

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

³Karakalpak Research Institute of Natural Sciences of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, Nukus, Uzbekistan

⁴Limnological Institute, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

⁵State Nature Reserve "Prisursky", Cheboksary, Russia

⁶Chuvash State University, Cheboksary, Russia

*e-mail: a.s.semenowa@mail.ru

In 2021 *Acanthocyclops trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002, was first record in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea. This species quickly spread throughout the water area of the Lagoon. In summer, *A. trajani* reached its maximum development (up to 92 thousand ind./m³, 2.4 g/m³), was a dominant and forming a particularly high proportion of zooplankton in the most polluted, desalinated and eutrophicated eastern part of the Vistula Lagoon. As a result of predatory feeding, *A. trajani* exerted significant pressure on the planktonic communities of the Lagoon; its diet in August exceeded the production of non-predatory zooplankton. The pressure on zooplankton increased even more due to the mass development of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891), with which the new species entered into competitive relationships. The main reasons for the successful naturalization of *A. trajani* in the Vistula Lagoon, apparently, include some features of its biology, the structure of the plankton community with the presence of unoccupied trophic niches, the continued eutrophication this waterbody, decreasing the pressure of the invasive mollusk *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby, 1831), as well as local climate warming, noted in recent decades.

Keywords: *Acanthocyclops trajani*, zooplankton, invasive species, Vistula Lagoon, Baltic Sea

УДК 574.587

НАХОДКА АМЕРИКАНСКОГО СИГНАЛЬНОГО РАКА *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛ. (РОССИЯ)

© 2023 г. А. Ю. Тамуленис^{а, *}, Е. А. Стратаненко^{а, b}, Ю. А. Зуев^а

^а Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Санкт-Петербург, Россия

^b Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: tamulyonis@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.11.2022 г.

После доработки 06.12.2022 г.

Принята к публикации 07.12.2022 г.

Американский сигнальный рак *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) впервые обнаружен в оз. Запрудное системы Сайменского канала между оз. Сайма (Финляндия) и Выборгским заливом (Россия). Сайменский канал принадлежит крупной озерно-речной сети, связывающей акватории Финского залива и Ладожского озера. На этом основании прогнозируется широкое распространение *P. leniusculus* не только в водоемах Ленинградской обл., но и на Северо-Западе России. Улавливаемая часть популяции составила 9 особей. Соотношение полов смещено в сторону самцов: 8♂ и 1♀.

Ключевые слова: американский сигнальный рак, речные раки, *Astacus astacus*, *Pontastacus (A.) leptodactylus*, инвазивный чужеродный вид, Сайменский канал, оз. Запрудное

DOI: 10.31857/S0320965223050170, **EDN:** ТХУКНТ

ВВЕДЕНИЕ

В водоемах Ленинградской обл. обитают два вида раков сем. Astacidae: *Astacus astacus* (L., 1758) и *Pontastacus (A.) leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), относящиеся к аборигенным для региона (Раколовство..., 2006, Tamulyonis, 2012; Тамуленис, 2013).

Pacifastacus leniusculus (Dana, 1852) – один из нативных видов раков Северной Америки (Taylor et al., 2007). Был перемещен между или внутри континентов за пределы его естественного ареала, в частности, вселен в водные объекты Азии и Европы (Gherardi, 2013). Распространение сигнального рака как инвазивного чужеродного вида в настоящее время считается самым широким в Европе, его ареал охватывает водоемы ~29 стран (Crayfish..., 2015). В числе первых стран, в которых успешно акклиматизировали этот вид, были Швеция, Австрия, Франция, Германия, Польша и Финляндия. В 80–90-е гг. XX в. сигнального рака вселили в водоемы Литвы (Терентьев, 1979; Цукерзис, 1989).

В Финляндию *P. leniusculus* завезли из Северной Америки примерно в конце 1970-х годов, он был выпущен в десяток малых озер, расположенных на Аландских островах в Южной и Центральной частях Финляндии (Westman, 2000). Интродукция раков в водоемы Финляндии проходила в три этапа (1989, 2000 и 2013 гг.). При этом одной

из основных задач было сохранение естественных популяций широкопалого рака *Astacus astacus* (Ruokonen et al., 2018), т.е. соблюдался принцип “вселяй, но сохраняй”. К 2000 г. интродукции сигнального рака провели в >340 озер и рек, в том числе, и в крупные озерно-речные системы страны (Erkamo et al., 2010).

На территории Российской Федерации *Pacifastacus leniusculus* зарегистрирован в водных объектах Калининградской (Гусев, 2012) и Псковской областей (Борисов, 2011). В последние десятилетия находки сигнального рака зафиксированы и на территории Ленинградской обл. В частности, он найден в Ладожском озере, в районах, наиболее близко расположенных к Финляндии (Schletterer et al., 2012; Crayfish..., 2015). По опросным данным рыбаков-любителей, в 2019–2021 гг. этот вид раков отмечен в р. Вуокса в районе г. Светогорск (Карельский перешеек). Однако опубликованные материалы, подтверждающие присутствие *P. leniusculus* в составе бентоценозов водотоков Карельского перешейка, протекающих на территории РФ, отсутствуют. По-видимому, расселение сигнального рака в пределах европейских стран и его дальнейшее распространение в приграничные им регионы России стало неконтролируемым (Jussila et al., 2015). Эти водные объекты на рассматриваемой территории представляют собой единую систему связанных между собой рек и озер.

Таблица 1. Координаты мест и даты постановки раколовки на водных объектах озерно-речной системы Сайменского канала в сентябре–октябре 2021 г.

Дата	Местонахождение	Координаты		n
		с.ш.	в.д.	
08.09–09.09	оз. Запрудное	60°54'28"	28°36'12"	17
21.10–22.10				11
09.09–10.09	оз. Большое Илистое	60°53'15"	28°37'51"	4
09.09–10.09				9
09.09–10.09	оз. Большое Цветочное	60°51'17"	28°40'16"	6

Примечание. Исследование проводили на глубине 0.5–1.0 м, n – число раколовки.

Несмотря на длительный период вселения сигнального рака в водоемы Европы, данных о сосуществовании этого вида с аборигенными не так много. Часть исследователей в своих работах отмечают, что *P. leniusculus* не оказывает воздействия на популяции аборигенных видов речных пресноводных раков (Westman, Pursiainen, 1984). Вместе с тем известно, что *P. leniusculus* переносит возбудителя “рачьей чумы” (Раколовство..., 2006; Crayfish..., 2015), и его вселение в тот или иной водный объект представляет потенциальную угрозу для местных видов. В связи с этим, в настоящее время актуально проведение исследований, направленных на контроль численности *P. leniusculus* с целью мониторинга и дальнейшего сдерживания распространения данного вида в европейском регионе (Gherardi, 2006, 2013; Petrusek, Petruskova, 2007).

В 2021 г. при проведении Санкт-Петербургским филиалом ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ГосНИОРХ им. Л.С. Берга) гидробиологических исследований на водоемах Карельского перешейка, относящихся к озерно-речной системе Сайменского канала, в оз. Запрудное обнаружены представители сем. Astacidae, идентифицированные как американский сигнальный рак *P. leniusculus*.

Цель работы – получить и уточнить данные о распространении инвазивного чужеродного вида в границах Ленинградской обл. Долгосрочной целью могут быть прогнозирование динамики популяций *P. leniusculus* и разработка стратегий управления его численности, включая оценку целесообразности вовлечения его в промысел.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Речных раков *Astacus astacus*, *Pontastacus (A.) leptodactylus*, *Pacifastacus leniusculus* ловили в акватории озерно-речной системы Сайменского канала в сентябре–октябре 2021 г. (рис. 1). Применяли стандартные раколовки размером 70 × 30 × 50 см, устанавливали в местах, пригодных для обитания раков

(“полезная площадь”) на расстоянии ~10–25 м друг от друга. Экспозицию раколовки проводили в ночное время в течение 10 ч. В качестве наживки использовали рыбу (обрезки лососевых рыб). Всего проведено 47 постановок ловушек.

Из четырех водных объектов исследования (табл. 1) *P. leniusculus* обнаружен в оз. Запрудное. Озеро расположено в средней части Сайменского канала (водный объект трансграничного типа) и сообщается с ним протокой, перекрытой по поверхности сплавиной. В западной части озера создана искусственная плотина по типу насыпи из гранитных камней, отделяющей озеро от болота, по-видимому, для регулирования уровня воды в озере. Гидрологически озеро считается продолжением сфагнового болота и входит в озерно-речную систему Сайменского канала. Площадь озера 8.75 га, длина 0.4 км, ширина 0.3 км. Максимальная глубина достигает 4 м, средняя глубина ~2 м.

В северо-западной и западной частях озера донные грунты представлены в основном заиленным крупным песком, также отмечены подтопленные пни деревьев, по-видимому, из-за изменения уровня воды после устройства искусственной дамбы. В центральной части озерной котловины дно сложено илами. Дно северных районов озера покрыто крупным песком, а на урзе воды разбросаны крупные валуны. По урзу всего озера отмечены заросли тростника и осоки – *Phragmites australis* ((Cav.) Trin. Ex. Steudel) и *Carex* sp., в воде преобладала элодея (*Elodea canadensis* (Michx.)) и роголистник (*Ceratophyllum demersum* (L.)).

После экспозиции раков вынимали из раколовки и просчитывали. В полевых условиях у отловленных особей измеряли общую длину (от конца рострума до конца тельсона) и массу тела, определяли половую принадлежность каждого экземпляра. Все данные заносили в промысловый журнал и ведомости промеров для их дальнейшей обработки в лаборатории (Раколовство..., 2006).

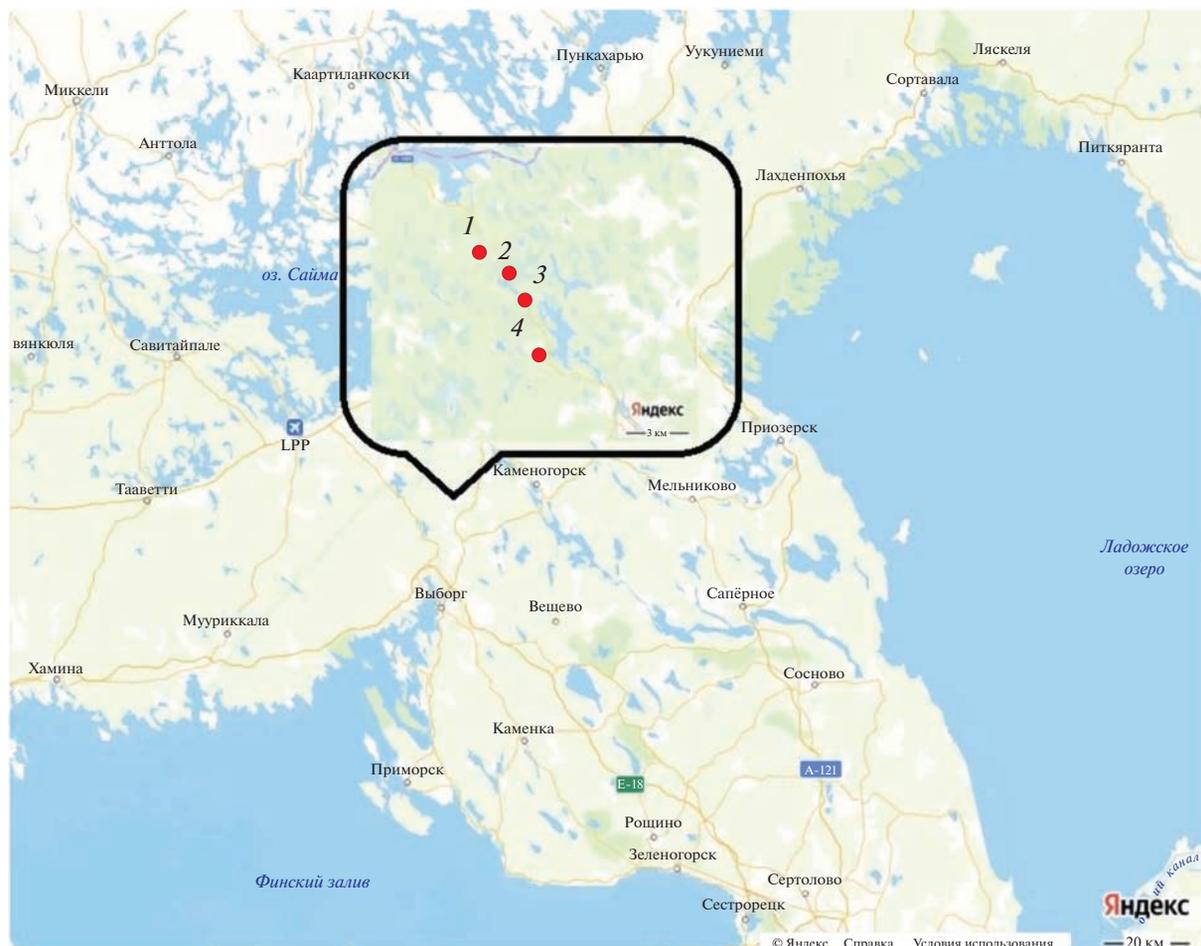


Рис. 1. Карта исследований распространения *P. leniusculus* в водоемах озерно-речной системы Сайменского канала в сентябре–октябре 2021 г. 1 – оз. Запрудное, 2 – оз. Большое Илистое, 3 – шлюз Илистое, 4 – оз. Большое цветочное. (<http://maps.yandex.ru>).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Pacifastacus leniusculus был обнаружен в северо-западной части оз. Запрудное, вдоль каменной дамбы искусственного происхождения. За период исследования поймано девять особей этого вида. Все экземпляры отловлены на прибрежном свале в полосе макрофитов. Фотографии раков в естественной среде (Доп. материал рис. S1).

По результатам наших исследований улавливаемую часть популяции в 2021 г. представляли особи промысловых размеров. Соотношение полов свидетельствует о доминировании самцов (♂ 88.9% : ♀ 11.1%).

Характерным признаком сигнального рака *P. leniusculus* считается наличие круглых белых с голубой каймой пятен на внешней стороне клешней между подвижным (дактилоподитом) и неподвижным (проподитом) пальцем (рис. 2а). Внешний вид американских сигнальных раков отличается от такового типичных представителей водных объектов Ленинградской обл. (рис. 2б)

Максимальные зарегистрированные размеры у отловленных особей – общая длина 17 см, масса – 122 г у самцов, 14.5 см и 59 г у самок соответственно. Общий улов раков составил 615 г.

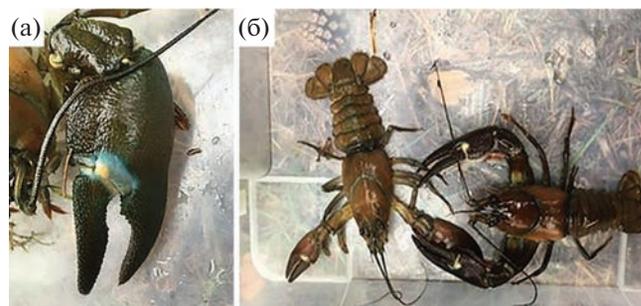


Рис. 2. Характерный таксономический признак на внешней стороне клешни (а) и внешний вид сигнальных раков *P. leniusculus* (б), выловленных в сентябре–октябре 2021 г. в оз. Запрудное.

У одной из пойманных особей была отмечена ржаво-пятнистая болезнь. Ее возникновению способствует травматизация животных, чрезмерная плотность популяций и загрязнение водоемов сточными водами (Раколовство..., 2006).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате исследований 2021 г. подтвержден факт наличия американского сигнального рака в донных сообществах озерно-речной системы Сайменского канала – в оз. Запрудное. Его обнаружение в бентоценозах исследуемой озерно-речной системы позволяет предположить, что вселение *P. leniusculus* в водные объекты Ленинградской обл. (Ладожское озеро) (Schletterer et al., 2012; Crayfish..., 2015; Tamulyonis, 2017) произошло из оз. Сайма, расположенного на территории Финляндии по системе озер и проток Сайменского канала и р. Вуокса. Дальнейшее расселение этого нового инвазивного вида по озерно-речной системе Сайменского канала, по-видимому, продолжится и в другие водные объекты Карельского перешейка. Учитывая факт, что *P. leniusculus* относится к эвригалинным формам и может существовать при солености воды до 25‰, вполне вероятно в будущем обнаружение его в водах Финского залива. По данным зарубежных коллег, условная скорость расселения сигнального рака достигает несколько километров в год (Bubb et al., 2004), следовательно, вселение его в воды Финского залива можно ожидать самое позднее к 2025 г.

Распространение американского сигнального рака в полосе макрофитов соответствует распространению нативных видов Astacidae (Раколовство..., 2006), что может приводить к сокращению популяции аборигенных речных раков. Кроме того, у двух из восьми пойманных самцов наблюдали отсутствие клешней, что свидетельствует о максимальной агрессивности и высокой конкурентоспособности *P. leniusculus* внутри популяции.

Учитывая, что неулавливаемая часть популяции в 10 раз больше улавливаемой (Цукерзис и др., 1974), можно предположить, что численность всей популяции *P. leniusculus* в обследованном озере достигает ~100 особей. Какой будет динамика роста численности нового инвазивного вида раков, и как скоро произойдет вытеснение естественных популяций раков из водоемов, находящихся в водосборах р. Вуокса, Сайменского канала, Ладожского озера и Финского залива предположить сложно. В дальнейшем это требует детального исследования и конкретной оценки по каждому водному объекту, способной изоляции от инвазивного чужеродного вида. Не менее важно также проанализировать возможное влияние *P. leniusculus* на гидробионтов в целом. Так, на примере *Procamburus clarkii* (Girard, 1852) было достаточно досто-

верно показано негативное влияние вселения этого вида раков в Цаохай (заболоченное место, расположенное в Гуйчжоу, Юго-Западный Китай) на погруженные растения, кольчатых червей, водных насекомых и земноводных (Li et al., 2022).

Выводы. На данный момент в бассейне озерно-речной системы р. Вуокса, а также в Сайменском канале присутствуют три вида речных раков. Непреложным фактом остается обнаружение нового чужеродного вида десятиногих ракообразных *P. leniusculus* в водных объектах Ленинградской обл.

Полученные данные могут быть использованы для создания (или пополнения) информационной базы по инвазивным видам для дальнейших аналитических исследований особенностей их жизненного цикла и репродукции, питания и миграционных перемещений, а также при прогнозировании экологической ситуации, оценки перспективности и целесообразности вовлечения их в промысел.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность за помощь при работе над статьей к.б.н. О.И. Мицкевич, сотрудникам Санкт-Петербургского филиала ВНИРО (“ГосНИОРХ” им. Л.С. Берга) А.В. Шацкому и О.Н. Сулопаровой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственной программы по теме 46 “Оценка состояния запасов и перспектив вовлечения в промысел недоиспользуемых промыслом водных биологических биоресурсов. Мониторинг распределения и численности чужеродных видов беспозвоночных”, подтеме 46.1 “Оценка состояния запасов и целесообразности вовлечения в промысел недоиспользуемых промыслом беспозвоночных внутренних вод. Мониторинг распределения и численности чужеродных видов беспозвоночных”. Этап 3. “ГосНИОРХ” им. Л.С. Берга” “Обследование водоемов Ленинградской обл. для оценки распределения и состояния запасов аборигенных и инвазивных видов ракообразных”.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Дополнительный материал (рис. S1) публикуется только в электронном формате на сайте <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru> и доступен по ссылке DOI: 10.31857/S0320965223050170.

Рис. S1. Фотография сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) (Decapoda: Astacidae) в естественной среде в Ленинградской обл., Россия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисов Р.Р., Ковачева Н.П., Чертопруд Е.С. 2011. Биология, воспроизводство и культивирование речных раков. М.: Изд-во ВНИРО.
- Гусев А.А., Ежова Е.Е., Гусева Д.О., Рудинская Л.В. 2012. Высшие раки (Malacostraca) водоемов Калининградской области // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод // Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г. Кострома: ООО Костр. печ. дом.
- Раколовство и раководство на водоемах европейской части России. Справочник. 2006. СПб.
- Терентьев А.Л. 1979. Особенности акклиматизации сигнального рака (*Pacifastacinae leniusculus* subfam.) в водоемах Литовской ССР // Биология речных раков водоемов Литвы. Вильнюс: Мокслас. С. 136.
- Тамуленис А.Ю. 2013. Промысловые запасы широкопалого рака (*Astacus astacus* L.) в водных объектах Ленинградской области по данным за 2009–2012 гг. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Матер. XXIX Межд. конф. (Мурманск, 27–29 марта 2013 г.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 295.
- Цукерзис Я.М. и др. 1974. Продуктивность изолированной популяции широкопалого рака в оз. Бяржюкас // Тр. АН Лит ССР. Сер. В. № 3 (67). С. 141.
- Цукерзис Я.М. 1989. Речные раки. Вильнюс: Мокслас.
- Bubb D.H., Thom T.J., Lucas M.C. 2004. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers // Freshwater Biol. V. 49. P. 357.
- Crayfish Biology and Culture. 2015. Vodňany: University of South Bohemia in České Budějovice.
- Erkamo E., Ruokonen T., Alapassi T. et al. 2010. Evaluation of crayfish stocking success in Finland // Freshwater Crayfish. V. 17. P. 77.
- Gherardi F. 2006. Bioinvasions in fresh waters and the Nero dilemma // Pol. J. Ecol. V. 54(4). P. 549.
- Gherardi F. 2013. Crayfish as Global Invaders: Distribution, Impact on Ecosystem Services and Management Options // Freshwater Crayfish. V. 19(2). P. 177.
- Jussila J., Maguire I., Kokko H., Makkonen J. 2015. Chaos and adaptation in the host-pathogen relationship in relation to the conservation: the case of the crayfish plague and the noble crayfish // Freshwater Crayfish: global overview. New Hampshire: Science Publishers.
- Li Qing, He B., Chen Y. et al. 2022. Factors inducing the crayfish *Procambarus clarkii* invasion and loss of diversity in Caohai Wetland // Inland Water Biol. V. 15. P. 446.
https://doi.org/10.1134/S199508292204040X
- Schletterer M., Füreder L., Bekker E.L. 2012. Crayfish in Russia: a review of distribution and ecology // Book of abstracts, International Association of Astacology 19, Innsbruck, Austria. P. 46.
- Petrusek A., Petruskova T. 2007. Invasive American crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) in the Morava River (Slovakia) // Biologia. № 63 (3). P. 356.
- Ruokonen T., Sjövik R., Erkamo E. et al. 2018. Introduced alien signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland – uncontrollable expansion despite numerous crayfisheries strategies // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. V. 419. P. 27.
- Tamulyonis A. 2012. Distribution of crayfish populations (*Astacus astacus* and *Pontastacus (A.) leptodactylus*) in the lakes of Leningrad region (according to the research of 2009–2011) // Book of abstracts, International Association of Astacology 19, Innsbruck, Austria. P. 101.
- Tamulyonis A. 2017. The invasive crayfish of the family Astacidae in the reservoirs of the Leningrad region // Book of abstracts, Invasion of alien species in Holarctic, Uglich–Borok, Russia. P. 127.
- Taylor C.A., Schuster G.A., Cooper J.E. et al. 2007. A reassessment of the conservation status of crayfishes of the United States and Canada after 10+ years of increased awareness // Fisheries. V. 32, Iss. 8, P. 372.
- Westman K., Pursiainen M. 1984. Introduction of the American crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland, impact on the native crayfish (*Astacus astacus*) // EIFAC Techn. Pap. 42, 2.
- Westman K. 2000. Comparison of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana), a species introduced into Finland, with the native species, *Astacus astacus* (L.), in allopatry and sympatry PhD Dissertation. University of Helsinki, Finland.

Finding of the American Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) in the Leningrad Region (Russia)

A. Yu. Tamulyonis^{1, *}, E. A. Stratanenko^{1, 2}, and Yu. A. Zuyev¹

¹Saint Petersburg Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, St.-Petersburg, Russia

²Federal State-Funded Budget Institution the Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, Russia

*e-mail: tamulyonis@yandex.ru

The American signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) was first found in the lake Zaprudnoye of the Saimaa Canal system between lake Saimaa (Finland) and Vyborgsky Bay (Russia). The Saimaa Canal belongs to a large lake-river network connecting the waters of the Gulf of Finland and Lake Ladoga. On this basis, a wide distribution of *P. leniusculus* is predicted in the water bodies of the Leningrad Region and the North-West of Russia as a whole. The captured part of the population was 9 individuals. The sex ratio in the population was significantly biased toward males: 8 ♂ and 1 ♀.

Keywords: american signal crayfish, cryfishes, *Astacus astacus*, *Pontastacus (A.) leptodactylus*, invasive-alien species, Saimaa canal, Zaprudnoye lake

УДК 595.371.13(282.247.211)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ИНВАЗИОННОЙ АМФИПОДЫ *Gmelinoides fasciatus* В БАССЕЙНЕ оз. ВОДЛОЗЕРО (РОССИЯ)

© 2023 г. И. А. Барышев*

Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия

*e-mail: i_baryshev@mail.ru

Поступила в редакцию 31.03.2023 г.

После доработки 18.04.2023 г.

Принята к публикации 18.05.2023 г.

Впервые зарегистрировано присутствие инвазионной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в водотоке бассейна оз. Водлозеро (р. Новгуда, приток р. Илекса), находящегося на территории национального парка “Водлозерский” (Северо-Запад России). Новый выявленный район обитания находится на значительном расстоянии от ранее известных, наиболее короткий путь по водным объектам – р. Илекса–оз. Водлозеро–р. Сухая Водла–р. Водла–оз. Онежское – достигает 180 км. Соответственно, возникают вопросы о пути и способе распространения инвазионного вида. Предлагается наряду с миграцией по водным объектам рассматривать и версию занесения амфиподы туристами, в частности рыбаками (со снаряжением или прикормкой). Рекомендовано подробное обследование литоральной зоны оз. Водлозеро для определения масштабов расселения вселенца.

Ключевые слова: инвазии, *Gmelinoides fasciatus*, зообентос, особо охраняемые природные территории, распространение

DOI: 10.31857/S0320965223050054, **EDN:** REUKME

Широкое расселение инвазионных видов в настоящее время считается одной из глобальных угроз (Walther et al., 2009; Schlaepfer et al., 2010; Дгебуадзе и др., 2018). Амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), нативным ареалом которой является оз. Байкал, отличается высокой экологической пластичностью. В последние десятилетия она широко распространилась по водоемам европейской части России и достигла большого обилия в литоральной зоне Ладожского и Онежского озер (Березина, Панов, 2003; Барбашова и др., 2021). В местах инвазии этот вид – важнейший фактор трансформации прибрежных сообществ (Berezina et al., 2009; Кауфман, 2011; Курашов и др., 2012). Вместе с тем, в озерах бассейна Онежского озера *G. fasciatus* ранее не находили (Куликова, Рябинкин, 2015; Савосин, Кучко, 2018 и др.).

Национальный парк “Водлозерский” – один из крупнейших в мире резерватов дикой природы. На огромной территории парка находят убежище многие исчезающие виды животных и растений. Большую роль в сохранении биоразнообразия этой охраняемой территории играет оз. Водлозеро и впадающие в него реки. Зообентос оз. Водлозеро ранее изучали неоднократно. В его составе было выявлено >100 видов, в том числе ракообразные *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863 и *Pallaseopsis quadrispinosa* (G.O. Sars, 1867) (Пет-

рова, Кудерский, 2006; Оценка..., 2006), однако *Gmelinoides fasciatus* не находили. Не распространен этот вид и в реках бассейна Онежского озера (Барышев, 2023). Упомянуты только единичные находки в приустьевых зонах рек, впадающих в Онежское озеро, не далее 1.7 км от устья (Baryshev, 2021).

В ходе исследования макрозообентоса рек бассейна оз. Водлозеро 28.07.2022 г. в р. Новгуда (приток р. Илекса, 62°32'38" с.ш., 37°01'40" в.д.) выловлено три особи *G. fasciatus*, не достигшие половой зрелости. Площадь облова была равна 0.12 м². Биотоп представлял собой речной пережат с глубиной 0.3 м и скоростью течения 0.2 м/с. В составе грунта преобладала галька. Процентное покрытие мха *Fontinalis* sp. ~50%.

Видовое определение проводили в лаборатории по: (Определитель..., 2016). От широко распространенного в оз. Водлозеро *Gammarus lacustris* этот вид отличается 1-члениковым жгутиком антенны I (рис. 1а) и укороченной внутренней ветвью уропода III (рис. 1б). Это первая находка *Gmelinoides fasciatus* в водных объектах бассейнов р. Водла и оз. Водлозеро.

Обнаружение в бассейне оз. Водлозеро инвазионного вида *G. fasciatus* следует считать тревожным знаком. По-видимому, в настоящее время его численность невелика. Однако известно, что

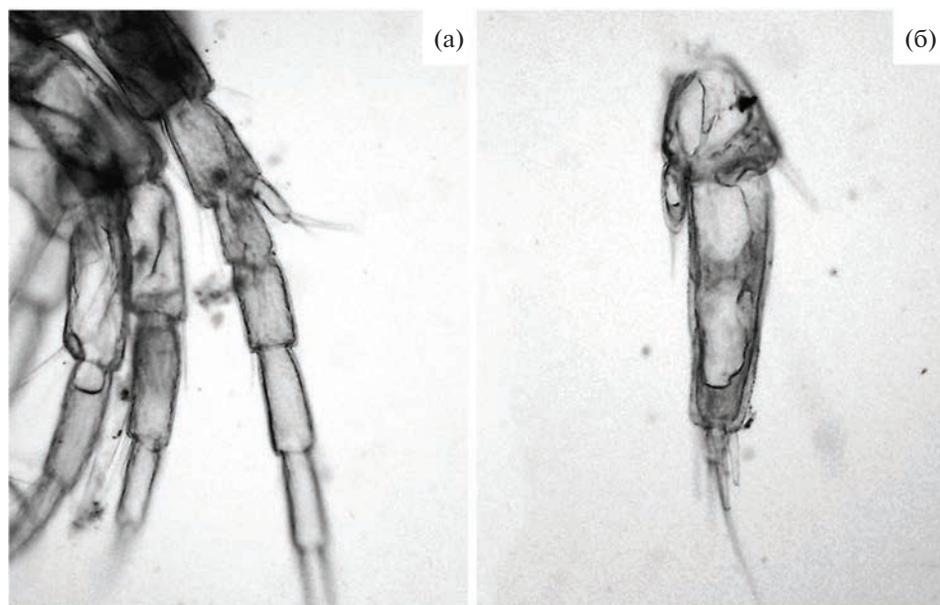


Рис. 1. Признаки экземпляров, выловленных в р. Новгуда в 2022 г.: а – добавочный жгутик антенны I, б – уropод III.

после проникновения в водоем этот вид может быстро расселяться по литорали (Березина, Панов, 2003; Барбашова и др., 2021). Достигая большого обилия в литоральных сообществах, *G. fasciatus* полностью вытесняет аборигенного *Gammarus lacustris* и других амфипод (Березина, Панов, 2003). Вместе с тем, по данным (Курашов и др., 2012), массовое размножение *Gmelinoides fasciatus* происходит за счет занимания свободной экологической ниши и использования почти не потреблявшихся ранее трофических ресурсов. По данным этих авторов, несмотря на интенсивную трансформацию экосистемы озера (на примере Ладожского), ситуацию нельзя трактовать как крайне неблагоприятную. Тем не менее, учитывая большое значение Национального парка “Водлозерский” в сохранении биоразнообразия, следует проводить мониторинговые исследования расселения этого инвазионного вида в оз. Водлозеро и реках его бассейна.

Поскольку *G. fasciatus* обнаружен на значительном расстоянии от Онежского озера, где он широко распространен, возникают вопросы о пути и способе его распространения. Обычно авторы предполагают миграцию по водным объектам (Березина, Панов, 2003; Кауфман, 2011). Однако, в случае с находкой *G. fasciatus* в притоке р. Илекса этот способ распространения не представляется наиболее вероятным. Наиболее короткий путь по водным объектам (р. Илекса—оз. Водлозеро—р. Сухая Водла—р. Водла—оз. Онежское) равен 180 км. При этом, по нашим не опубликованным данным, в настоящее время в реках Водла, Сухая Водла и Вама этот вид не обитает (по

крайней мере, массово). Нет об этом данных и в литературных источниках. Вместе с тем, Национальный парк “Водлозерский” ежегодно принимает большое количество туристов, в частности рыбаков. Соответственно, при поиске путей расселения этого инвазионного вида можно рассматривать и версию о занесении его туристами — со снастями, снаряжением или прикормкой.

По результатам проведенной работы рекомендуется подробное обследование литоральной зоны оз. Водлозеро для уточнения полученных данных и определения масштабов расселения вселенца.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен сотрудникам Национального парка “Водлозерский” и персонально Е.В. Кулебякиной за помощь в организации исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания Института биологии Карельского научного центра РАН FMEN-2022-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барбашова М.А., Трифонова М.С., Курашов Е.А. 2021. Особенности пространственного распределения инвазивных видов амфипод в литорали Ладожского озера // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 13.
- Барышев И.А. 2023. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.

- Березина Н.А., Панов В.Е. 2003. Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежское озеро // Зоол. журн. Т. 82. № 6. С. 731.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Петрозян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Кауфман З.С. 2011. Некоторые вопросы формирования фауны Онежского и Ладожского озер: Краткий обзор // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 64.
- Куликова Т.П., Рябинкин А.В. 2015. Зоопланктон и макрозообентос малых водоемов разных типов ландшафтов южной Карелии // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 6. С. 47.
<https://doi.org/10.17076/bg25>
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В. и др. 2012. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера // Росс. журн. биол. инвазий. № 2. С. 87.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. 2016. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Оценка современного состояния и динамики экосистемы Водлозера в условиях изменившегося гидрологического режима. 2006. Петрозаводск: Ин-т водных проблем Севера Карельск. науч. центра РАН.
- Петрова Л.П., Кудерский Л.А. 2006. Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Савосин Е.С., Кучко Я.А. 2018. Зоопланктон и зообентос озера Гимольское (Западная Карелия) // Рыбов. и рыбн. хоз. № 8 (151). С. 23.
- Baryshev I.A. 2021. Finding of the Invasive Amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) in Watercourses of the Lake Onega Basin // Rus. J. Biol. Invasions. V. 12. № 4. P. 337.
<https://doi.org/10.1134/S2075111721040020>
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E. 2009. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // Boreal Environ. Res. V. 14. P. 404.
- Schlaepfer M.A., Sax D.F., Olden J.D. 2010. The Potential Conservation Value of Non-Native Species // Conserv. Biol. V. 25. P. 428.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x>
- Walther G.R., Roques A., Hulme P.E. et al. 2009. Alien species in a warmer world — risks and opportunities // Trends in Ecol. and Evol. V. 24. P. 686.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>

First Find of the Invasive Amphipod *Gmelinoides fasciatus* in the Basin of Lake Vodlozero (Russia)

I. A. Baryshev*

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

*e-mail: i_baryshev@mail.ru

For the first time, the presence of the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) was established in the watercourse of the basin of Lake Vodlozero (Novguda River, a tributary of the Ileksa River), which is located on the territory of the National Park “Vodlozersky” (North-West Russia). The new habitat is at a considerable distance from the previously known ones. The shortest route through water bodies (Ileksa River–Vodlozero Lake–Sukhaya Vodla River–Vodla River–Onega Lake) is about 180 km. This raises questions about the path and mode of spread of the invasive species. Along with migration through water bodies, it is proposed to consider the version of introduction of amphipods by tourists, in particular fishermen, with equipment or bait. A detailed survey of the littoral zone of Lake Vodlozero is recommended to determine the extent of the invasive settlement.

Keywords: invasions, *Gmelinoides fasciatus*, zoobenthos, protected areas, distribution

УДК 595.34:575(282.256.3)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ *Harpacticella inopinata* (Harpacticoida, Copepoda) ИЗ оз. БАЙКАЛ И р. ЕНИСЕЙ (РОССИЯ)

© 2023 г. Е. Б. Фефилова^{а, *}, Е. И. Попова^а, Т. Ю. Майор^б, А. А. Новиков^с,
И. О. Велегжанинов^а, М. А. Голубев^д, А. С. Бакашкина^д

^аИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

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

^сКазанский федеральный университет, Казань, Россия

^дСыктывкарский государственный университет им. Питиримы Сорокина, Сыктывкар, Россия

*e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 28.10.2022 г.

После доработки 21.12.2022 г.

Принята к публикации 26.12.2022 г.

Представлены результаты исследований морфологии и генетики байкальского субэндемика — гарпактикоиды *Harpacticella inopinata* Sars, 1908. Материалом послужили сборы 1969, 2017–2022 гг. из южной части оз. Байкал и р. Енисей в черте г. Красноярск. Показано, что морфологическая изменчивость внутри вида сильнее всего проявлялась в строении экзоподита антенны, числе пор и сенсилл на интегументе торакальных сомитов. Генетическая изменчивость исследованной выборки *H. inopinata* описывается тремя кладами со средним расстоянием между ними 0.24, генетические дистанции между особями внутри обнаруженных генетических групп не превышали 0.005. Показано, что *H. inopinata* из географически удаленных местообитаний (оз. Байкал и р. Енисей) образуют единую морфологическую и генетическую группу. Анализ генетического разнообразия *H. inopinata* подтверждает относительно недавнее байкальское происхождение вида в р. Енисей, вероятно, связанное с антропогенным вселением.

Ключевые слова: байкальские гарпактикоиды, морфологическая изменчивость, генетическая неоднородность вида, географическое распространение, генетический маркер (COI), филогенетическое дерево, гаплотипическая сеть

DOI: 10.31857/S0320965223050066, EDN: ZRTLPO

ВВЕДЕНИЕ

Из всех указанных для оз. Байкал гарпактикоид большинство видов принадлежит сем. Canthocamptidae, и только один вид — *Harpacticella inopinata* (Sars, 1908) — относится к сем. Harpacticidae, преимущественно морскому. Сугубо пресноводные Harpacticidae ограничены родом *Harpacticella*, узко распространенным в Восточной Азии (Lee et al., 2014). В оз. Байкал *H. inopinata*, встречающаяся по всему периметру озера и от уреза воды до глубин 20 м, — наиболее массовый представитель гарпактикоид и ракообразных (Окунева, Евстигнеева, 2001). Кроме оз. Байкал, *H. inopinata* отмечена в реках Ангара и Енисей, Иркутском и Братском водохранилищах, где также достигает высокой численности. По-видимому, высокое развитие популяций во всех местообитаниях вида связано с его биологическими особенностями: широким спектром питания, эвритермностью, обитанием на различных типах донных грунтов, особенностями пре-

копулятивного поведения (Окунева, 1989; Evstigneeva, 1993). Большое значение *H. inopinata* в сообществах байкальской мейофауны способствовало тому, что постэмбриональное развитие и популяционная динамика вида, его экология достаточно хорошо изучены; выявлена немалая роль *H. inopinata* в питании личинок байкальских рыб (Окунева, 1989). В ходе этих исследований сформировалось предположение (Евстигнеева, Собакина, 2008), что в озере обитает несколько видов рода *Harpacticella*: были выявлены отличия рачков от типового материала, собранного в западной части озера (бух. Песчаная, 52°15'28" с.ш., 105°42'15" в.д.). Эти отличия проявлялись в вооружении экзоподита антенны, первой плавательной конечности и каудальных ветвей. Для решения проблемы разделения возможных сестринских видов *Harpacticella* актуально детальное морфологическое изучение и молекулярно-гене-

Таблица 1. Материалы морфологических и генетических исследований *Harpacticella inopinata*

Место сбора	Координаты		Дата сбора	n, экз.	
	с.ш.	в.д.		морфол.	генетич.
оз. Байкал, “Утулик—Мурино”	51°33'14”	104°03'40”	18.06.1969	10♀♀, 5♂♂	—
оз. Байкал, пос. Листвянка	51°50'29”	104°53'06”	10.10.2017, 18.05.2022	10♀♀, 5♂♂	5♀♀
оз. Байкал, пос. Большие Коты	51°54'01”	105°03'47”	03.06.2018, 04.06.2018	10♀♀, 5♂♂	3♀♀
р. Енисей	55°59'24”	92°47'49”	09.06.2021, 31.07.2021, 19.05.2022	12♀♀, 5♂♂	4♀♀

Примечание. “—” — проба отсутствует, n — число особей.

тический анализ *H. inopinata* из оз. Байкал и других водных объектов.

Цель работы — дать морфологическую характеристику *H. inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей для анализа изменчивости вида; определить уровень генетических различий вида в двух водных объектах на основании анализа последовательностей варибельного фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследований послужили особи *Harpacticella inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей, а также пять проб зообентоса из р. Лена. Материал из оз. Байкал включал гарпактикоид из коллекции формалиновых проб Зоологического музея Московского гос. университета им. М.В. Ломоносова, собранных в 1969 г. в районе “Утулик—Мурино” (участок акватории вдоль юго-восточного побережья от пос. Утулик до ст. Мурино) и сборов авторов из окрестностей пос. Листвянка и пос. Большие Коты (юго-западная часть оз. Байкал) в 2017–2022 гг. (табл. 1). Все пробы собирали с берега сачком на глубине 0.2–0.3 м или драгой (в пос. Большие Коты) с глубины 0.5–1 и 20 м. Материал из р. Енисей отбирали в черте г. Красноярск в 2021–2022 гг., пробы из р. Лена — в районе пос. Качуг (54°0'27” с.ш., 105°47'4” в.д., 53°56'40” с.ш., 105°53'0” в.д.) 28 июля 2022 г.

Для морфологического исследования рачков фиксировали в 4%-ном формалине, для генетического — в 96%-ном этиловом спирте и хранили в морозильной камере при температуре –20°C. Всего проанализировано 30 самок и 20 самцов из формалиновых проб и 12 самок из спиртовых.

Для идентификации видов использовали ключи и описания Сарса (Sars, 1908), Е.В. Боруцкого (1952), Г.Л. Окуневой (1989). Морфологию рачков исследовали с помощью микроскопов Leica DM 4000 B (Германия) и LOMO Микмед 2 (Россия).

При изучении морфологии особое внимание обращали на строение антенн (A2) самки, торакальных конечностей (P1–P5), каудальных ветвей самцов и самок *H. inopinata* из спиртовых и

формалиновых проб, кроме того, на строение интегумента торакальных сомитов II–IV. Рисунки выполняли с помощью рисовального устройства, обрабатывали в программах Adobe Photoshop CS3 Extendet и Xara Photo & Graphic Designer 6. Рисунки торакальных сомитов делали поверх фотографий на бумаге или в программе Inkscape. Изучен интегумент торакальных сомитов трех самок: двух из р. Енисей и одной из оз. Байкал (пос. Листвянка).

Для анализа генетического разнообразия гарпактикоид использовали фрагмент гена первой субъединицы цитохромоксидазы митохондриальной ДНК (COI). Выделение ДНК, получение и обработка ПЦР-продуктов проводили в Центре коллективного пользования “Молекулярная биология” Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по протоколу, ранее опубликованному в работе (Kochanova et al., 2018). Выделение ДНК осуществляли в один этап инкубацией образца в растворе, содержащем хелатирующий агент Chelex 100 и протеиназу К. При выделении ДНК не проводили механического разрушения образца, поэтому после генетического исследования повторно изучали морфологию экзоскелета рачков, сохраненных в растворе Chelex 100. Для амплификации участка гена COI использовали прямой и обратный универсальные праймеры, разработанные для беспозвоночных организмов: HCO 2198 (5' TAAACTTCAGGGT-GACCAAAAATCA 3') (Folmer et al., 1994) и LCO 1384 (5' GGTCATGTAATCATAAAGATATTGG 3') (Machida et al., 2004). Продукт ПЦР реакции подвергали электрофорезу. Ампликоны из агарозного геля очищали с помощью набора реактивов “Cleanup S-Cap” (Евроген, Россия). Секвенирование образцов ДНК большинства особей (10 экз.) проводили в ЦКП “Геном” Института молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта РАН (Москва), два образца (из р. Енисей) — в Лаборатории молекулярной систематики и экологии Финского музея естественной истории (Хельсинки, Финляндия).

Полученные нуклеотидные последовательности выравнивали с применением алгоритма ClustalW и анализировали в программном пакете

Mega 11.0. Филогенетическое древо с расчетом бутстреп-поддержек узлов ветвления (1000 репликаций) строили по алгоритму UPGMA с применением трехпараметрической модели Тамуры-Нея (Tamura, Nei, 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В пробах из оз. Байкал и р. Енисей *H. inopinata* встречается в массе. В пробах из оз. Байкал это был единственный из гарпактикоид вид, в июле 2021 г. в пробе из р. Енисей кроме *H. inopinata* обнаружены также представители сем. Canthocamptidae: *Mar-aenobiotus insignipes* (Lilljeborg, 1902) и *Moraria mrazeki* Scott, 1903. В р. Лена *H. inopinata* не была найдена.

Морфологическое описание. Исследованные особи *H. inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей имели в целом сходное строение по всем обследованным морфологическим признакам. Размеры рачков варьировали от 850 до 1100 мкм. Форма тела самок и самцов характеризовалась как “циклоподного типа” – цефалосома и торакальные сегменты были шире относительно абдоминальных сегментов почти вдвое (рис. 1а). Антеннулы самок не достигали середины длины цефалосомы, рострум – крупный, широкий, слитый с цефалосомой. Конечности P2–P4 одинакового строения у самок и самцов, плавательного типа, P1 хорошо выраженного хватательного типа (рис. 1б, 1в) – конечные членики экзоподита и эндоподита несли серповидно-изогнутые шипы. Анальная пластинка отсутствовала. Каудальные ветви (рис. 1а, 1л) короткие, квадратные, средняя апикальная каудальная щетинка длинная, такой же длины, как все тело, внешняя – в три раза короче внутренней. Ниже приведено описание некоторых более детально исследованных нами морфологических структур *H. inopinata* и комментарии по их изменчивости.

Экзоподит A2 (рис. 1д–1к) двухчлениковый (рис. 1д, 1з) или неясно двухчлениковый (рис. 1е, 1ж, 1и, 1к). Первый членик вооружен дистально оперенной шипообразной щетинкой, второй членик – неоперенной тонкой щетинкой на середине внутреннего края и несколькими короткими шипиками и одной более длинной щетинкой на конце, а также оперенным шипом, длина которого в 2–2.5 раза превышает длину апикальной щетинки. Изменчивость экзоподита A2 проявлялась у исследованных особей в числе коротких шипиков на конечном членике (от одного до четырех). Кроме того, четыре самки из оз. Байкал у пос. Листвянка имели дополнительно 4–6 тонких длинных шипиков на середине первого членика экзоподита A2 (рис. 1ж). Доля таких самок в числе всех обследованных из оз. Байкал была 13%, из оз. Байкал у пос. Листвянка – 40%. Строение экзоподита A2 у байкальских *H. inopinata* в целом было более вариабельным, чем у енисейских

(рис. 1и, 1к). У самок из р. Енисей эта структура была неясно двухчлениковой без дополнительных шипиков на поверхности первого (неясно отчлененного) сегмента.

Первая пара ног (рис. 1б) с трехчлениковыми экзоподитом и эндоподитом. Эндоподит короче экзоподита, несет длинную щетинку на внутреннем крае первого членика и изогнутый голый шип и щетинку апикально на дистальном (третьем) членике. Экзоподит с одной короткой щетинкой на внешнем крае первого членика и второго членика. Внутренний дистальный конец второго членика экзоподита несет короткую тонкую щетинку. Конечный членик экзоподита (рис. 1в) очень короткий, неясно отчленен от второго членика и вооружен четырьмя когтеобразными шипами, из которых внутренний самый длинный, внешний – самый короткий. Внешний дистальный угол второго членика экзоподита P1 оттянут в короткий, цилиндрической формы, вырост. У большинства проанализированных нами особей этот вырост гладкий, у одной из самок (из “Утулик–Мурино”) вырост снабжен очень мелкими шипиками (рис. 1г).

Пятая пара ног самки двухчлениковая, внутренняя лопасть базиэндоподита длиннее экзоподита, трапецевидная, с пятью щетинками, из которых вторая от внешнего края – самая длинная. Экзоподит овальный, с пятью щетинками, из которых первая от внутреннего края самая длинная. Внешний и внутренний края экзоподита и лопасти базиэндоподита покрыты тонкими шипиками. Базиэндоподит P5 самца сильно редуцирован, представляет собой очень тонкую слитую медиально пластинку, вооруженную с каждой стороны одной неоперенной латеральной щетинкой. Экзоподит P5 самца квадратный, вооружен тремя голыми щетинками. P6 самца в виде небольшой лопасти, несет три длинных щетинки, из которых внутренняя оперена. Строение P5 сходно у всех проанализированных особей, за исключением одной самки из оз. Байкал (пос. Листвянка), которая имела на внешнем крае лопасти правой P5 дополнительную вооруженную щетинку.

Все щетинки на каудальных ветвях самок и самцов *H. inopinata* хорошо развиты. Изменчивость в строении каудальных ветвей наблюдалась в числе шипиков над апикальными каудальными щетинками (рис. 1л). Эти шипики всегда присутствовали.

Изучение интегумента торакальных сомитов *H. inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей показало наличие до 18 пар сенсилл и 16 пар пор на сомите II, до 17 пар сенсилл и 10 пар пор на сомите III, до 12 пар сенсилл и 7 пар пор на сомите IV (рис. 2а). Из них 4–5 пар сенсилл и 1–4 пары пор были крупнее и более заметны, остальные – более мел-

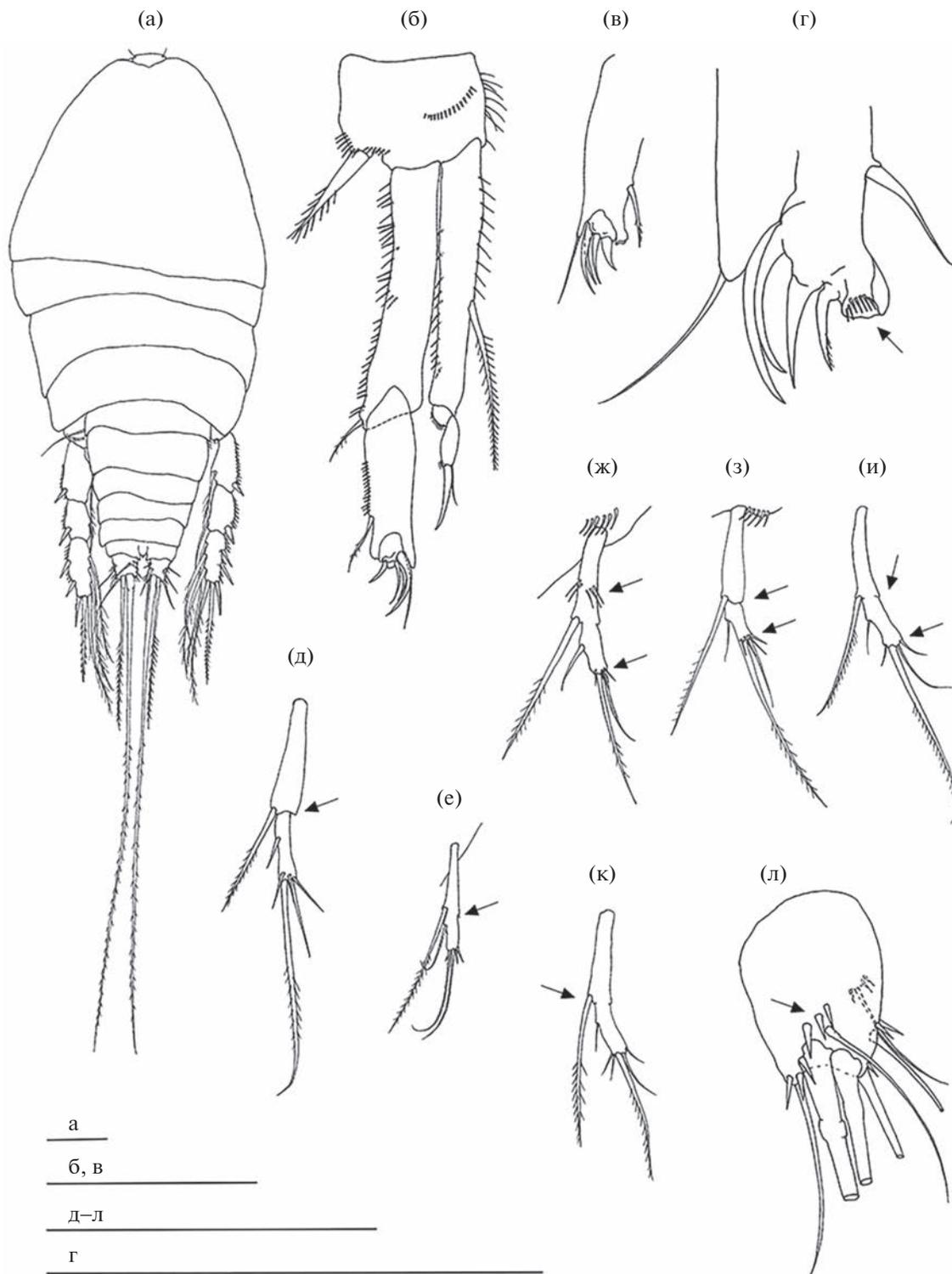


Рис. 1. Изменчивые признаки самки *Harpacticella inopinata*: а – общий вид дорсально; б – P1; в, г – дистальный членок экзоподита P1; д–к – экзоподит A2; л – каудальная ветвь дорсально; а–в, з – из оз. Байкал, “Утулик–Мурино”; г–ж, л – оз. Байкал, пос. Листвянка; и, к – р. Енисей. Стрелками показаны изменчивые признаки. Масштаб: 100 мкм.

кие, едва различимые. Изменчивость в числе этих структур проявлялась между особями из одного водоема (р. Енисей) (рис. 2б, 2в) и разных

(оз. Байкал и р. Енисей) (рис. 2б–2г). У всех обследованных особей присутствовала асимметрия в числе пор и сенсилл и их расположении на пра-

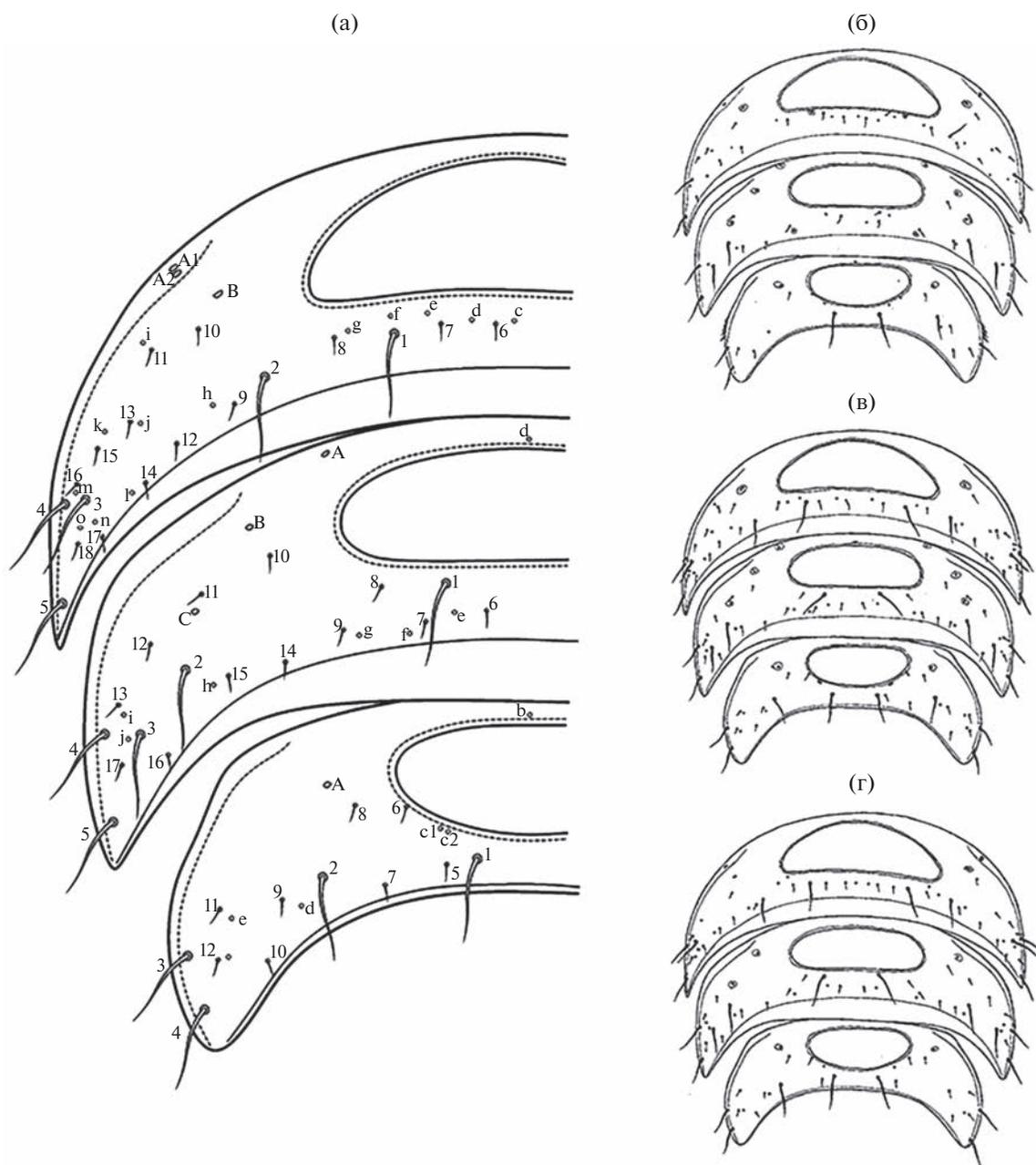


Рис. 2. Строение интегумента II–IV торакальных сомитов *Harpacticella inopinata*: а – реконструкция максимального числа пор и сенсилл; б, в – из р. Енисей; г – оз. Байкал, пос. Листвянка. Цифрами обозначены номера сенсилл, буквами – поры.

вой и левой сторонах сомитов. На основе анализа интегумента торакальных сомитов построена реконструкция максимально возможного числа пор и сенсилл на них у *H. inopinata* (рис. 2а).

Генетические дистанции. Выполнено секвенирование варибельного фрагмента гена COI восьми особей *H. inopinata*, отловленных в оз. Байкал и четырех особей из р. Енисей в черте г. Красноярск. Полученные нами последовательности занесены в GenBank под номерами: ОР093570–

ОР093573 (р. Енисей) и ОР413644, ОР413645, ОР413647–ОР413654 (оз. Байкал). Анализ последовательностей свидетельствует о сложной внутривидовой генетической структуре *H. inopinata* в оз. Байкал. Образцы разделились на три клады (рис. 3), отдаленные между собой генетическим расстоянием 0.21–0.25 по модели Тамуры–Нея. При этом генетические дистанции между особями внутри обнаруженных генетических групп не превышали 0.005. Обнаруженные генетические

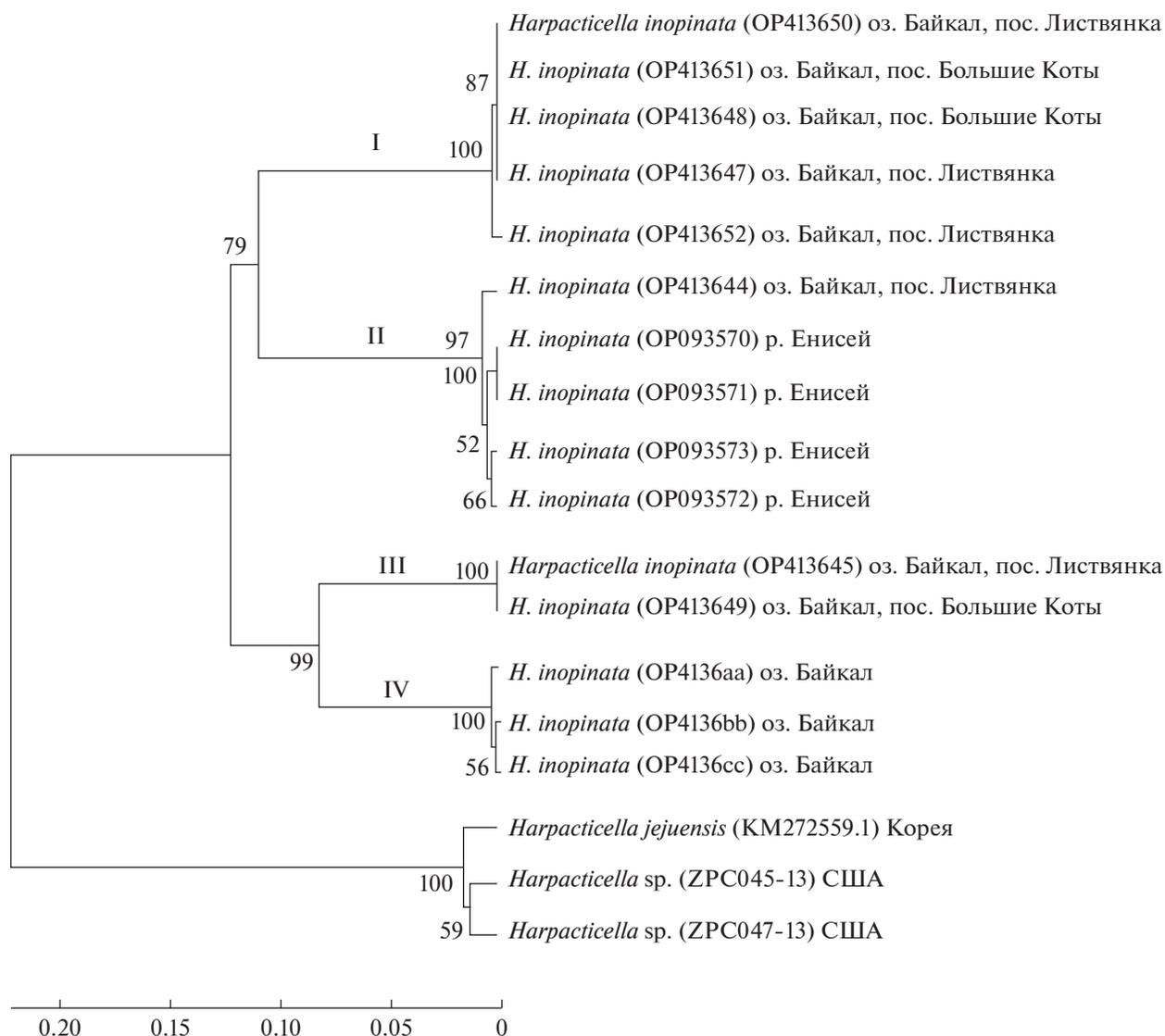


Рис. 3. Результаты филогенетического анализа *Harpacticella inopinata*, выполненного методом максимального правдоподобия с использованием модели Тамуры-Нея, на основе последовательности нуклеотидов фрагмента митохондриального гена COI. I–III – номера клад. В скобках указаны номера регистрации в GenBank. В качестве внешней группы использованы данные из GenBank по другим представителям рода *Harpacticella*.

группы не разделились по месту сбора материала внутри озера. Так, клады I и III образованы особями из пос. Листвянки и Больших Котов, клада II – особью из пос. Листвянки и р. Енисей.

Четыре особи из р. Енисей оказались генетически схожи между собой (максимальная дистанция составила 0.01) и образовали единую кладу с одной особью из оз. Байкал (средняя генетическая дистанция между одной особью из оз. Байкал и всеми особями из р. Енисей – 0.015), которая, по-видимому, представляет отдельную внутривидовую генетическую группу *H. inopinata* в оз. Байкал. На гаплотипической сети (рис. 4) проиллюстрировано время расхождения гаплотипов внутри оз. Байкал, определенное по числу накоп-

ленных между ними мутаций. Показано, что оно значительно превышает сроки дифференциации енисейской группы от одной из байкальской.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследования *H. inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей показали ее соответствие первоописанию вида (Sars, 1908) по большинству признаков. Расхождения проанализированных нами особей с первоописанием наблюдали в строении экзоподита A2. Согласно Сарсу (Sars, 1908), этот двухчлениковый придаток с тремя щетинками – одной на первом членике и двумя на втором; согласно Е.В. Боруцкому (1952), экзоподит A2

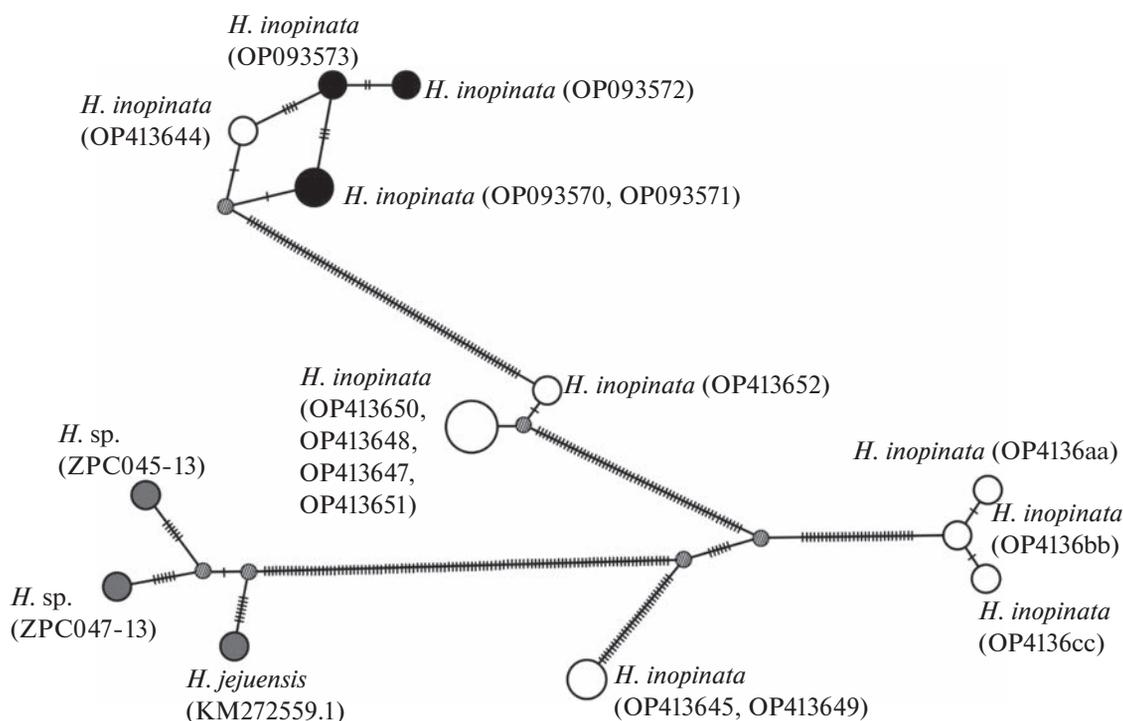


Рис. 4. Гаплотипическая сеть *Harpacticella inopinata*, построенная на основе анализа последовательности нуклеотидов фрагмента митохондриального гена COI. В скобках указаны номера регистрации в GenBank. Черные кружки – гаплотипы из р. Енисей, белые – гаплотипы из оз. Байкал, серые – внешняя группа. Черточками обозначено число мутаций между гаплотипами.

H. inopinata (из оз. Байкал) несет на конечном членике три щетинки; в работе Окуневой (1989) вооружение этой конечности не описано. Таким образом, нами дополнено описание вида уточнением признаков экзоподита A2, показана высокая изменчивость этой структуры, особенно в оз. Байкал. Наблюдаемая нами изменчивость и в числе члеников экзоподита A2, и в его вооружении может объяснить несоответствия друг другу ранних его описаний. Возможно, что в других частях ареала *H. inopinata* присутствуют особи с иным строением экзоподита A2, дополняющим картину изменчивости вида по этому признаку. При дальнейшем анализе, основанном на большем материале, учет различий в строении A2 может способствовать уточнению таксономии *H. inopinata*.

Другими признаками, дополняющими морфологическую характеристику *H. inopinata*, стали впервые для вида изученное нами число и расположение пор и сенсилл на торакальных сомитах. У других представителей Harpacticoida эти признаки интегумента видоспецифичны, и их анализ может служить для идентификации близких таксонов или морфологического разделения экологических групп, привлекаться при филогенетических построениях (Karanovic, Kim, 2014; Karanovic, 2017; Seifried, Dürbaum, 2000; Karanovic et al., 2018). Од-

нако широкого распространения такие исследования не получают из-за методических сложностей – работа по распознаванию пор и сенсилл интегумента таких мелких организмов как гарпактикоиды требует особенного уровня микроскопии. По нашим данным, на торакальных сомитах *H. inopinata* имеется относительно много пор и сенсилл, причем помимо элементов, сопоставимых по размеру с таковыми у представителей других семейств (Canthocamptidae (Novikov, Sharafutdinova, 2022), Heteropsyllidae (Novikov, Sharafutdinova, 2021), Miraciidae (Karanovic, Cho, 2014)), большинство из них очень мелкие. Такая особенность наряду с выявленной нами достаточно высокой изменчивостью в строении интегумента затрудняет применение связанных с ним признаков для изучения внутривидовой структуры и морфологической идентификации клад *H. inopinata*. Однако, безусловно, они могут быть использованы для дальнейших аналогичных исследований *Harpacticella*, например, другого рода сем. Harpacticidae – *Tigriopus* (Karanovic et al., 2018). Нами обнаружено, что состав интегументальных элементов свободных торакальных сомитов в целом очень схож у *H. inopinata* из р. Енисей и оз. Байкал.

Таким образом, по морфологическим признакам енисейская популяция *H. inopinata* образует

общую группу морфотипов вида с байкальскими. Генетический анализ также свидетельствует, что енисейская популяция очень близка к одному из байкальских гаплотипов *H. inopinata*. Генетические дистанции между ними были ниже, чем расстояния между географически разобщенными генетическими группами некоторых палеарктических видов гарпактикоид сем. *Canthocamptidae* (Kochanova et al., 2021): *Canthocamptus staphylinus* Jurine (0.028–0.036), *Attheyella crassa* (Sars) (0.013–0.065). Высокий уровень полиморфизма и генетическое разнообразие *H. inopinata* в озере показано не только нами, но и другими исследователями (Kochanova et al., 2022). Как и для других байкальских беспозвоночных, высокие значения генетических дистанций гена COI у *H. inopinata* могут свидетельствовать о древности вида и/или ускоренном темпе его эволюции (Mayor et al., 2010; Karanovic, Sitnikova, 2017; Martin et al., 2019). Также это может служить подтверждением байкальского происхождения вида и позднем его расселении в бассейне р. Енисей. Если принять, что вселение в р. Енисей *H. inopinata* произошло из оз. Байкал, то интересны механизмы попадания этой гарпактициды за почти тысячу километров от материнской популяции.

Ранее отмечен “поразительный факт”, что “...столь экологически пластичный вид ...не встречается в соседних с Байкалом водоемах” (цит. по: (Окунева, Евстигнеева, 2001, с. 488–489)). Имелись в виду многочисленные впадающие в озеро реки и изолированные озера по его побережью, а также р. Лена, чей исток расположен всего в нескольких километрах от оз. Байкал. Такие особенности распространения *H. inopinata* выделяют этот вид среди байкальских гарпактикоид, подавляющее большинство из которых (>80%) эндемичны для озера, остальные, обитающие в ссорах (заливах) и местах впадения в оз. Байкал рек и ручьев, имеют самое широкое распространение в Палеарктике (Окунева, 1989; Окунева, Евстигнеева, 2001).

По нашему мнению, особенности распространения *H. inopinata* связаны, со следующими биологическими характеристиками вида. Установлено (Окунева, 1989), что в оз. Байкал рачки развиваются круглогодично без диапаузы,¹ что, по видимому, ограничивает возможность преодоления ими участков суши, используя известный для пресноводных гарпактикоид механизм расселения на латентных стадиях птицами (Frisch et al., 2007) и рыбами (Bartholme et al., 2005). В то же

¹ По этой причине, вероятно, роль размера и морфометрии особей в согласовании морфологических признаков и генетических клад ограничена, поскольку в большой степени эти признаки могут зависеть от условий питания, скорости роста и созревания особей различных генераций *H. inopinata* (комментарий авторов).

время, *H. inopinata* хорошо плавает, но ее науплиусы ведут бентический образ жизни, передвигаясь и питаясь в литорали оз. Байкал на нитчатых водорослях родов *Ulothrix*, *Didymosphenia* и *Cladophora*, выживаемость науплиусов низкая (Окунева, 1989). Таким образом, успех колонизации видом новых местообитаний может быть связан с выживаемостью в них науплиусов на подходящем растительном субстрате.

Показано (Lake Baikal..., 1998; Shulepina et al., 2013; Порфирьев и др., 2021), что несколько десятков таксонов макробеспозвоночных (черви, амфиподы, амфибиотические насекомые и др.), субэндемиков оз. Байкал, имеют сходное с *H. inopinata* распространение – оз. Байкал и юг Енисейского бассейна, и отсутствуют, например, в р. Лена. Однако разнообразие этой фаунистической группы последовательно снижается при удалении от озера, оказываясь наибольшим в верхнем течении р. Ангара и наименьшим в р. Енисей. В результате специальных генетических исследований для некоторых байкальских субэндемиков доказано, что вселение их в бассейн р. Ангара произошло из оз. Байкал, а не наоборот (Порфирьев и др., 2021). По нашему мнению, расселению этих видов и *H. inopinata* за пределами озера способствовали антропогенные факторы, а именно судоходство, которое на протяжении двух веков было и продолжает быть активным на юге Енисейского бассейна. Антропогенный механизм вселения *H. inopinata* в район г. Красноярск, расположенного значительно выше по течению места впадения р. Ангара в р. Енисей, кажется наиболее вероятным, поскольку лучше всего объясняет успешное преодоление видом большого расстояния против течения главного русла бассейна.

Выводы. Морфологические и генетические исследования подтвердили идентичность енисейской *H. inopinata*, по крайней мере, одной из генетических групп вида, обитающей в оз. Байкал. Согласно нашим данным, *H. inopinata* в р. Енисей имеет байкальское происхождение: морфологическая и генетическая изменчивость вида в оз. Байкал выше, что косвенно свидетельствует о большей его древности при сравнении с этим видом из р. Енисей. Поскольку наиболее вероятен антропогенный механизм вселения вида в р. Енисей, произошло это вселение относительно недавно. Анализ морфологической изменчивости *H. inopinata* показал, что наиболее вариабельные признаки – строение экзоподита антенны и интегумента второго–четвертого торакальных сомитов. Наиболее перспективными для дальнейшей таксономии вида в оз. Байкал могут быть исследования экзоподита антенны. Пригодность для этого характеристик интегумента второго–четвертого торакальных сомитов сомнительна из-за высокой индивидуальной изменчивости этих

структур. Установлена генетическая неоднородность *H. inopinata* в оз. Байкал: только в южной части озера выявлено три географически неразобщенные генетические группы вида, что указывает на необходимость пересмотра его таксономии — выделения новых подвидов или видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.С. Кочановой (University of Helsinki) за консультативную помощь и секвенирование двух образцов ДНК (номера ОР0973570, ОР0973573).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00030, <https://rscf.ru/project/22-24-00030>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боруцкий Е.В.* 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Т. 3. Вып. 4: Ракообразные. М.: Изд-во АН СССР.
- Евстигнеева Т.Д., Собакина И.Г.* 2008. Гарпактициды (Copepoda, Harpacticoida) водоемов Центральной и Северной Азии: Матер. Междунар. науч. конф. “Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения”, посвященной 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина. Пенза: Пед. ин-т им. В.Г. Беллинского. С. 144.
- Окунева Г.Л.* 1989. Гарпактициды оз. Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та.
- Окунева Г.Л., Евстигнеева Т.Д.* 2001. Гарпактициды (Harpacticoida) // Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1: Озеро Байкал. Кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 468.
- Порфирьев А.Г., Королева А.Г., Зайцева Е.П. и др.* 2021. Планарии (Plathelminthes, Tricladida, Dendrocoelidae) Байкальского происхождения в Богучанском водохранилище р. Ангара // Зоол. журн. Т. 100. № 3. С. 256. <https://doi.org/10.31857/S0044513421030090>
- Bartholme S., Samchyshyna L., Santer B. et al.* 2005. Subitaneous eggs of freshwater copepods pass through fish guts: Survival, hatchability, and potential ecological implications // *Limnol., Oceanogr.* V. 50. № 3. P. 923.
- Evstigneeva T.D.* 1993. Precopulatory mate guarding in *Harpacticella inopinata* Sars (Copepoda: Harpacticoida) from Lake Baikal // *Hydrobiologia.* V. 254. P. 107.
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al.* 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* V. 3. P. 294.
- Frisch D., Green A.J., Figuerola J.* 2007. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds // *Aquat. Sci.* V. 69. № 4. P. 568. <https://doi.org/10.1007/s00027-007-0915-0>
- Karanovic T.* 2017. Two new *Phyllopodopsyllus* (Copepoda, Harpacticoida) from Korean marine interstitial // *J. Species Res.* V. 6. P. 185. [https://doi.org/10.12651/JSR.2017.6\(S\).185](https://doi.org/10.12651/JSR.2017.6(S).185)
- Karanovic T., Cho J.-L.* 2014. Four new *Schizopera* (Copepoda, Harpacticoida) from marine interstitial habitats in Korea // *Zootaxa.* V. 4114. № 1. P. 001. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4114.1.1>
- Karanovic T., Kim K.* 2014. Suitability of cuticular pores and sensilla for harpacticoid copepod species delineation and phylogenetic reconstruction // *Arthropod Struct. Develop.* V. 43. № 6. P. 615. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.09.003>
- Karanovic I., Sitnikova T.Yu.* 2017. Morphological and molecular diversity of Lake Baikal candonid ostracods, with description of a new genus // *ZooKeys.* V. 684. P. 19. <https://doi.org/10.3897/zookeys.684.13249>
- Kochanova E.S., Fefilova E.B., Sukhikh N.M. et al.* 2018. Morphological and Molecular-Genetic Polymorphism of *Canthocamptus staphylinus* Jurine (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea) // *Inland Water Biol.* V. 11. № 2. P. 111. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020086>
- Karanovic T., Lee S., Lee W.* 2018. Instant taxonomy: Choosing adequate characters for species delimitation and description through congruence between molecular data and quantitative shape analysis // *Invertebrate Syst.* V. 32. P. 551. <https://doi.org/10.1071/IS17002>
- Kochanova E., Nair A., Sukhikh N. et al.* 2021. Patterns of Cryptic Diversity and Phylogeography in Four Freshwater Copepod Crustaceans in European Lakes // *Diversity.* V. 13. P. 448. <https://doi.org/10.3390/d13090448>
- Kochanova E., Mayor T., Väinölä R.* 2022. Cryptic diversification of harpacticoid copepod *Harpacticella inopinata* in Lake Baikal // e-Abstract booklet of International conference on Copepoda. P. 75.
- Lake Baikal.* Evolution and Biodiversity. 1998. Leiden: Backhuys Publ.
- Lee S., Kichoon Kim K., Lee W.* 2014. A new species of *Harpacticella* Sars, 1908 (Copepoda, Harpacticoida), from a tidal pool on Jeju Island, Korea // *ZooKeys.* V. 445. P. 13. <https://doi.org/10.3897/zookeys.445.7831>
- Machida R.J., Miya M.U., Nishida M. et al.* 2004. Large-scale gene rearrangements in the mitochondrial genomes of two calanoid copepods *Eucalanus bungii* and *Neocalanus cristatus* (Crustacea), with notes on new versatile primers for the srRNA and COI genes // *Gene.* V. 332. P. 71. PMID: 15145056 <https://doi.org/10.1016/j.gene.2004.01.019>
- Martin P., Sonet G., Smitz N. et al.* 2019. Phylogenetic analysis of the Baikalodrilus species flock (Annelida: Clitellata: Naididae), an endemic genus to Lake Baikal (Russia) // *Zool. J. Linnean Soc.* V. 187(4). P. 987. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlz066>
- Mayor T.Y., Sheveleva N.G., Sukhanova L.V. et al.* 2010. Molecular-phylogenetic analysis of cyclopoids (Copepoda: Cyclopoida) from Lake Baikal and its water catchment basin // *Russ. J. Genetics.* V. 46. № 11. P. 1373.
- Novikov A., Sharafutdinova D.* 2021. Revision of the genus *Heteropsyllus* (Copepoda: Harpacticoida) with descrip-

- tion of a new species from the Laptev Sea and establishment of new genus // *Arthropoda Selecta*. V. 30 (3). P. 405.
- Novikov A., Sharafutdinova D. 2022. Revision of the genus *Canthocamptus* (Copepoda: Harpacticoida) with a description of a new species from the Lena River Delta (North-eastern Siberia) // *European J. Taxon*. V. 826. P. 33.
<https://doi.org/10.5852/ejt.2022.826.1833>
- Sars G.O. 1908. On the occurrence of a genuine Harpacticoid in the Lake Baikal // *Archiv for matematik og naturvidenskab*. V. 29. № 4. P. 5.
- Seifried S., Dürbaum J. 2000. First clear case of carnivory in marine Copepoda Harpacticoida // *J. Nat. History*. V. 34(8). P. 1595.
<https://doi.org/10.1080/00222930050117503>
- Shulepina S.P., Andrianova A.V., Baturina M.A. et al. 2013. Baikal endemics in zoobenthos of the Yenisei River: Programme and book of abstracts of IV International symposium “Invasien of alien species in Holarctic”. Borok: Papanin Institute for Biology of Inland Waters. P. 162.
- Tamura K., Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // *Mol. Biol. and Evol.* V. 10. P. 512.

Morphological and Genetical Identification of *Harpacticella inopinata* Sars (Harpacticoida, Copepoda) from Lake Baikal and the Enisey River

E. B. Fefilova¹*, E. I. Popova¹, T. Y. Mayor², A. A. Novikov³, I. O. Velegzhaninov¹, M. A. Golubev⁴, and A. S. Bakashkina⁴

¹*Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

²*Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia*

³*Kazan Federal University, Kazan, Russia*

⁴*Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russia*

*e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

The work presents the results of comparative studies of the morphology and genetics of the Baikal subendemic – the harpacticoid copepod *Harpacticella inopinata* Sars, 1908. The material was obtained from the southern part of Baikal Lake and the Yenisei River within the of Krasnoyarsk city in 1969, 2017–2022. It is shown that morphological variability within the species appeared most in the structure of the antenna exopodite, the number of pores and sensillas on the integument of thoracic somites. The genetic variation of the studied sample of *H. inopinata* was described by four clades with a distance between them of 0.26, the genetic distances between individuals within the detected genetic groups did not exceed 0.005. It was determined that *H. inopinata* from geographically remote habitats (Baikal Lake and Yenisei River) forms a single morphological and genetic group. Analysis of the genetic diversity of *H. inopinata* confirms the relatively recent Baikal origin of the species in the Yenisei, probably associated with an anthropogenic moving into the river.

Keywords: Baikal harpacticoid copepods, morphological variability, genetical species inhomogeneity, geographical distribution, genetics marker COI, phylogenetic tree, haplotypes net

УДК 574.522/591.185.34/591.487

СРАВНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ОБОНЯТЕЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ У ЛИТОРАЛЬНЫХ И ГЛУБОКОВОДНЫХ АМФИПОД (Amphipoda, Crustacea) БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА

© 2023 г. Ю. А. Широкова^{а, *}, А. Е. Саранчина^а, Ж. М. Шатилина^{а, b},
Н. Д. Кащук^а, М. А. Тимофеев^{а, b}

^аНаучно-исследовательский институт биологии Иркутского государственного университета, Иркутск, Россия

^bБайкальский исследовательский центр, Иркутск, Россия

*e-mail: yuliashirokova2501@gmail.com

Поступила в редакцию 03.10.2022 г.

После доработки 24.04.2023 г.

Принята к публикации 26.04.2023 г.

Проведено сравнение структуры обонятельных сенсилл у амфипод Байкальского региона — девяти наиболее распространенных в оз. Байкал видов (*Ommatogammarus carneolus melanophthalmus* Bazikalova, 1945, *O. flavus* (Dybowski, 1874), *O. albinus* (Dybowski, 1874), *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858), *E. vittatus* (Dybowski, 1874), *E. cyaneus* (Dybowski, 1874), *Acanthogammarus godlewskii* (Dybowski, 1874), *Pallasea cancelloides* (Gerstfeldt, 1858) и *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899)) и голарктического *Gammarus lacustris* Sars, 1863. Результаты исследования впервые демонстрируют сравнение длины и количества эстетасков у байкальских амфипод и изображения эстетасков байкальских амфипод, полученных с помощью СЭМ, а также подтверждают и дополняют полученные ранее данные о количестве эстетасков на сегмент у трех глубоководных видов байкальских амфипод рода *Ommatogammarus*. Из этих амфипод, различающихся по диапазону глубины обитания, у наиболее глубоководного вида *O. albinus* выявлено наибольшее количество эстетасков. Размер и количество эстетасков у самок и самцов у литорального *Eulimnogammarus verrucosus* и глубоководных видов не различались. У литоральных амфипод показано более высокое оснащение механорецепторами на антеннах I, чем у глубоководных.

Ключевые слова: Crustacea, хеморецепция, обоняние, антенны I, эстетаски, оз. Байкал

DOI: 10.31857/S0320965223050145, **EDN:** FAAENM

ВВЕДЕНИЕ

Водные организмы получают информацию о наличии пищи и партнеров для спаривания, анализируя химический состав среды (Watling, Thiel, 2013; Derby, Thiel, 2014; Kamio, Derby, 2017). Ракообразные покрыты хитиновым экзоскелетом, не пропускающим воду и растворенные в ней вещества. Они улавливают химические сигналы с помощью хеморецепторных сенсилл — кутикулярных выростов, играющих роль сенсоров (Breithaupt, Thiel, 2011). Хеморецепторные сенсиллы подразделяют на обонятельные и распределенные (Kaufmann, 1994; Kamio, Derby, 2017) (Доп. мат. рис. S1). Обонятельные сенсиллы являются унимодальными, содержат только один тип сенсорных клеток и чувствительны только к химическим стимулам. Распределенные сенсиллы бимодальные, помимо хемосенсорных клеток содержат механосенсорные, которые воспринимают механические раздражители (Schmidt, Gnatzy, 1984; Laverack, 1988).

Эстетаски, одни из наиболее распространенных у ракообразных обонятельных сенсилл, располагаются на сегментах медиальной стороны основного жгута первой пары антенн, которую также называют антеннами I (Watling, Thiel, 2013). На некоторых сегментах антенн I эстетаски могут отсутствовать, а их общая сумма и количество на единичном сегменте могут различаться у разных видов (Механикова, 2002; Breithaupt, Thiel, 2011; Сидоров, 2012; Urbschat, Scholtz, 2019). Длина эстетасков зависит от размера организма. Самые длинные эстетаски (600–1400 мкм) обнаружены у крупных декапод, таких как крабы и лобстеры (Breithaupt, Thiel, 2011). Представители надотряда перакариды (Crustacea, Peracarida), к которым относятся амфиподы, изоподы, мизиды и др., меньше по размеру, чем декаподы, длина их эстетасков достигает 120–400 мкм (Hallberg et al., 1992).

Кроме эстетасков, антенны ракообразных несут другие типы унимодальных сенсилл. Скопления эстетасков у некоторых ракообразных обра-

зуют сенсорный орган каллинофор, который встречается среди эвкарин и перикарин (развиты у Amphipoda) (Механикова, 2021). Ряд амфипод на обеих парах антенн либо только на второй паре несут кальцеолы — сложноорганизованные поверхностные рецепторы. Предположительно, они обладают свойствами хемо- или механорецепторов (возможно наличие обоих модальностей) и задействованы в поиске партнера для спаривания (Механикова, 2021). У некоторых видов мизид и амфипод у самцов на базальной части антенн I либо рядом с эстетасками были обнаружены самец-специфичные сенсиллы (Johansson, Hallberg, 1992).

Бимодальные сенсиллы, напротив, располагаются неравномерно по всему телу ракообразных, откуда произошло их название “распределенные”. При этом они образуют плотные скопления на антеннах, на ротовой области, первой паре перепод и других конечностях (Schmidt, Gnatzy, 1984; Watling, Thiel, 2013). Существуют тактильные и гидродинамические механорецепторы, активирующиеся одновременно с химическими сенсорами (Derby, Thiel, 2014; Pravin et al., 2015).

Амфиподы (Amphipoda, Crustacea) — многочисленный отряд (~10 тыс. видов) (Arfianti, 2020), удивляющий своими адаптивными способностями. Они приспособились к обитанию в морской и пресной воде, где населяют многочисленные типы субстратов; существуют и наземные виды. Можно предположить, что и сенсиллы (их количество и структура) у амфипод из разных сред обитания будут различаться. В работе (Urbschat, Scholtz, 2019) исследована внешняя морфология эстетасков у трех видов амфипод, обитающих при разных условиях среды, с использованием сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). У морских амфипод *Gammarus salinus* Spooner, 1947, пресноводного подземного вида *Niphargus puteanus* (Koch, 1836) и у наземного *Cryptorchestia garbinii* Ruffo, Tarocco & Latella, 2014 сравнивали размеры, число и форму обонятельных сенсилл. Среди этих видов наиболее длинные и широкие эстетаски с наибольшей поверхностью тонкой проницаемой кутикулы были у морского вида *Gammarus salinus*. Авторы связывают эту особенность с эвтрофностью населяемого данным видом водоема и с необходимостью детектировать одоранты среди большого разнообразия химических веществ (Urbschat, Scholtz, 2019).

Глубоководные организмы адаптированы к высокому гидростатическому давлению, низкой температуре воды, отсутствию освещения и слабой обеспеченности пищей (Jamieson et al., 2010). В этих условиях у глаубководных видов могла развиться высокочувствительная система хемо-рецепторов, способных почувствовать добычу на большом расстоянии. Например, некоторые ам-

фиподы могут уловить молекулы, выделяемые разлагающимися животными, на дистанции до 2 км (Sainte-Marie, Hargrave, 1987). Большое число эстетасков (8–10) на одном сегменте обнаружено у средиземноморской амфиподы *Bathymedon longirostris* Jaume и Cartes & Sorbe, 1998, распространенной на глубине 1000 м (Jaume et al., 1998).

Единственный пресноводный водоем, в котором амфиподы обитают на большой глубине, — оз. Байкал. Амфиподы оз. Байкал представлены >350 видами и подвидами, населяющими все глубины озера. Обонятельные сенсиллы байкальских амфипод изучала И.В. Механикова (2002, 2021). Ею показано, что в оз. Байкал у литоральных амфипод на сегментах антенн I присутствует по одному эстетаску. Антенны I небольшой зарывающейся амфиподы *Homocerisca perla* (Dybowsky, 1874) несут парные эстетаски. Особи этого вида обитают преимущественно на глубине 40–50 м на песчаном грунте и питаются детритом (Механикова, 2002). По два эстетаска на сегмент встречаются у единственной пелагической амфиподы оз. Байкал *Macrohectopus branickii* (Dybowsky, 1874). В отличие от *Homocerisca perla*, у *Macrohectopus branickii* эстетаски находятся на расстоянии друг от друга — один на дистальной части сегмента, второй посередине (такое расположение встречается реже) (Механикова, 2002). Отмечено, что факультативный некрофаг *Ommatogammarus carneolus melanophthalmus* Vazikalova, 1945 (предпочитаемые глубины 200–300 м) имеет одиночные эстетаски на сегментах, тогда как у облигатных глаубководных некрофагов присутствует по два–три (иногда четыре) эстетаска на сегмент у *O. flavus* (Dybowsky, 1874) (предпочитаемые глубины 100–600 м) или по два–пять эстетасков у *O. albinus* (Dybowsky, 1874) (предпочитаемые глубины 200–1637 м) (Базикалова, 1945; Механикова, 2002). Однако неизвестно, различается ли у данных видов общее число эстетасков с увеличением их числа на сегмент, и может ли это быть одним из способов усилить эффективность обнаружения запахов как адаптации к обитанию в глаубководной зоне. Нет данных и о том, как варьируют размеры эстетасков у литоральных и глаубководных байкальских амфипод, и есть ли какие-то принципиальные различия в морфологии обонятельных сенсилл у видов с разными экологическими характеристиками.

С помощью современных методик и технологий авторы решили проверить гипотезу, что в процессе эволюции при заселении амфиподами глаубководной зоны оз. Байкал у них могли произойти адаптивные изменения структур хемо-рецепторной системы.

Цель работы — провести морфометрическое сравнение сенсилл у ряда близкородственных амфипод Байкальского региона, обитающих в раз-

личных экологических условиях и на разных глубинах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования были наиболее распространенные в оз. Байкал амфиподы: три глубоководных вида — *O. carneolus melanophthalmus*, *O. flavus* и *O. albinus*, четыре литоральных вида — *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858), *E. vittatus* (Dybowsky, 1874), *E. cyaneus* (Dybowsky, 1874), *Acanthogammarus godlewskii* (Dybowsky, 1874). Также исследовали байкальские виды *Pallasea cancelloides* (Gerstfeldt, 1858) и *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), пойманные в р. Ангара в г. Иркутск. Эти два вида — представители байкальской литорали, частично заселившие заводы р. Ангара, вытекающей из оз. Байкал. Дополнительно в работе представлена голарктическая амфипода *Gammarus lacustris* Sars, 1863, близкородственная фауне байкальских амфипод. По данным молекулярной систематики, все исследованные виды входят в морфологический род *Gammarus* (Naumenko et al., 2017). Литоральные виды амфипод отлавливали с использованием гидробиологического сачка. Для отлова глубоководных амфипод со льда оз. Байкал на дно озера устанавливали ловушки с помещенной внутрь приманкой (несвежая мертвая рыба). Сведения о местах вылова амфипод для различных анализов представлены в табл. 1.

Изучение структуры эстетасков проводили с применением световой микроскопии (инвертированный микроскоп CELENA S и флуоресцентный микроскоп Leica DC 300). Для работы использовали свежие образцы тканей амфипод, а также зафиксированные в этаноле или формалине (для последующего окрашивания образцов). Живых амфипод анестезировали в гвоздичном масле в концентрациях, соответствующих их размерам: 0.01%-ная для *Eulimnogammarus vittatus*, *Pallasea cancelloides* и *Gmelinoides fasciatus* и 0.04%-ная для более крупного *Eulimnogammarus verrucosus*. Антенны I исследуемых амфипод удаляли и помещали на предметное стекло. Для поддержания хеморецепторов в раскрытом состоянии на стекло наносили 30 мкл воды. Наблюдения неокрашенных эстетасков проводили в световом поле (рис. 1). Для более детального изучения эстетасков применяли фазовый контраст. Для исследования объемных пучков эстетасков применяли Z-стэкинг с последующей сшивкой послойных фотографий в программе ImageJ (Schneider et al., 2012).

У байкальских амфипод *E. verrucosus*, *Ommatogammarus albinus*, *O. flavus* и *O. carneolus melanophthalmus* определяли пол, длину тела, размер антенн I. Длину эстетасков измеряли у наиболее массовых амфипод с контрастной глубиной и местом обитания — литорального *Eulimnogammarus*

verrucosus ($n = 5$) и глубоководного *Ommatogammarus albinus* ($n = 5$) — с использованием встроенного в CELENA S программного обеспечения. У трех видов эврибатных амфипод *O. albinus*, *O. flavus* и *O. carneolus melanophthalmus* ($n = 7$ для каждого вида) считали общее число эстетасков и их число на единичный сегмент. Измерения и подсчет эстетасков проводили при увеличении $\times 40$ при фазовом контрасте. Количественные данные обрабатывали в среде программирования R (R Core Team, 2022) с использованием пакетов ggplot2 (Wickham, 2016) и ggpubr (Kassambara, 2020). Статистическую обработку данных проводили с помощью критерия Манна–Уитни с поправкой Хольма на множественные сравнения.

Для определения частичной последовательности цитохром-с-оксидазы из целых животных выделяли ДНК с помощью набора реактивов ДНК-Сорб-М (Синтол, Россия), амплифицировали нужный фрагмент с помощью полимеразной цепной реакции (Доп. мат. табл. S1) и очищали коммерческим набором Cleanup Standard (Евроген, Россия). Далее продукт секвенировали по методу Сэнгера с использованием прибора Нанофор-05 (Институт аналитического приборостроения). Полученные последовательности выравнивали в программе UGENE (Okonechnikov et al., 2012) с помощью алгоритма mafft (Kato, Stadley, 2013) и вручную обрезали по самой короткой последовательности (Доп. мат. Suppl. S2). Длина проанализированных фрагментов — 628 пар нуклеотидов. Филогенетическое древо строили методом максимального правдоподобия в IQ-TREE2 (Mihn et al., 2020); устойчивость топологии оценивали с помощью методов ультрабыстрого бутстрепа (ultrafast bootstrap) и байесовской постериорной вероятности. В качестве внешних групп использовали последовательности из *Eulimnogammarus verrucosus* (Rivarola-Duarte et al., 2014) и *Macroporeiopus parvus* Bazikalova, 1945 (Moskalenko et al., 2020). Филогению визуализировали с помощью пакета ggtree (Yu et al., 2017) для R.

Для исследования на СЭМ амфипод фиксировали в 70%-ном этаноле. Животных вынимали из спирта, удаляли антенны I и просушивали при комнатной температуре. Затем антенны I переносили на держатели образцов, где их располагали на дорсальной стороне. Подготовленные антенны покрывали платиной, после чего анализировали на СЭМ.

Часть образцов окрашивали йодистым пропиленом в концентрации 1 мкг/мл для определения местоположения ядер хеморецепторных клеток, после чего изображения эстетасков визуализировали в красном флуоресцентном канале RFP (#10103) микроскопа CELENA-S. Некоторые образцы антенн I окрашивали красителем эозин метиленовый синий по Май-Грюнвальду (прокра-

Таблица 1. Данные о местонахождении амфипод для различных анализов

Вид	Место пробоотбора	Глубина, м	Координаты	
			с.ш.	в.д.
Обзор внешнего вида эстетасков с помощью CELENA S				
<i>Ommatogammarus carneolus melanophthalmus</i>	оз. Байкал, пос. Большое Голоустное	300	52°01'34.5"	105°26'21.5"
<i>O. flavus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	750	51°53'25.5"	105°04'28.2"
<i>O. albinus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	1000	51°53'25.5"	105°04'28.2"
<i>Eulimnogammarus verrucosus</i>	оз. Байкал, пос. Листвянка	0–0.5	51°52'14.07"	104°49'41.78"
<i>E. vittatus</i>	оз. Байкал, пос. Листвянка	0–0.5	51°52'14.07"	104°49'41.78"
<i>E. cyaneus</i>	оз. Байкал, пос. Листвянка	0–0.5	51°52'14.07"	104°49'41.78"
<i>Acanthogammarus godlewskii</i>	оз. Байкал, пос. Большое Голоустное	20	52°01'10.3"	105°23'08.0"
<i>Pallasea cancelloides</i>	р. Ангара, г. Иркутск	0–0.5	52°17'20.0"	104°15'45.3"
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	р. Ангара, г. Иркутск	0–0.5	52°16'58.6"	104°16'14.7"
<i>Gammarus lacustris</i>	р. Ангара, г. Иркутск	0–0.5	52°16'06.1"	104°17'16.0"
Обзор внешнего вида эстетасков с помощью СЭМ				
<i>Ommatogammarus carneolus melanophthalmus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	200	51°53'25.5"	105°04'28.2"
<i>O. flavus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	300	51°53'25.5"	105°04'28.2"
<i>O. albinus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	750	51°53'25.5"	105°04'28.2"
<i>Eulimnogammarus verrucosus</i>	оз. Байкал, пос. Листвянка	0–0.5	51°52'14.07"	104°49'41.78"
<i>E. vittatus</i>	оз. Байкал, пос. Листвянка	0–0.5	51°52'14.07"	104°49'41.78"
Измерение длины эстетасков				
<i>Ommatogammarus albinus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	750	51°53'25.5"	105°04'28.2"
<i>Eulimnogammarus verrucosus</i>	оз. Байкал, пос. Листвянка	0–0.5	51°52'14.07"	104°49'41.78"
<i>Ommatogammarus carneolus melanophthalmus</i>	оз. Байкал, пос. Большое Голоустное	300	52°01'34.5"	105°26'21.5"
<i>O. flavus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	750	51°53'25.5"	105°04'28.2"
<i>O. albinus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	750	51°53'25.5"	105°04'28.2"
Определение последовательности цитохром-с-оксидазы				
<i>O. carneolus melanophthalmus</i>	оз. Байкал, пос. Большое Голоустное	300	52°01'34.5"	105°26'21.5"
<i>O. flavus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	50, 500	51°53'25.5"	105°04'28.2"
<i>O. albinus</i>	оз. Байкал, пос. Большие Коты	500, 1000	51°53'25.5"	105°04'28.2"

шивает протоплазму клеток). Удаленные антенны I фиксировали в течение 1 сут в формалине, затем переносили в краситель на 30 мин и промывали водой. После окрашивания хеморецепторы амфипод визуализировали с использованием флуоресцентного и инвертированного микроскопов (Доп. мат. рис. S2).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У разных видов амфипод Байкальского региона внешний вид эстетасков был схожим, но имелись и некоторые различия (рис. 1). У *Eulimnogammarus cyaneus*, *Gmelinoides fasciatus* и *Gammarus lacustris* сужения в базальной части эстетасков были более выражены. На некоторых образцах при-

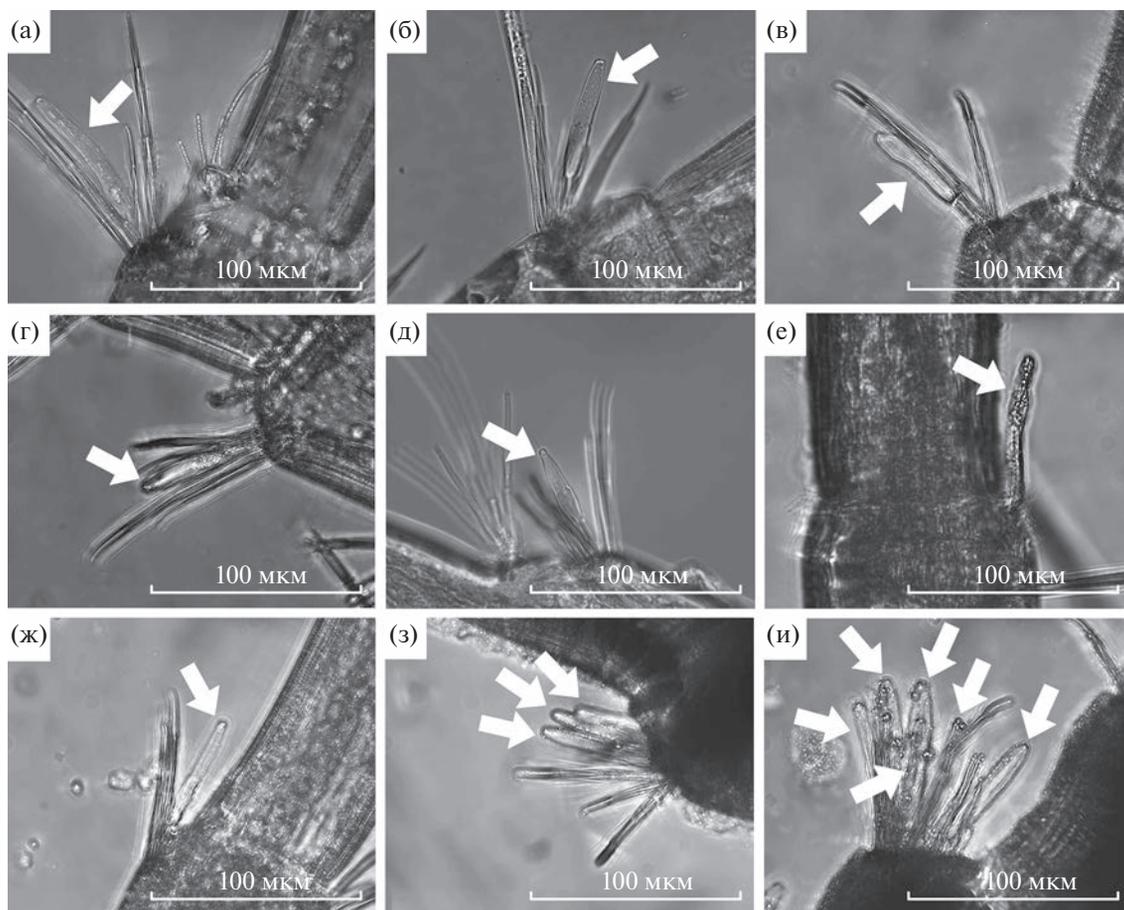


Рис. 1. Эстетаски амфипод Байкальского региона: а – *Eulimnogammarus verrucosus*; б – *E. cyaneus*; в – *Pallasea cancelloides* из р. Ангара; г – *Gmelinoides fasciatus* из р. Ангара; д – *Gammarus lacustris*; е – *Acanthogammarus godlewskii*; ж – *Ommatogammarus carneolus melanophthalmus*; з – *O. flavus*; и – *O. albinus*; а, в, г, ж–и – результат фокус-стекинга послойных изображений.

мерно на середине длины эстетасков можно различить перетяжку (рис. 1б, 1д). Особенно хорошо эта перетяжка видна на окрашенных образцах (Доп. мат. рис. S2d). При применении фазового контраста (Доп. мат. рис. S2а) базальная область эстетаска и его верхушка подсвечены белым, а дистальная область эстетаска затемнена. Белое свечение может быть связано с большей плотностью из-за наличия в базальной части эстетаска мембранных структур. В этой же области в красном флуоресцентном канале зарегистрировано красное свечение, что может указывать на расположение ядер клеток обонятельных нейронов.

Для всех исследованных размерных характеристик эстетасков не обнаружено их зависимости от половой принадлежности. Медианная длина эстетасков у литорального *Eulimnogammarus verrucosus* (71.1 ± 33.66 мкм) была статистически значимо выше (критерий Манна–Уитни, $p < 0.001$), чем у глубоководных *Ommatogammarus albinus* (61.5 ± 16.29 мкм) (рис. 2а). Установлено, что длина эстетасков исследуемых видов не коррелирует с длиной антенн I и длиной тела (рис. 2б, 2в). У всех

исследованных литоральных амфипод и у глубоководного *O. carneolus melanophthalmus* зарегистрировано наличие только одного эстетаска на сегмент (табл. 2; рис. 1а–1ж; рис. 3а). У глубоководных *O. flavus* и *O. albinus* в начале антенн I на-

Таблица 2. Число эстетасков на сегмент у амфипод Байкальского региона

Вид	Число эстетасков
<i>Ommatogammarus albinus</i>	1–7 (1–5)
<i>O. flavus</i>	1–4 (2–4)
<i>O. carneolus melanophthalmus</i>	1 (1)
<i>Acanthogammarus godlewskii</i>	1
<i>Eulimnogammarus verrucosus</i>	1
<i>E. vittatus</i>	1
<i>E. cyaneus</i>	1
<i>Pallasea cancelloides</i>	1
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	1
<i>Gammarus lacustris</i>	1

Примечание. В скобках приведены данные по: (Механикова, 2002).

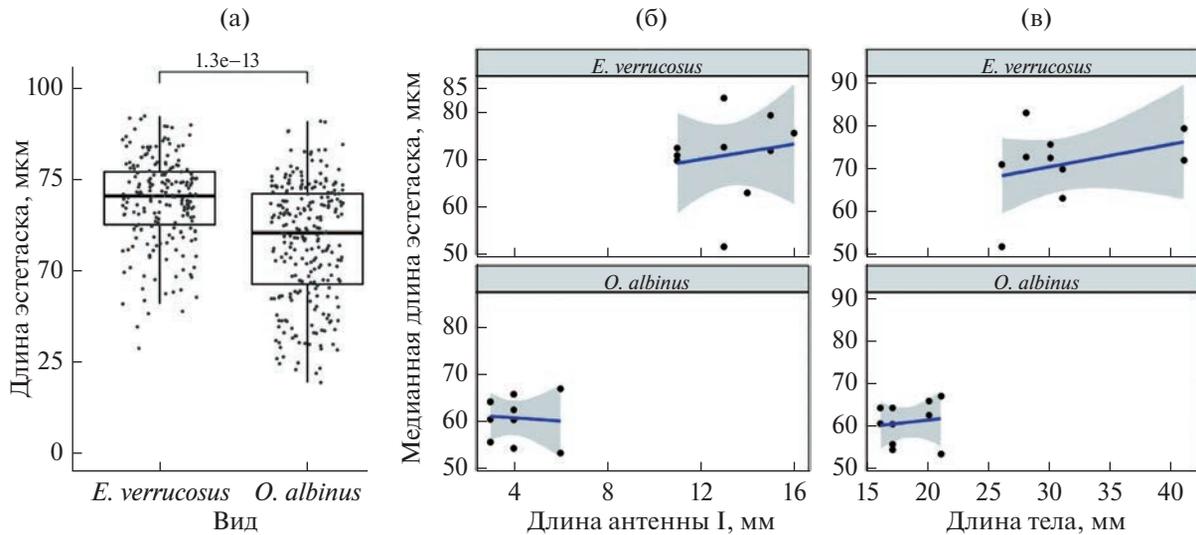


Рис. 2. Сравнительная характеристика медианной длины эстетасков у литорального *Eulimnogammarus verrucosus* и глубоководного *Ommatogammarus albinus* ($n = 5$): а – длина эстетасков, б – отношение длины эстетасков к длине антенн I, в – отношение длины эстетасков к длине тела. Точками обозначены индивидуальные значения длины эстетасков (а), индивидуальные значения медианной длины эстетасков (б, в).

ходится одиночный эстетаск в средней части сегмента. На сегментах *O. flavus* максимальное количество эстетасков достигает четырех на сегмент (табл. 2; рис. 1з), у *O. albinus* – семи (табл. 2; рис. 1и). На рис. 3а показано распределение числа сегментов с разным набором эстетасков у трех видов *Ommatogammarus*. У *O. flavus* (рис. 3б) больше всего было сегментов с двумя эстетасками (168

из 353 проанализированных сегментов). Число сегментов с одним и тремя эстетасками было равно 91 и 86 из 353 соответственно, наиболее редкими были сегменты с четырьмя эстетасками (8 сегментов из 353). У *O. albinus* (рис. 3в) чаще всего встречались сегменты с пучками по три и четыре (58 и 55 сегментов из 260 соответственно) эстетаска, редко – с семью эстетасками (7 сегментов из 260). Медианные значения длины тела глубоководных *O. carneolus melanophthalmus*, *O. flavus* и *O. albinus* достигали 13 ± 3.05 , 17 ± 4.75 и 17 ± 1.95 мм соответственно (рис. 4а). Выявлено, что длина тела у этих трех видов статистически значимо не различалась. Длина антенн I была 7 ± 1.66 мм у *O. carneolus melanophthalmus*, 5 ± 2.05 мм у *O. flavus* и 4 ± 1.17 мм у *O. albinus* (рис. 4б). По сравнению с *O. carneolus melanophthalmus* и *O. flavus*, антенны I *O. albinus* были статистически значимо короче (критерий Манна–Уитни с поправкой Хольма, $p < 0.05$). Однако у данного вида обнаружено статистически значимо большее число эстетасков (141 ± 52.18), чем у *O. carneolus melanophthalmus* (56 ± 12.41) и *O. flavus* (100 ± 25.20) (критерий Манна–Уитни с поправкой Хольма, $p < 0.05$) (рис. 4в).

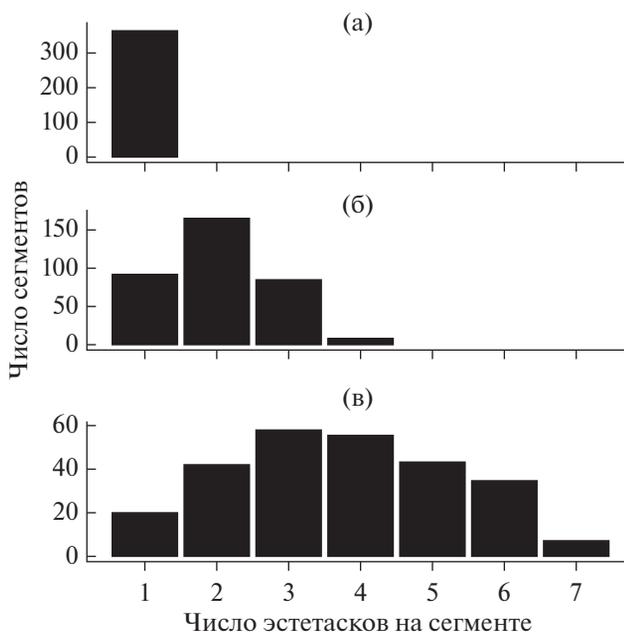


Рис. 3. Распределение числа сегментов с разным набором эстетасков у *O. carneolus melanophthalmus* (а), *O. flavus* (б), *O. albinus* (в).

В строении эстетасков литорального *Eulimnogammarus verrucosus* и глубоководного *Ommatogammarus carneolus melanophthalmus* отмечено разделение на более гладкий стебелек и на сморщенную головку (рис. 5б, 5в). У *Eulimnogammarus verrucosus* длина головки примерно в 2 раза больше длины стебелька, у *Ommatogammarus carneolus melanophthalmus* – в 2–3 раза. Разделение на стебелек и головку слабо различимо для эстетасков литорального *Eulimnogammarus vittatus* (рис. 5а) и

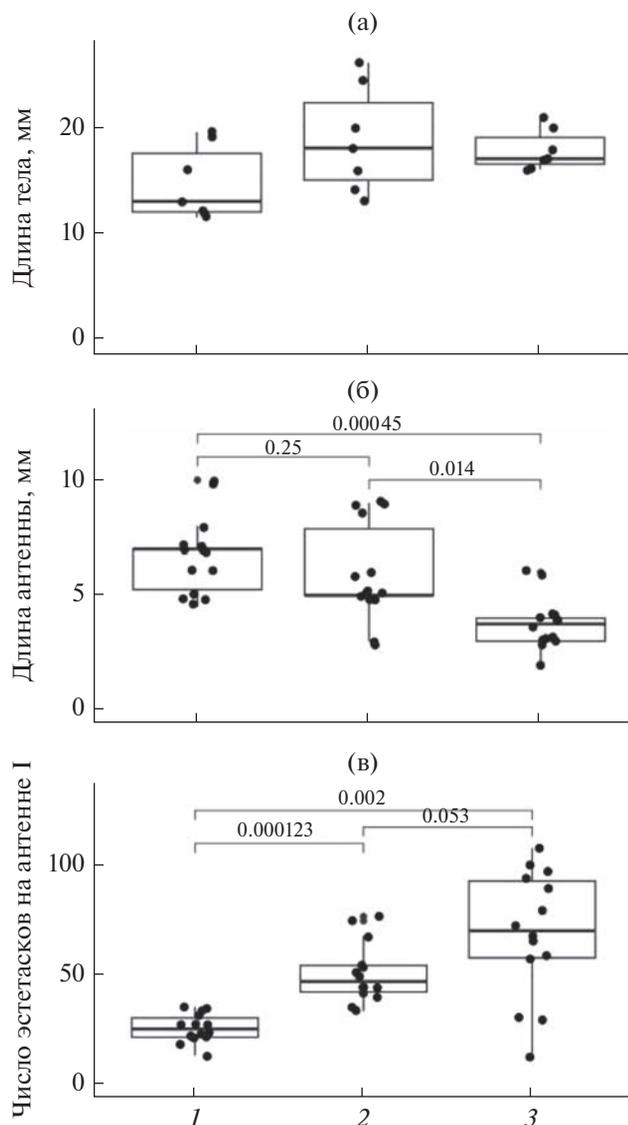


Рис. 4. Морфометрические показатели *Ommatogammarus carneolus melanophthalmus*, *O. flavus* и *O. albinus*: а – длина тела; б – длина антенн I; в – общее число эстетасков на антенне I. По оси абсцисс: 1 – *Ommatogammarus carneolus melanophthalmus*; 2 – *O. flavus*; 3 – *O. albinus*.

глубоководных *Ommatogammarus flavus* и *O. albinus* (рис. 5г, 5д). При этом головка эстетасков у глубоководных видов примерно в 4 раза длиннее стебелька.

Было обнаружено, что литоральные амфиподы *Eulimnogammarus verrucosus*, *E. vittatus*, *E. cyaneus* и *Gammarus lacustris* более оснащены механорецепторными сенсиллами по сравнению с исследованными глубоководными видами. Их антенны I оснащены разнообразными щетинками, большинство из них гладкие, некоторые имеют сегментированную поверхность. Антенны I литоральных фитофагов *Pallasea cancelloides* покрыты слоем не-

больших щетинок, более густым в базальной части. У *Eulimnogammarus verrucosus* на дистальной части первого сегмента антенн I имеются механорецепторы и шипики различного размера (Доп. мат. рис. S3а–3г). Вторая и третья пары сегментов на вентральной стороне несут ряды из длинных и коротких щетинок. В середине каждого ряда расположены более длинные и тонкие щетинки, по краям от них находятся короткие широкие шипики. Такое же оснащение механорецепторами на первых сегментах выявлено и у *E. vittatus*. У исследованных глубоководных видов первые сегменты антенн I короче, чем у литоральных видов из оз. Байкал. Самые короткие первые сегменты зарегистрированы у *Ommatogammarus albinus* (Доп. материалы рис. S3д–3з). Кроме того, механорецепторных сенсилл на первых сегментах антенн I у глубоководных амфипод меньше, они короче и тоньше, чем у литоральных видов

По результатам филогенетического анализа представителей рода *Ommatogammarus* все три вида образуют обособленные группы (рис. 6). Виды *O. albinus* и *O. carneolus melanophthalmus* являются сестринскими, *O. flavus* образует внешнюю ветвь. Различий внутри групп в зависимости от глубины вылова не обнаружено. Высокие значения поддержки топологии бутстрепа и байесовской постериорной вероятности говорят об устойчивости топологии.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Эстетаски разных амфипод похожи и узнаваемы за счет своей вздутой цилиндрической формы и полупрозрачности. На изображениях, полученных с помощью СЭМ, видно разделение эстетасков на стебелек и головку (данные авторов; Urb-schat, Scholtz, 2019). Выявленное морфологическое разделение в строении эстетасков может быть связано с деформацией кутикулы во время обсушивания антенн I и напыления на них платины. Возможно, более вздутая верхняя часть эстетасков с порой на верхушке имеет более тонкую и более проницаемую для молекул запахов кутикулу и, соответственно, больше деформируется при обсушивании. По данным (Schmidt, Gnatzy, 1984; Derby et al., 2016), в выступающую область эстетасков отходят разветвленные дендритные сегменты, которые принимают и передают сигнал от одорантов в обонятельный отдел дейтоцеребрума. Полученные результаты подтверждают, что общий вид и расположение эстетасков имеют небольшие различия у разных видов амфипод. В работе (Urb-schat, Scholtz, 2019) у трех видов амфипод с разными экологическими характеристиками длина эстетасков различалась. В нашем исследовании выявлено, что длина эстетасков у амфипод из литоральной зоны оз. Байкал (*Eulimnogammarus verrucosus*) (Доп. мат. рис. S4) больше, чем из глубоководной

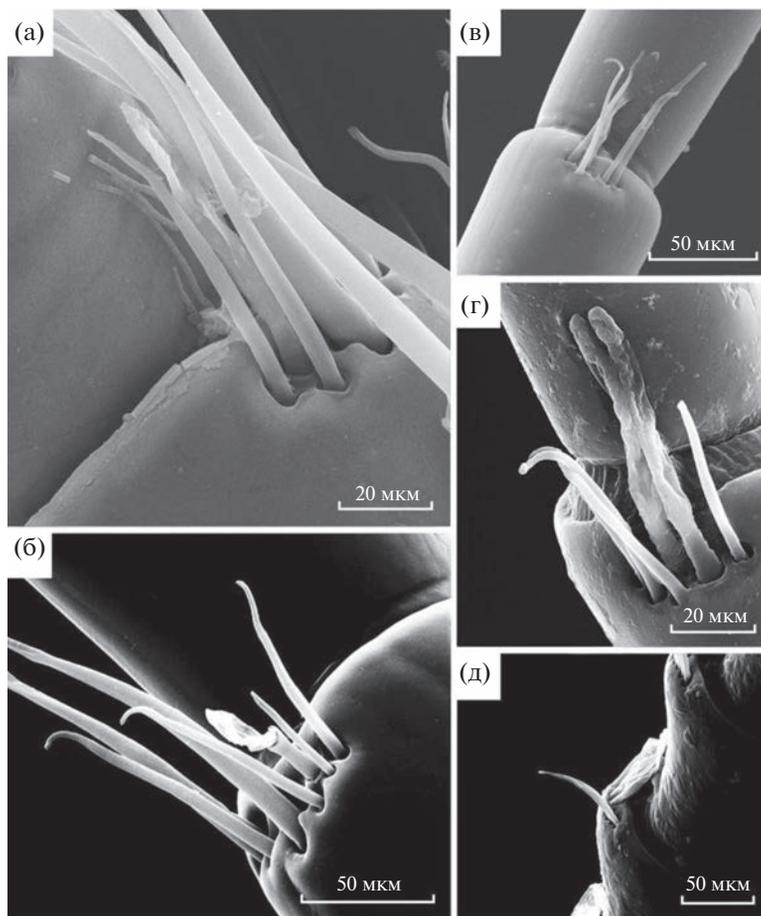


Рис. 5. СЭМ микрофотографии эстетасков байкальских эндемичных амфипод: а – 10-й сегмент левой антенны I литорального *Eulimnogammarus vittatus* с эстетаском, окруженным механорецепторными щетинками; б – 22-й сегмент правой антенны I литорального *E. verrucosus* с эстетаском, видны механорецепторные щетинки; в – эстетаск глубоководного *Ommatogammarus carneolus melanophthalmus* в окружении механорецепторных сенсилл; г – 33-й сегмент левой антенны I глубоководного *O. flavus* с двумя эстетасками, окруженными четырьмя механорецепторными сенсиллами; д – 21-й сегмент левой антенны I глубоководного *O. albinus*.

(*Ommatogammarus albinus*) (Доп. мат. рис. S5). Вероятно, размерные характеристики эстетасков не связаны с эффективностью распознавания запахов, а зависят от размера и стадии развития организма (Hallberg et al., 1992). Также у некоторых видов отмечено необычное расположение эстетасков – на последнем сегменте антенн I у литорального *Eulimnogammarus cyaneus* и в середине сегмента в базальной части антенн I у глубоководных *Ommatogammarus flavus* и *O. albinus*.

Ранее И.В. Механикова (2002) обратила внимание, что количество эстетасков на единичном сегменте различается у представителей глубоководного рода байкальских амфипод *Ommatogammarus*. Было обнаружено, что у *O. albinus* даже по семь эстетасков в одном пучке. Кроме этого, сравнение общего количества эстетасков и распределения сегментов с разным набором эстетасков у *O. carneolus melanophthalmus*, *O. flavus* и *O. albinus* показало, что хотя данные виды генетически

близкие (см. выше), общее количество эстетасков и их число на сегмент различаются, причем они увеличиваются с возрастанием максимальной глубины в диапазоне обитания вида. Следует отметить, что длина антенн I, напротив, короче у исследованных видов, населяющих большие глубины. Возможно, более короткие антенны меньше повреждаются при массовых скоплениях облигатных некрофагов на падали. Множественные эстетаски встречаются у глубоководных видов *O. flavus*, *O. albinus* и *Bathymedon longirostris* (Jaume et al., 1998). Причина увеличения оснащенности обонятельными хеморецепторами может быть связана с необходимостью усилить вероятность обнаружения пищи и половых партнеров с меньшими энергетическими затратами в таких условиях окружающей среды, где для осуществления данной цели могут возникнуть препятствия. На большой глубине эти виды могут сталкиваться как с дефицитом пищи, так и со сла-

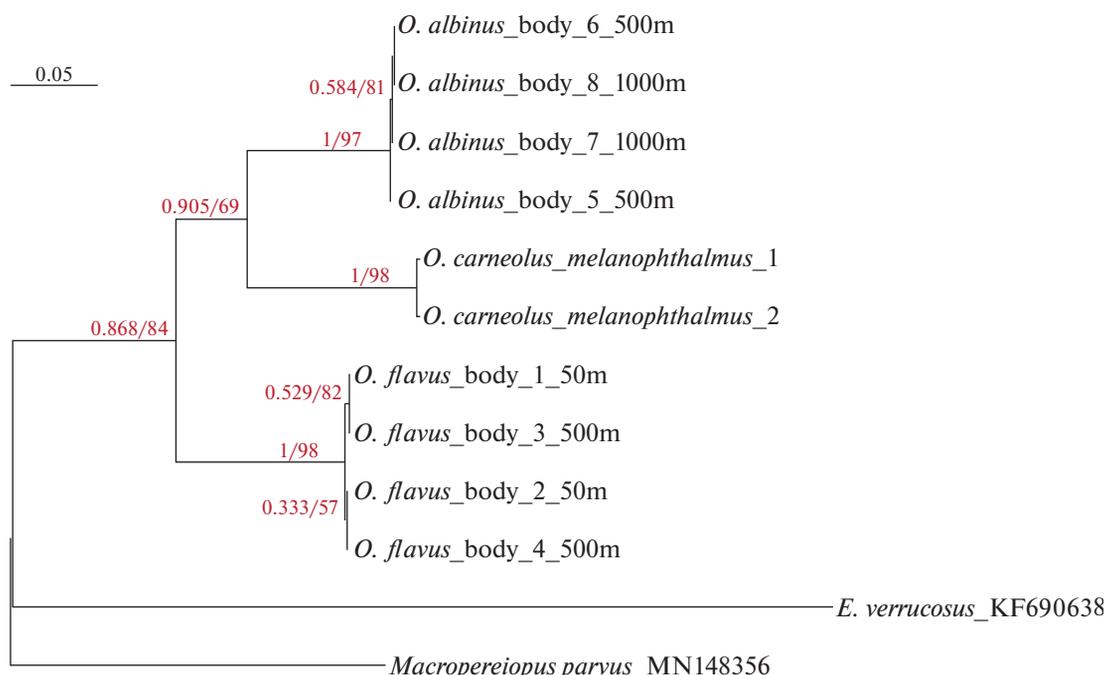


Рис. 6. Филогенетическое древо исследованных видов амфипод рода *Ommatogammarus*. Размерная линейка соответствует 0.05 заменам в расчете на позицию в выравнивании.

бым проникновением света или его полным отсутствием.

Было выявлено, что у исследованных литоральных видов антенны I более оснащены механорецепторными сенсиллами, чем глубоководные виды. Возможно, большое количество и крупные размеры механорецепторов у литоральных амфипод связано с различными гидродинамическим и температурным режимами, более изменчивыми в литорали оз. Байкал (Русинек и др., 2012; Бедулина и др., 2018). Механорецепторы могут быть задействованы в детекции изменения гидродинамических процессов, за счет чего животные способны отслеживать приближение хищников и более эффективно ориентироваться в пространстве (Breithaupt, Thiel, 2011). По данным (Механикова, 2002), эстетаски всегда ассоциированы с щетинками, которые могут выполнять защитные функции. В работе (Urbschat, Scholtz, 2019) выявлены различия в расположении этих щетинок у разных видов амфипод; обрамление щетинками эстетасков может различаться и в пределах особи. В основном, эти щетинки тоньше, чем эстетаски, могут быть длиннее эстетасков или равными им по размеру.

Сопоставление результатов анализа филогении и данных по числу эстетасков позволяет предположить, что в ходе эволюции *O. carneolus melanophthalmus* утратил дополнительные эстетаски на сегментах.

Выводы. Внешняя морфология эстетасков у исследованных литоральных видов амфипод Байкальского региона не имеет существенных различий. У байкальских глубоководных амфипод рода *Ommatogammarus* эффективность детекции запахов могла быть увеличена за счет увеличения числа эстетасков. Выявлено, что литоральные байкальские амфиподы обладают более оснащенной системой механорецепции антенн I, чем глубоководные. У некоторых видов отмечено необычное расположение эстетасков: на последнем сегменте антенн I – у литорального *Eulimnogammarus cyaneus* и на середине сегмента в базальной части антенн I – у глубоководных *Ommatogammarus flavus* и *O. albinus*. Не зарегистрировано различий по числу эстетасков у самцов и самок исследованных амфипод.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00128, <https://rscf.ru/project/22-14-00128>.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Дополнительный материал (Приложение, табл. S1, Suppl. S2; рис. S1–S5) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Табл. S1. Праймеры, использованные для амплификации фрагмента цитохром-с-оксидазы и идентификаторы полученных последовательностей.

Suppl. S2. Выравнивание частичных последовательностей цитохром-с-оксидазы, использованных для восстановления филогении.

Рис. S1. Схема расположения различных типов хемосенсорных сенсилл на примере амфипод.

Рис. S2. Результат окрашивания эстетасков байкальских эндемичных амфипод.

Рис. S3. СЭМ микрофотографии базальной области антенн I байкальских эндемичных амфипод.

Рис. S4. Внешний вид байкальской литоральной амфиподы *Eulimnogammarus verrucosus*.

Рис. S5. Внешний вид байкальских глубоководных амфипод рода *Ommatogammarus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базикалова А.А. 1945. Амфиподы озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. Т. 11. С. 1.
- Бедулина Д.С., Шатилина Ж.М., Гурков А.Н. 2018. Физиологические и биохимические маркеры стресс-ответа эндемичных байкальских амфипод: современное состояние и перспективы исследований // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. Т. 23. С. 3.
- Механикова И.В. 2002. О расположении эстетасков – антеннальных сенсорных органов у некоторых видов байкальских амфипод (Crustacea, Amphipoda) // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. Сб. научн. трудов. Иркутск: Иркут. ун-т. С. 83.
- Механикова И.В. 2021. Кальцеолы – антеннальные сенсорные органы амфипод (Crustacea, Amphipoda, Gammaridea) озера Байкал // Зоол. журн. Т. 100. № 2. С. 134.
- Русинек О.Т., Тахтеев В.В., Гладкоцуб Д.П. и др. 2012. Байкаловедение. Новосибирск. Наука. Т. 2.
- Сидоров Д.А. 2012. *Pseudocrangonux kseniae*, новый вид амфипод (Crustacea, Pseudocrangonyctidae) из подземных вод южного приморья // Зоол. журн. Т. 91. № 1. С. 30.
- Arfianti T. 2020. Biodiversity and biogeography of Amphipod Crustaceans // Doctoral dissertation. ResearchSpace. Auckland. Электронный ресурс [URL: <https://researchspace.auckland.ac.nz/handle/2292/53402>].
- Breithaupt T., Thiel M. 2011. Chemical Communication in Crustaceans // Springer Science and Business Media. New York.
- Derby C.D., Kozma M.T., Senatore A., Schmidt M. 2016. Molecular mechanisms of reception and perireception in crustacean chemoreception: a comparative review // Chemical Senses. V. 41. № 5. P. 381. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjw057>
- Derby C., Thiel M. 2014. The Natural History of the Crustacea. V. 3. Nervous systems and control of behavior. USA: Oxford Univ. Press. P. 263.
- Gurkov A., Rivarola-Duarte L., Bedulina D. et al. 2019. Indication of ongoing amphipod speciation in Lake Baikal by genetic structures within endemic species // BMC Evolution. Biol. V. 19. P. 1. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1470-8>
- Hallberg E., Johansson K.U.I., Elofsson R. 1992. The aesthetasc concept: structural variations of putative olfactory receptor cell complexes in Crustacea // Microscopy Res. Tech. V. 22. № 4. P. 325. <https://doi.org/10.1002/jemt.1070220403>
- Jamieson A.J., Fujii T., Mayor D.J. et al. 2010. Hadal trenches: the ecology of the deepest places on Earth // Trends in Ecol. and Evol. V. 25. № 3. P. 190. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.09.009>
- Jaume D., Cartes J.E., Sorbe J.C. 1998. A new species of *Bathymedon* Sars, 1892 (Amphipoda: Oedicerotidae) from the western Mediterranean bathyal floor // Sci. Mar. V. 62. № 4. P. 341.
- Johansson K.U.I., Hallberg E. 1992. Male-specific structures in the olfactory system of mysids (Mysidacea; Crustacea) // Cell and Tissue Res. V. 268. № 2. P. 359.
- Kamio M., Derby C.D. 2017. Finding food: how marine invertebrates use chemical cues to track and select food // Natural Product Reports. V. 34. № 5. P. 514. <https://doi.org/10.1039/C6NP00121A>
- Kassambara A. 2020. ggpubr: 'ggplot2' based Publication Ready Plots // R Package Version 0.4.0. 2020. [URL: <https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr>].
- Katoh K., Standley D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // Mol. Biol. and Evol. V. 30. № 4. P. 772. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- Kaufmann R.S. 1994. Structure and function of chemoreceptors in scavenging lysianassoid amphipods // J. Crustacean Biol. V. 14. № 1. P. 54. <https://doi.org/10.1163/193724094X00470>
- Laverack M.S. 1988. The diversity of chemoreceptors // Sensory biology of aquatic animals. New York: Springer. P. 287. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3714-3_11
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O. et al. 2020. IQ-TREE 2: new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era // Mol. Biol. and Evol. V. 37. № 5. P. 1530. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015>
- Moskalenko V.N., Neretina T.V., Yampolsky L.Y. 2020. To the origin of lake baikal endemic gammarid radiations, with description of two new *Eulimnogammarus* spp. // Zootaxa. V. 4766. № 3. P. 457. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4766.3.5>
- Naumenko S.A., Logacheva M.D., Popova N.V. 2017. Transcriptome-based phylogeny of endemic Lake Baikal amphipod species flock: fast speciation accompanied by frequent episodes of positive selection // Mol. Ecol. V. 26. № 2. P. 536. <https://doi.org/10.1111/mec.13927>
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M., Team U. 2012. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // Bioinformatics. V. 28. № 8. P. 1166. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>

- Pravin S., Mellon D., Berger E.J., Reidenbach M.A. 2015. Effects of sensilla morphology on mechanosensory sensitivity in the crayfish // *Bioinspir. Biomim.* V. 10. № 3. P. 1.
https://doi.org/10.1088/1748-3190/10/3/036006
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rivarola-Duarte L., Otto C., Jühling F. et al. 2014. A first glimpse at the genome of the Baikalian amphipod *Eulimnogammarus verrucosus* // *J. Exp. Zool. Part B: Mol. and Develop. Evol.* V. 322. № 3. P. 177.
https://doi.org/10.1002/jez.b.22560
- Sainte-Marie B., Hargrave B.T. 1987. Estimation of scavenger abundance and distance of attraction to bait // *Mar. Biol.* V. 94. № 3. P. 431.
https://doi.org/10.1007/BF00428250
- Schmidt M., Gnatzy W. 1984. Are the funnel-canal organs the 'campaniform sensilla' of the shore crab, *Carcinus maenas* (Decapoda, Crustacea)? // *Cell and Tissue Res.* V. 237. № 1. P. 81.
https://doi.org/10.1007/BF00229202
- Schneider C.A., Rasband W.S., Eliceiri K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis // *Nat. Meth.* V. 9. № 7. P. 671.
https://doi.org/10.1038/nmeth.2089
- Urbschat N., Scholtz G. 2019. Comparative analysis of the antennae of three amphipod species with different lifestyles // *Arthropod Struct. and Develop.* V. 53. P. 1.
https://doi.org/10.1016/j.asd.2019.100886
- Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* V. 3. P. 294.
- Watling L., Thiel M. 2013. The Natural History of the Crustacea. V. 1. Functional morphology and diversity. USA: Oxford Univ. Press.
- Wickham H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Berlin: Springer.
- Yu G., Smith D.K., Zhu H. et al. 2017. ggtree: an R package for visualization and annotation of phylogenetic trees with their covariates and other associated data // *Methods in Ecol. and Evol.* V. 8. № 1. P. 28.
https://doi.org/10.1111/2041-210X.12628

Comparison of Olfactory Sensilla Structure in Littoral and Deep-Water Amphipods from the Baikal Region

Y. A. Shirokova^{1, *}, A. E. Saranchina¹, Zh. M. Shatilina^{1, 2},
N. D. Kashchuk¹, and M. A. Timofeyev^{1, 2}

¹*Institute of Biology, Irkutsk State University, Irkutsk, Russia*

²*Baikal Research Centre, Irkutsk, Russia*

*e-mail: yuliashirokova2501@gmail.com

The structure of olfactory sensilla was compared in amphipods from the Baikal region, namely in nine Baikal species (*Ommatogammarus carneolus melanophthalmus* Bazikalova, 1945, *O. flavus* (Dybowsky, 1874), *O. albinus* (Dybowsky, 1874), *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858), *E. vittatus* (Dybowsky, 1874), *E. cyaneus* (Dybowsky, 1874), *Acanthogammarus godlewskii* (Dybowsky, 1874), *Pallasea cancelloides* (Gerstfeldt, 1858) and *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899)) and a Holarctic species *Gammarus lacustris* Sars, 1863. The results of the study demonstrate the comparison of aesthetasc lengths and numbers, as well as SEM images of the aesthetascs for Baikal amphipods for the first time. Our results confirm and complement the previously obtained data on the number of aesthetascs per segment for three deep-water Baikal amphipod species of the genus *Ommatogammarus*. Within the studied deep-water amphipods with different habitat depth ranges, *Ommatogammarus albinus* (Dybowsky, 1874), inhabiting maximum habitat depth, had the highest number of aesthetascs. The size and number of aesthetascs did not differ in males and females of the littoral *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) and deep-water species. The littoral amphipods were shown to have equipped with more mechanoreceptors antennae I than deep-water amphipods.

Keywords: Crustacea, Amphipoda, chemoreception, olfaction, antennae I, aesthetascs, Baikal

УДК 57.06

УНИКАЛЬНЫЕ ГАПЛОТИПЫ *Artemia salina* (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca) В ГИПЕРСОЛЕНОМ оз. САСЫК-СИВАШ (КРЫМ)

© 2023 г. А. О. Лантушенко^а, Я. В. Мегер^{а, *}, А. В. Гаджи^а, Е. В. Ануфриева^{а, b}, Н. В. Шадрин^{а, b}

^аСевастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

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

*e-mail: meger_yakov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.11.2022 г.

После доработки 22.03.2023 г.

Принята к публикации 14.04.2023 г.

Исследована генетическая структура популяции вида *Artemia salina* (L., 1758), из гиперсоленого оз. Сасык-Сиваш на основе фрагмента гена первой субъединицы цитохром оксидазы с COI митохондриальной ДНК. Реконструкция филогении выполнена с использованием всех имеющихся в международной базе данных GenBank (NCBI) нуклеотидных последовательностей данного гена для вида *salina*. Установлены генеалогические связи между COI гаплотипами и выявлены филогеографические паттерны. В западно-средиземноморских популяциях отмечены общие гаплотипы, что может быть следствием их расположения в едином миграционном коридоре птиц, которые, как известно, способствуют пассивному распространению покоящихся стадий артемии. Географически изолированные группы популяций из Ливии, Туниса, Египта, Кипра и Крыма характеризуются уникальными гаплотипами, в настоящее время не обнаруженными в других средиземноморских популяциях. Высказано предположение, что уникальные гаплотипы могут быть эндемичными для географически удаленных регионов.

Ключевые слова: филогенетический анализ, митохондриальная ДНК, *Artemia salina*, гаплотипы

DOI: 10.31857/S032096522305008X, **EDN:** REАНСК

ВВЕДЕНИЕ

Фауна отдельных водных экосистем, например озер, состоит как из активно распространяющихся животных (амфибионтные летающие насекомые, амфибии), так и пассивно распространяемых беспозвоночных, переносимых ветром или подвижными животными (Fontaneto, 2019; Hessen et al., 2019). При этом птицами и летающими насекомыми переносятся чаще всего покоящиеся стадии этих животных (Green et al., 2005; Frisch et al., 2007; Naceur, 2020). Изучение структуры популяций и филогеографические образцы пассивно расселяемых водных беспозвоночных показало, что, несмотря на их высокую способность к колонизации новых местообитаний в покоящихся стадиях, эти организмы часто демонстрируют неожиданно высокую степень генетической дифференциации и локального эндемизма вследствие низкого потока генов между такими популяциями (Hebert, 1998; De Meester, 2002; Hebert et al.,

2003b; Penton et al., 2004; De Gelas, De Meester, 2005; Paland et al., 2005; Ishida, Taylor, 2007). В настоящее время для таких популяций в основном рассматривается два крайних варианта филогеографической структуры. Во-первых, относительно старые популяции в плейстоценовых убежищах или вокруг них демонстрируют глубокую дивергенцию/диверсификацию генетической структуры и сильные межпопуляционные различия с высокой степенью локального эндемизма (Gómez et al., 2000, 2007; Zierold et al., 2007). Во втором случае обнаруживается незначительно дифференцированная географическая структура и пониженное генетическое разнообразие, что свидетельствует о недавнем и быстром расширении ареала в новую доступную область, либо после естественной колонизации, часто послеледниковой, или после интродукции человеком (Weider et al., 1999; Mergaey et al., 2005; Ishida, Taylor, 2007). Сочетание обоих вариантов может быть обнаружено у одного и того же вида в зависимости от возраста его локальных популяций по всему ареалу (Ishida, Taylor, 2007). Для понимания закономерностей

Сокращения: COI – первая субъединица цитохромоксидазы с, H – гаплотип.

формирования филогеографических образцов вида необходимы данные о молекулярно-генетической структуре его локальных популяций на различных пространственных масштабах (Gómez et al., 2002; Adamowicz et al., 2005, 2007).

Удобными модельными объектами для филогеографических исследований являются виды рода *Artemia* (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca), широко распространенные в мире, играющие важную роль в функционировании экосистем гиперсоленых водоемов и имеющие большую коммерческую ценность (Sanchez et al., 2016; Marden et al., 2020; Van Stappen et al., 2020). В водоемах Крыма при соленостях >100 г/л артемии часто доминируют и достигают весьма высокой численности в гиперсоленых озерах и лагуне Сиваш – >75 тыс. экз./м³ (Балушкина и др., 2009; Anufrieva et al., 2022). Они играют ключевую роль в пищевых сетях этих водоемов, питаясь фитопланктоном, и служат пищей для различных беспозвоночных и водных птиц (Sanchez et al., 2016; Marden et al., 2020). Как организмы-фильтраторы виды рода *Artemia* участвуют в образовании лечебных грязей (Балушкина и др., 2009) и очищении воды от ртути (Shadrin et al., 2022).

В настоящее время в мире наряду с партеногенетическими популяциями признано существование пяти валидных видов двуполых артемий: *A. salina* (L., 1758), *A. urmiana* Günther, 1890, *A. monica* Verrill, 1869 (= *A. franciscana* Kellogg, 1906) и *A. sinica* Cai, 1989, *A. persimilis* Piccinelli and Prosdocimi, 1968 (Sainz-Escudero et al., 2021). В Крыму, крупнейшем п-ве Черного моря, в многочисленных гиперсоленых водоемах отмечено существование четырех двуполых видов (*A. salina*, *A. urmiana*, *A. monica* и *A. sinica*) и множество разноплоидных партеногенетических популяций *Artemia* (Shadrin, Anufrieva, 2017; Lantushenko et al., 2022). *Artemia salina* – аборигенный вид Средиземноморско-Черноморского региона, характеризующийся высоким локальным генетическим разнообразием (Munoz et al., 2008). Вселение *A. monica* (= *A. franciscana*) в гиперсоленые водоемы этого региона ведет к исчезновению локальных популяций *A. salina* и, следовательно, к снижению генетического разнообразия вида (Munoz et al., 2008). Разнообразии гаплотипов в крымских популяциях *A. salina* ранее не изучали.

Цель работы – дать анализ гаплотипического разнообразия и оценить уровень его уникальности в популяции *A. salina* из оз. Сасык-Сиваш, крупнейшего гиперсоленого озера Крыма.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В Крыму зарегистрировано >50 гиперсоленых озер, оз. Сасык-Сиваш (45°09'10" с.ш., 33°31'04" в.д.) – крупнейшее среди них (Shadrin et al.,

2022). Площадь озера 75.3 км². Озеро мелководное (глубина ≤1.5 м), полимиксное, характеризуется высокой сезонной и многолетней изменчивостью различных характеристик. В настоящее время озеро разделено на две части – с низкой и высокой соленостью. В период наблюдений (2016–2022 гг.) соленость в гиперсоленой части озера колебалась от 220 до 350 г/л (Shadrin et al., 2022), средняя соленость была ~280 г/л.

В июле 2021 г. в оз. Сасык-Сиваш собраны взрослые особи *A. salina*, плотность популяции рачков достигала 220 экз./м³ при солености 245 г/л и температуре ~35°C. Пробы отбирали путем фильтрации воды через малую планктонную сеть Джеди с размером ячеек газа 50 мкм. Живых рачков доставляли в лабораторию для дальнейшего анализа. Одновременно с взятием проб в озере измеряли соленость и температуру воды с помощью портативного рефрактометра WZ212 (Kellong Electron Co. Ltd., Фуань, Китай) и электронного pH-метра РНН-830 (OMEGA Engineering Inc., Норволк, США) соответственно.

Тотальную ДНК выделяли с помощью набора ДНК-Экстран 2 (Синтол, Россия) согласно инструкции производителя. Качество выделенных продуктов оценивали на нанофотометре Implen N60 (Germany) и с помощью электрофореза на 1.5%-ном агарозном геле. Фрагмент маркерного митохондриального гена COI амплифицировали с помощью ПЦР набора Screen-Mix (Eurogen, Россия) в объеме 25 мкл с использованием двух праймеров 2COI_Fol-F (5'-ATTCTACGAATCACAAGGATATTGG-3') и 2COI_Fol-R (5'-TACACTTCAGGATGGCCAAA) (Munoz, 2008). Протокол амплификации включал следующие стадии: предварительная денатурация 5 мин – 95°C, 34 цикла амплификации 30 с – 95°C, 30 с – 48°C, 45 с – 72°C и финальная элонгация 5 мин – 72°C. Очистку от остаточных продуктов ПЦР-смеси осуществляли методом сорбционной экстракции ДНК набором Colgen (Синтол, Россия). Для проверки однородности размерного состава амплифицированных фрагментов проводили визуализацию с помощью электрофореза на 1.5%-ном агарозном геле, концентрацию полученного продукта контролировали спектрофотометрически на нанофотометре Implen N60. При секвенировании использовали набор реагентов Big Dye Terminator v.3.1 cycle sequencing kit (Thermo Fisher Scientific, США), визуализацию продуктов секвенирования осуществляли при помощи капиллярного электрофореза на генетическом анализаторе Нанофор 05 (Синтол, Россия) в Центре коллективного пользования “Молекулярная структура вещества” Севастопольского гос. университета. Всего получено и проанализировано восемь нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI мтДНК длиной 559 пн.

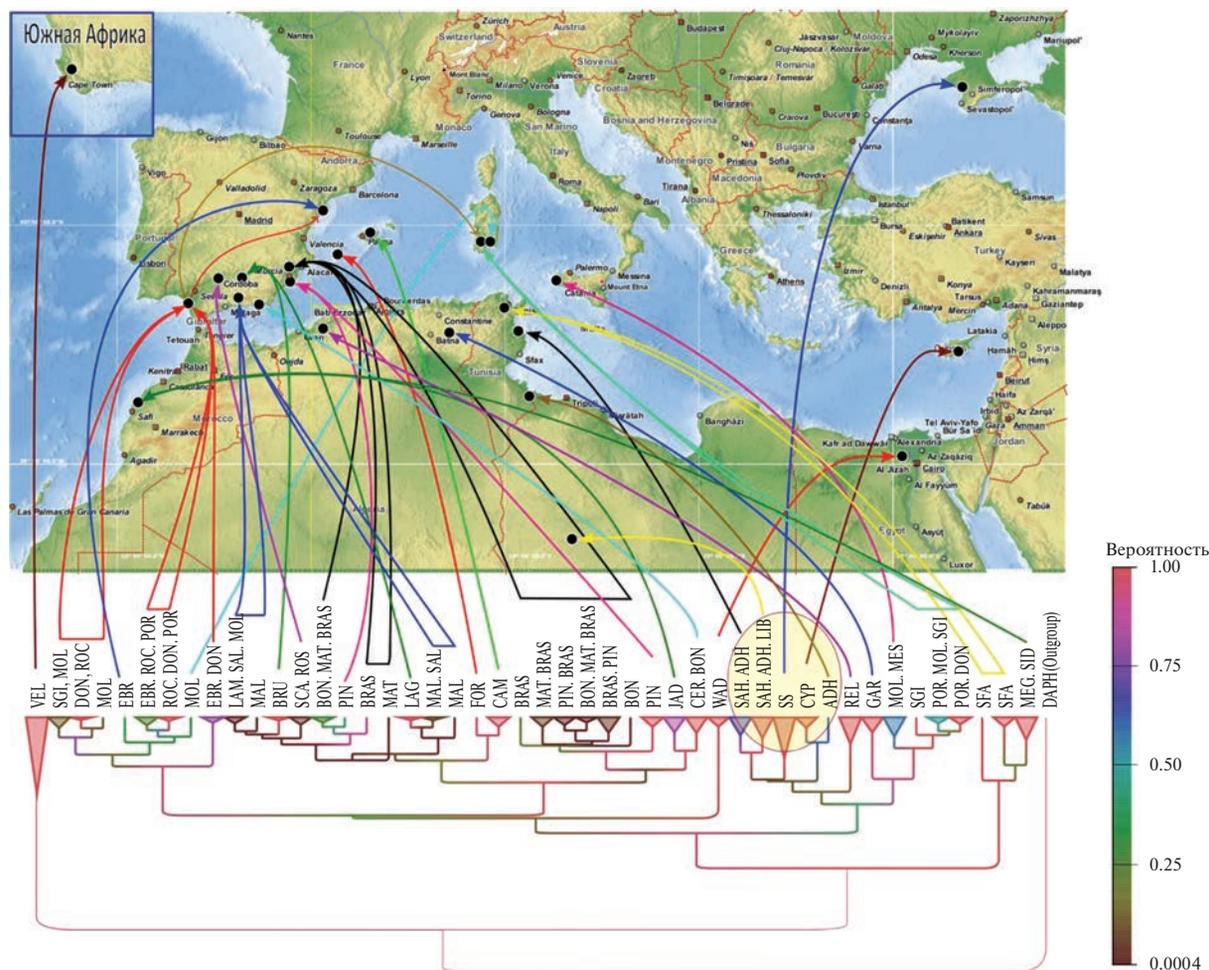


Рис. 1. Карта ареала обитания *A. salina* и филогенетическое дерево вида. Дерево построено с помощью байесовских методов в MrBayes v.3.2: цветом выделена клада, сформированная уникальными гаплотипами из различных популяций; на цветовой шкале отображена поддержка узлов. ● – анализируемые популяции (всего 38).

Редактирование полученных нуклеотидных последовательностей проводили вручную в программе Bioedit v.7.2.5 (Hall et al., 2011). В дополнение к полученным оригинальным данным в анализ включали все последовательности гена COI *A. salina*, доступные в международной базе данных GenBank (NCBI), общее число последовательностей длиной 559 пн – 115 (табл. 1). Выравнивание проводили в программе Mega-X (Kumar, 2018) с помощью алгоритма MUSCLE, гаплотипический анализ – в DnaSP6 (Rozas, 2017). Гаплотипическую сеть реконструировали методом TCS (Templeton, Crandall and Sing, 1992) в программе PopART v.1.7 (Leigh, Bryant, 2015). Карту географического распространения гаплотипов составляли на основе координат, соответствующих исследованным популяциям. Филогенетический анализ для *A. salina* проводили с помощью байесовских методов в MrBayes v.3.2 (Ronquist, 2012). Он включал 10 млн итераций, 25% первых исключали из дальнейшего анализа. Топологию резуль-

тирующего дерева выбирали по лучшей достоверности клад, длину ветвей вычисляли по средним значениям параметров промежуточных деревьев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованной популяции *A. salina* обнаружено четыре гаплотипа H1–H4 (табл. 1, рис. 1). Один из выделенных гаплотипов был найден у пяти особей, три остальных – единожды. Важно отметить, что все четыре гаплотипа отмечены только в популяции из оз. Сасык-Сиваш, следовательно, их можно считать уникальными, и, возможно, эндемичными для п-ова Крым.

Всего для вида *A. salina* выявлено 76 гаплотипов (табл. 1), 16 из них – общие для разных популяций, 60 – уникальные, встречающиеся только в одной популяции. Популяционно-генетические параметры свидетельствуют о достаточно высоком разнообразии гаплотипов у *A. salina* (табл. 2). Для обитающих в Европе особей инвазивного вида

Таблица 1. Гаплотипы (H) *Artemia salina*, найденные в разных частях ареала и проанализированные в данной работе

Гаплотип— число особей	Сокращенное название популяции	Географическое расположение	Номера в ГенБанке (NCBI)	Литературный источник
H1–5	SS	оз. Сасык-Сиваш, Крым	OQ376365 ON872209 OP753708 ON872211 ON872210	Данные авторов
H2–1	SS	То же	ON872208	То же
H3–1	SS	»	ON872206	»
H4–1	SS	»	ON872207	»
H5–6	BON, BRAS, MAT, PIN	Испания	DQ426827, DQ426836, DQ426851	Munoz et al., 2008
H6–1	MAT	То же	DQ426828	То же
H7–1	MAT	»	DQ426829	»
H8–1	BON, BRAS, MAT	»	DQ426830	»
H9–6	DON, EBR, ROC, POR, MOL, SGI	Испания, Италия	DQ426831, DQ426832, DQ426853, DQ426857, EU543475, EU543477	»
H10–1	DON, POR, ROC	Испания	DQ426833	»
H11–2	DON, POR	То же	DQ426834, DQ426856	»
H12–1	BRAS	»	DQ426835	»
H13–1	BRAS	»	DQ426837	»
H14–1	BRAS	»	DQ426838	»
H15–1	BRAS	»	DQ426839	»
H16–1	BRAS	»	DQ426840	»
H17–1	PIN	»	DQ426841	»
H18–1	PIN	»	DQ426842	»
H19–1	PIN	»	DQ426843	»
H20–1	PIN	»	DQ426844	»
H21–1	PIN	»	DQ426845	»
H22–1	PIN	»	DQ426846	»
H23–1	CER	»	DQ426847	»
H24–1	CER	»	DQ426848	»
H25–1	CER	»	DQ426849	»
H26–1	BON, CER	»	DQ426850	»
H27–1	POR	»	DQ426854	»
H28–1	MOL, POR, SGI	Испания, Италия	DQ426855	»
H29–1	EBR	Испания	DQ426858	»
H30–1	ROS	То же	EU543444	»
H31–7	SCA, MAL, LAM, SAL	»	EU543445, EU543446, EU543449, OM486989, OM486990, OM486995, OM486996	Sainz-Escudero et al., 2022
H32–1	MAL	»	EU543447	Munoz et al., 2008
H33–1	MAL	»	EU543448	То же
H34–5	CAM, SAL, SNT	»	EU543450, OM486997, OM486998, OM486999, OM487000	Sainz-Escudero et al., 2022, Eimanifar et al., 2014
H35–1	CAM	»	EU543451	Munoz et al., 2008
H36–1	JAD	Марокко	EU543452	То же

Таблица 1. Окончание

Гаплотип— число особей	Сокращенное название популяции	Географическое расположение	Номера в ГенБанке (NCBI)	Литературный источник
H37—1	JAD	То же	EU543453	»
H38—6	JAD, MEG	Марокко, Тунис	EU543454, KF691509, KF691510, KF691511, KF691512, KF691513	Munoz et al., 2008, Eimanifar et al., 2014
H39—1	JAD	Марокко	EU543455	Munoz et al., 2008
H40—2	ADH, SAH	Тунис	EU543456, EU543458	То же
H41—2	ADH, LIB	Тунис, Ливия	EU543457, EU543460	»
H42—1	ADH	Тунис	EU543459	»
H43—1	ADH	То же	EU543461	»
H44—1	ADH	»	EU543462	»
H45—1	LIB, SAH	»	EU543463	»
H46—1	LIB, SAH	»	EU543464	»
H47—1	SAH	»	EU543466	»
H48—1	GAR	Алжир	EU543467	»
H49—2	GAR, REL	То же	EU543468, KF691135	Munoz et al., 2008, Sainz- Escudero et al., 2022
H50—1	GAR	»	EU543469	Munoz et al., 2008
H51—1	WAD	Египет	EU543470	То же
H52—1	WAD	То же	EU543471	»
H53—1	LIB	Тунис	EU543472	»
H54—2	CYP, LAR	Кипр	EU543473, OM486981	Munoz et al., 2008, Sainz- Escudero et al., 2022)
H55—1	SGI	Италия	EU543474	Munoz et al., 2008
H56—1	SGI	То же	EU543476	То же
H57—1	MOL	»	EU543478	»
H58—1	MOL	»	EU543479	»
H59—1	MES	»	EU543480	»
H60—1	MES	»	EU543481	»
H61—1	VEL	Южная Африка	EU543482	»
H62—1	VEL	То же	EU543483	»
H63—1	VEL	»	EU543484	»
H64—1	VEL	»	EU543485	»
H65—1*	DAPH	—	HQ972028	—
H66—2	REL	Алжир	KF691133, KF691134	Eimanifar et al., 2014
H67—1	REL	То же	KF691136	То же
H68—1	MEG	Тунис	KF691514	»
H69—4	SFA	То же	KF691515, KF691517, KF691518, KF691519	»
H70—1	SFA	»	KF691516	»
H71—1	LAR	Кипр	OM486980	Sainz-Escudero et al., 2022
H72—3	SID	Марокко	OM486982, OM486984, OM486985	То же
H73—1	SID	То же	OM486983	»
H74—1	FOR	Испания	OM486988	»
H75—2	BRU	То же	OM486991, OM486992	»
H76—2	LAG	»	OM486993, OM486994	»

Примечание. * — нуклеотидная последовательность использовалась в качестве внешней группы; “—” данные отсутствуют.

Таблица 2. Популяционно-генетические параметры исследованных *A. salina*

N	S	h	H_d	π	k	M
135	109	76	0.982	0.01868	9.6	115

Примечание. h – число гаплотипов, H_d – гаплотипическое разнообразие, k – среднее число нуклеотидных различий на популяцию, M – общее число нуклеотидных замен, N – число образцов, π – нуклеотидное разнообразие, S – число варибельных сайтов.

A. franciscana характерны более низкие значения гаплотипического разнообразия H_d (0.54) (Eimanifar, 2014), чем для *A. salina* (0.98) (табл. 2). Для коренных обитателей Евразии также отмечены более высокие значения H_d : *A. sinica* – 0.86, *A. urmiana* – 0.90, *A. tibetiana* – 0.98 (Eimanifar, 2014). Можно предположить, что найденные уникальные гаплотипы *A. salina* будут обнаружены и в других популяциях вида из гиперсоленых водоемов п-ова Крым. Не вызывает сомнений, что при дальнейших более масштабных исследованиях разнообразие гаплотипов существенно увеличится.

На рис. 1 дана карта ареала обитания *A. salina* с указанием мест расположения 37 различных локальных популяций, данные по которым приведены в табл. 1. Исследованные в нашей работе особи из двупольных популяций оз. Сасык-Сиваш образовали общую кладу с *A. salina* из Туниса, Ливии и Кипра (рис. 1: выделенная область на филогенетическом дереве). Анализ данных позволил

выделить в структуре гаплотипической сети группу, в которую входят уникальные гаплотипы *A. salina* из Ливии, Туниса, Египта, Кипра и Крыма, не обнаруженные в западной части средиземноморского региона (рис. 2: пунктирная область). Возможно, места обитания этих уникальных популяций можно отнести к плейстоценовым рефугиумам.

Выделенная группа популяций характеризуется уникальным генетическим разнообразием. Следует отметить, что западно-средиземноморские популяции с множеством общих гаплотипов находятся в одном миграционном коридоре птиц. Можно считать, что между популяциями существует регулярный обмен генами за счет транспортировки цист мигрирующими птицами (Green et al., 2005). Ранее было убедительно показано, что структура миграционных путей птиц – важный фактор, определяющий филогеографию *Artemia* (Munoz et al., 2013). Подобное предположение было сделано и для другого вида ракообразных (копеподы *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885)), также имеющего покоящиеся яйца и широко распространенного в Средиземноморско-Черноморском регионе (Anufrieva, Shadrin, 2015).

Появление инвазивных видов *Artemia*, в первую очередь *A. monica* (= *A. franciscana*), может повлечь за собой сокращение крымского ареала *A. salina* и, следовательно, быстрое и значительное снижение генетического разнообразия. Важно отметить, что высокой адаптируемости *A. monica* (возможно, и других видов *Artemia*) в новых условиях обитания способствует наличие различ-

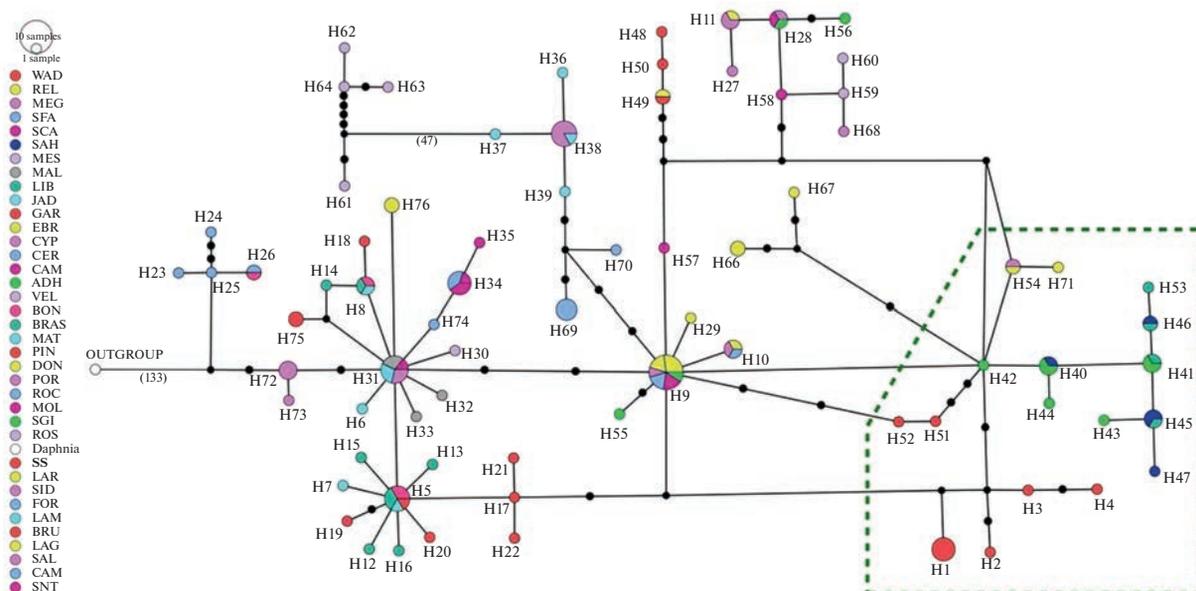


Рис. 2. Генеалогические связи между COI гаплотипами из популяций *A. salina* (TCS сеть). Пунктирной линией выделены уникальные гаплотипы из Ливии, Туниса, Египта, Кипра и Крыма. Черные точки – число мутаций; в скобках – число нуклеотидных замен. Жирным курсивом указана популяция озера Сасык-Сиваш (SS).

ных альтернативных паттернов экспрессии генов (De Vos et al., 2021; Lee et al., 2022). Таким образом, наличие альтернативных вариантов реализации генотипа обеспечивает возможность перехода в новых условиях от одних гомеостатических стратегий к другим, что может повышать инвазивность и адаптацию вида к новым местам обитаниям. Однако, исходя из большого разнообразия и временной изменчивости гиперсоленых водоемов в Крыму, высокой адаптивной способности видов *Artemia* и наличие у них цист, можно с высокой степенью вероятности предположить, что все четыре двуполовых вида *Artemia* будут устойчиво сосуществовать с партеногенетическими популяциями в Крыму, сменяя друг друга. Будет ли при этом снижаться генетическое разнообразие аборигенных популяций *A. salina*, смогут показать лишь дальнейшие многолетние исследования.

Выводы. Изучение филогенетических связей и филогеографической структуры популяций *A. salina*, проведенное по митохондриальному маркерному гену COI, позволило выделить две разнородные группы популяций. Для западно-средиземноморских популяций характерно наличие множества общих гаплотипов, что может быть обусловлено их расположением в одном миграционном коридоре птиц. Географически изолированные группы популяций из Ливии, Туниса, Египта, Кипра и Крыма характеризуются уникальными гаплотипами, не встречающимися в западной части средиземноморского региона. В крымской популяции артемии зарегистрированы уникальные, предположительно эндемичные для Крыма, гаплотипы. Появление инвазионных видов *Artemia*, в первую очередь *A. monica* (= *A. franciscana*), может повлечь за собой быстрое сокращение крымского ареала *A. salina* и вызванное этим значительное снижение генетического разнообразия вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Генетические исследования проведены в рамках программы “Приоритет – 2030” Севастопольского гос. университета (стратегический проект № 3, № 121121700318-1). Полевые исследования оз. Сасык-Сиваш выполнены в рамках Госзадания Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН № 121041500203-3 “Изучение особенностей структуры и динамики экосистем соленых озер и лагун в условиях климатической изменчивости и антропогенной нагрузки для создания научных основ их рационального использования”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балушкина Е.В., Голубков С.М., Голубков М.С. и др. 2009. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию

экосистем соленых озер Крыма // Журн. общ. биол. Т. 70. № 6. С. 504.

Adamowicz S.J., Purvis A. 2005. How many branchiopod crustacean species are there? Quantifying the components of underestimation // Global Ecol. Biogeogr. V. 14. P. 455.
https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00164.x

Adamowicz S.J., Menu-Marque S., Hebert P.D., Purvis A. 2007. Molecular systematics and patterns of morphological evolution in the Centropagidae (Copepoda: Calanoida) of Argentina // Biol. J. Linnean Soc. V. 90. P. 279.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00723.x

Anufrieva E.V., Shadrin N.V. 2015. Morphometric variability of Arctodiaptomussalinus (Copepoda) in the Mediterranean-Black Sea region // Zool. Res. V. 18. № 36(6). P. 328.

Anufrieva E., Kolesnikova E., Revkova T. et al. 2022. Human-Induced Sharp Salinity Changes in the World's Largest Hypersaline Lagoon Bay Sivash (Crimea) and Their Effects on the Ecosystem // Water. V. 14 (3)403.
https://doi.org/10.3390/w14030403

De Gelas K., De Meester L. 2005. Phylogeography of *Daphnia magna* in Europe // Mol. Ecol. V. 14. P. 753.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02434.x

De Meester L., Gómez A., Okamura B., Schwenk K. 2002. The Monopolization hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms // Acta Oecologica. V. 23. P. 121.
https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01145-1

De Vos S., Rombauts S., Coussement L. et al. 2021. The genome of the extremophile *Artemia* provides insight into strategies to cope with extreme environments // BMC Genom. V. 22 (1). P. 1. https://bmcgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-021-07937-z

Eimanifar A., Van Stappen G., Marden B., Wink M. 2014. *Artemia* biodiversity in Asia with the focus on the phylogeography of the introduced American species *Artemia franciscana* Kellogg, 1906. // Mol. Phylogen. and Evol. V. 79. P. 392.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.027

Frisch D., Green A.J., Figuerola J. 2007. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds // Aquat. Sci. V. 69(4). P. 568.
https://doi.org/10.1007/s00027-007-0915-0

Fontaneto D. 2019. Long-distance passive dispersal in microscopic aquatic animals // Mol. Ecol. V. 7. P. 10.
https://doi.org/10.1186/s40462-019-0155-7

Green A.J., Sánchez M.I., Amat F. et al. 2005. Dispersal of invasive and native brine shrimps *Artemia* (Anostraca) via waterbirds // Limnol., Oceanogr. V. 50. P. 737.

Gómez A., Carvalho G.R., Lunt D.H. 2000. Phylogeography and regional endemism of a passively dispersing zooplankton: mitochondrial DNA variation in rotifer resting egg banks // Proc. Royal Soc. Series B. V. 267. P. 2189.
https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.2.0737

Gómez A., Serra M., Carvalho G.R., Lunt D.H. 2002. Speciation in ancient cryptic species complexes: evidence from the molecular phylogeny of *Brachionus plicatilis* (Rotifera) // Evolution. V. 56. P. 1431.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01455.x

- Gómez A., Montero-Pau J., Lunt D.H. et al. 2007. Persistent genetic signatures of colonization in *Brachionus manjavacas* rotifers in the Iberian Peninsula // *Mol. Ecol.* V. 16. P. 3228.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03372.x
- Hebert P.D. 1998. Variable environments and evolutionary diversification in inland waters // *Adv. Mol. Ecol.* P. 267.
- Hebert P.D., Witt J.D., Adamowicz S.J. 2003. Phylogeographical patterning in *Daphnia ambigua*: Regional divergence and intercontinental cohesion // *Limnol., Oceanogr.* V. 48. P. 261.
https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.1.0261
- Hessen D.O., Jensen T.C., Walseng B. 2019. Zooplankton diversity and dispersal by birds; insights from different geographical scales // *Frontiers in Ecol. and Evol.* V. 20. P. 7.
https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00074
- Hall T., Biosciences I., Carlsbad C. 2011. BioEdit: an important software for molecular biology // *GERF Bull Biosci.* V. 2(1) P. 60.
- Ishida S., Taylor D.J. 2007. Mature habitats associated with genetic divergence despite strong dispersal ability in an arthropod // *BMC Evol. Biol.* V. 7. P. 52.
https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-52
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGAX: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // *Mol. Biol. Evol.* V. 35(6). P. 1547.
https://doi.org/10.1093/molbev/msy096
- Lantushenko A., Meger Y., Gadzhi A. et al. 2022. *Artemia* spp. (Crustacea, Anostraca) in Crimea: New Molecular Genetic Results and New Questions without Answers // *Water.* V. 14(17). P. 2617.
https://doi.org/10.3390/w14172617
- Le J., Cho B.C., Park J.S. 2022. Transcriptomic analysis of brine shrimp *Artemia franciscana* across a wide range of salinities // *Mar. Genom.* V. 61: 100919.
https://doi.org/10.1016/j.margen.2021.100919
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction // *Meth. Ecol. and Evol.* V. 6. № 9. P. 1110.
https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410
- Marden B., Brown P., Bosteels T. 2020. Great Salt Lake *Artemia*: ecosystem functions and services with a global reach // *Great Salt Lake Biol.* P. 175.
https://doi.org/10.1080/10454438.2018.1484838
- Mergeay J., Verschuren D., De Meester L. 2005. Cryptic invasion and dispersal of an American *Daphnia* in East Africa // *Limnol., Oceanogr.* V. 50. P. 1278.
https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.4.1278
- Munoz J., Gomez A., Green A.J. et al. 2008. Phylogeography and local endemism of the native Mediterranean brine shrimp *Artemia salina* (Branchiopoda: Anostraca) // *Mol. Ecol.* V. 17(13). P. 3160.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03818.x
- Muñoz J., Amat F., Green A.J. et al. 2013. Bird migratory flyways influence the phylogeography of the invasive brine shrimp *Artemia franciscana* in its native American range // *Peer J.* V. 1. P. 200.
https://doi.org/10.7717/peerj.200
- Naceur H.B., Romdhan M.S., Stappen G.V. 2020. Potential Use of fatty acid profile for *Artemia* spp. discrimination // *Inland Water Biol.* V. 13. № 3. P. 434.
https://doi.org/10.1134/S199508292003013X
- Paland S., Colbourne J.K., Lynch M. 2005. Evolutionary history of contagious asexuality in *Daphnia pulex* // *Evolution.* V. 59. P. 800.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01754.x
- Penton E.H., Hebert P.D., Crease T.J. 2004. Mitochondrial DNA variation in North American populations of *Daphnia obtusa*: continentalism or cryptic endemism? // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 97.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02024.x
- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P. et al. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Syst. Biol.* V. 61. P. 539.
https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029
- Rozas J. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // *Mol. Biol. Evol.* V. 34. P. 3299.
https://doi.org/10.1093/molbev/msx248
- Sainz-Escudero L., López-Estrada E.K., Rodríguez-Flores P.C., García-París M. 2021. Settling taxonomic and nomenclatural problems in brine shrimps, *Artemia* (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca), by integrating mitogenomics, marker discordances and nomenclature rules // *Peer J.* V. 9. P. 10865.
https://doi.org/10.7717/peerj.10865
- Sainz-Escudero L., López-Estrada E.K., Rodríguez-Flores P.C., García-París M. 2022. Brine shrimps adrift: Historical species turnover in Western Mediterranean *Artemia* (Anostraca) // *Biol. Invasions.* V. 24. P. 2477.
https://doi.org/10.1007/s10530-022-02779-6
- Sanchez M.I., Paredes I., Lebouvier M., Green A.J. 2016. Functional role of native and invasive filter-feeders, and the effect of parasites: learning from hypersaline ecosystems // *PLoS One.* V. 11(8). e0161478.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161478
- Shadrin N., Stetsiuk A., Anufrieva E. 2022. Differences in mercury concentrations in water and hydrobionts of the Crimean saline lakes: does only salinity matter? // *Water.* V. 14(17): e2613.
https://doi.org/10.3390/w14172613
- Templeton A., Crandall K., Sing C. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequencedata. III. Cladogram estimation // *Genetics.* № 132. P. 619.
https://doi.org/10.1093/genetics/132.2.619
- Van Stappen G., Sui L., Hoa V.N. et al. 2020. Review on integrated production of the brine shrimp *Artemia* in solar salt ponds // *Rev. Aquac.* V. 12. P. 1054.
https://doi.org/10.1111/raq.12371
- Weider L.J., Hobaek A., Hebert P.D., Crease T.J. 1999. Holarctic phylogeography of an asexual species complex-II. Allozymic variation and clonal structure in Arctic *Daphnia* // *Mol. Ecol.* V. 8. P. 1.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00522.x
- Zierold T., Hanfling B., Gómez A. 2007. Recent evolution of alternative reproductive modes in the "living fossil" *Triops cancriformis* // *BMC Evol. Biol.* V. 7. P. 161.
https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-161

Unique Haplotypes of *Artemia salina* (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca) in Hypersaline Lake Sasyk-Sivash (Crimea)

A. O. Lantushenko¹, Ya. V. Meger^{1, *}, A. V. Gadzhi¹, E. V. Anufrieva^{1, 2}, and N. V. Shadrin^{1, 2}

¹Sevastopol State University, Sevastopol, Russia

²Federal Research Center A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the South Seas of the Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

*e-mail: meger_yakov@mail.ru

The genetic structure of the population of the *Artemia salina* (L., 1758) species from the hypersaline lake Sasyk-Sivash was studied on the basis of a fragment of the gene of the first subunit of cytochrome oxidase c (COI) of mitochondrial DNA. The phylogeny reconstruction was performed using all available nucleotide sequences of this gene for the *salina* species in the GenBank (NCBI) international database. Genealogical connections between COI haplotypes have been established and phylogeographic patterns have been revealed. Common haplotypes have been noted in Western Mediterranean populations, which may be a consequence of their location in a single migration corridor of birds, which, as is known, contribute to the passive spread of dormant stages of artemia. Geographically isolated groups of populations from Libya, Tunisia, Egypt, Cyprus and Crimea are characterized by unique haplotypes that are not currently found in other Mediterranean populations. It is suggested that unique haplotypes may be endemic to geographically remote regions.

Keywords: phylogenetic analysis, mitochondrial DNA, *Artemia salina*, haplotypes

УДК 595.33(285.32)(477.75)

ФАКТОР СОЛЕННОСТИ КАК ЛИМИТИРУЮЩИЙ ПОТЕНЦИАЛЬНОЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ БОГАТСТВО РАКООБРАЗНЫХ В ЭКОСИСТЕМАХ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОДОЕМОВ МИРА (ОБЗОР)

© 2023 г. Е. В. Ануфриева^{a, b, *}, Н. В. Шадрин^{a, b}

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

^bСевастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

*e-mail: lena_anufriieva@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2022 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Ракообразные (Crustacea) — одна из наиболее разнообразных и успешных групп в биосфере, освоившая помимо пресноводных и морских, также различные экстремальные местообитания. На основе собственных данных и >200 литературных источников на примере гиперсоленых вод проанализировано как степень экстремальности среды может ограничивать потенциальное таксономическое богатство ракообразных. Показано, что с ростом солености количество классов и отрядов подтипа Crustacea убывает линейно, родов и видов — экспоненциально. С увеличением солености среды вклад видов Arthropoda в общее видовое богатство животных гиперсоленых вод увеличивается с 49 до 100%, вклад видов Crustacea в общее видовое богатство Arthropoda растет с 66 до 78%, вклад Branchiopoda в видовое богатство Crustacea — с 19 до 71%. В гиперсоленых водоемах Крыма с соленостью в диапазоне от 35 до 120 г/л видовое богатство и состав фауны определяет совокупность прежде всего биотических факторов. Соленость играет важную роль и становится жестким экологическим фильтром лишь при более высоких значениях (>100–120 г/л).

Ключевые слова: Crustacea, таксономическое богатство, соленость, гиперсоленые воды, экологические фильтры

DOI: 10.31857/S0320965223050030, EDN: COENQN

ВВЕДЕНИЕ

Ракообразные (Crustacea Brünnich, 1772) — одна из наиболее разнообразных и успешных групп в биосфере. Они представлены парафилетической группой, в которой объединены таксоны “традиционных ракообразных”. В то же время, в некоторых современных системах таксоны Arthropoda и Crustacea вообще не используются, например (Schram, Koenemann, 2021). Эти вопросы сейчас находятся на стадии обсуждения, поэтому авторы придерживаются традиционной системы (Brusca, Brusca, 2003). Ее представители помимо “обычных” смогли освоить различные экстремальные местообитания, среди которых не только наземные и морские, но и подземные — пещеры, грунтовые и артезианские воды (Pesce, 1981; Bayliss, Laybourn-Parry, 1995; Karanovic, 2005; Турбанов, 2015; Benvenuto et al., 2015; Marin, 2017; Sha et al., 2018). Ракообразные — одна из наиболее

богатых видами групп, существующих в сообществах “черных курильщиков” (Ramirez-Llodra et al., 2007; Pedersen et al., 2010; Ivanenko et al., 2011; Benvenuto et al., 2015). Жизнь в подземных водах и сообществах “черных курильщиков” выработала у ряда видов комплекс приспособлений, включая использование биомассы хемолитотрофов (альтернативного источника энергии), не связанной с фотосинтезом (Dov, 2007; Benvenuto et al., 2015). Среди обитателей этих местообитаний есть истинные экстремофилы, которые не способны существовать в “нормальной” среде.

Ракообразные существуют в биотопах с очень высокой температурой. Например, высшие раки *Thermosbaena mirabilis* Monod, 1924 (Malacostraca, Thermosbaenacea) живут в горячих источниках при 46–48°C, встречаются до 70°C (Bruun, 1940; Dumont, 1978), *Thermosphaeroma smithi* Bowman, 1981 (Malacostraca, Isopoda) обитает при температуре до 44°C (Bowman, 1981). Виды ракушковых ракообразных *Thermopsis thermothermophila* Küllköylüoğlu, Meisch and Rust, 2003 (Küllköylüoğlu et al., 2003), *Heterocypris balnearia* (Moniez, 1893) и

Сокращения: ЭФ — экологический фильтр; CV — коэффициент вариации; *p* — уровень значимости; *R* — коэффициент корреляции, *R*² — коэффициент детерминации.

H. sabirae Gülen, 1985 (Klie, 1939; Gülen, 1985) обитают при температуре до 51–54°C. Есть и другие виды ракообразных, способные существовать при температуре >40°C (Laprida et al., 2006; Benvenuto et al., 2015). Следует отметить, что нет истинно термофильных видов. Все виды, найденные при >35°C, живут и при более низких температурах, где наблюдается оптимум их развития. Ракообразными освоены местообитания с высокими концентрациями различных токсичных веществ, например, в оз. Моно (США) жаброногий рак *Artemia monica* Verrill, 1869 (Anostraca) найден при концентрации мышьяка в тысячи раз большей, чем допустимо для подавляющего большинства видов животных (Oremland et al., 2004). Некоторые виды Copepoda (Haracticoida, Cyclopoida, Calanoida), Amphipoda (Gammaridae, Hyperiidae), Mysida и Decapoda живут в поровых гиперсоленых водах морских льдов Арктики и Антарктики (Arndt, Swadling, 2006; Arrigo, 2014). Это возможно, так как с ростом солености понижается точка замерзания воды, и рассол, уменьшаясь в объеме, может оставаться жидким до –35°C (Шадрин, Ануфриева, 2018).

С ростом солености не только понижается точка замерзания воды, также уменьшается растворимость кислорода и увеличивается растворимость ряда токсических веществ (Шадрин, Ануфриева, 2018). С увеличением солености убывает теплоемкость рапы, это приводит к тому, что в гиперсоленых водоемах ее температура может достигать 50–55°C (Шадрин, Ануфриева, 2018). Эти и другие особенности делают гиперсоленые воды полиэкстремальными по своей природе. В настоящее время зависимость видового богатства животных от солености хорошо изучена в пресноводных и морских водоемах (Хлебович, 1974, 2012; Хлебович, Аладин, 2010; Алимов и др., 2013). Для гиперсоленых вод, несмотря на многочисленные исследования (Moore, 1952; Hedgpeth, 1959; Hammer, 1986; Britton, Johnson, 1987; Zhao, He, 1999; Pinder et al., 2005; Timms, 2009), вопрос зависимости видового богатства животных от солености все еще остается недостаточно изученным. Последний обзор (Sacco et al., 2021) показал, что в гиперсоленых водах мира суммарное количество всех таксонов убывает с ростом солености >35 г/л. Влияние солености на видовое богатство неодинаково в разных таксонах. Например, в разнотипных водоемах Средиземноморского региона с ростом солености доля ракообразных в общем видовом обилии увеличивается, а насекомых, наоборот, уменьшается (Voix et al., 2007).

Цель работы – выявить, как соленость в гиперсоленом диапазоне может ограничивать таксономическое богатство ракообразных; проверить две ранее сформулированные гипотезы: первая – с ростом солености увеличивается вклад ракообразных в общее видовое богатство беспо-

звоночных водоемов, вторая – зависимость видового богатства от солености воды достаточно надежно аппроксимируется регрессионными уравнениями, но параметры уравнений неодинаковы для разных таксонов ракообразных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Кроме результатов собственных исследований фауны гиперсоленых водоемов, использованы данные из 203 источников, найденные, прежде всего, через поисковую систему Google Scholar <https://scholar.google.com> (Ануфриева, 2022). При поиске применяли различные сочетания ключевых терминов “гиперсоленый/гипергалинный” + “название таксона”, например “Ракообразные”, “Копеподы” и др. В результате получены данные по видам ракообразных в разнотипных гиперсоленых местообитаниях (озерах, лагунах, прудах, эстуариях и др.) всех континентов (за исключением Антарктиды) в >300 водоемах мира (Ануфриева, 2022). Данные авторов по количеству видов во всех найденных типах животных для разных диапазонов солености опубликованы ранее с картой по основным регионам исследованных гиперсоленых вод (Sacco et al., 2021).

При анализе данных использовали обычные статистические подходы. Расчет средних, коэффициентов вариации CV , корреляции R , детерминации R^2 , уровней значимости p и параметров уравнений регрессии проводили в MS Excel 2007. При расчете параметров уравнений были использованы данные по 259 видам ракообразных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарно в мире в диапазоне солености от 35 до 50 г/л найдены животные, относящиеся к 12 типам, 25 классам, 83 отрядам, 455 родам и 809 видам (Sacco et al., 2021). До 49% всех этих видов относится к типу Arthropoda (Crustacea и Insecta). Анализ всего массива имеющихся данных показал, что с ростом солености число классов и отрядов подтипа Crustacea убывает линейно, родов и видов – экспоненциально (рис. 1). При увеличении солености на 30 г/л число классов ракообразных уменьшается в среднем на 4% ($CV = 0.100$), отрядов – на 11% ($CV = 0.142$), родов – на 29% ($CV = 0.239$), видов – на 29% ($CV = 0.186$). Среднее число видов в роде во всем интервале солености составляло ~2 ($CV = 0.110$). Не выявлено единого тренда изменения этого показателя с ростом солености.

Класс Branchiopoda. В диапазоне солености от 35 до 250 г/л отмечено два отряда Anostraca и Anoplopoda (надотряд Cladocera), при солености от 251 до >310 г/л – один отряд Anostraca. Число родов и видов экспоненциально уменьшается с ростом солености (рис. 2). Показатель экспоненты для родов – (–0.008), для видов – (–0.007) (рис. 2а–2в),

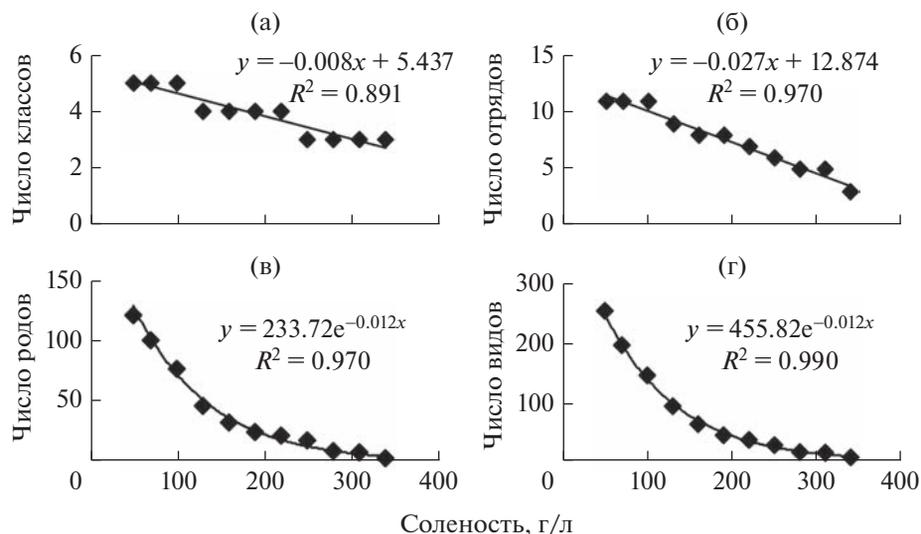


Рис. 1. Зависимость числа классов (а), отрядов (б), родов (в) и видов (г) подтипа Crustacea от солености (по данным для 259 видов).

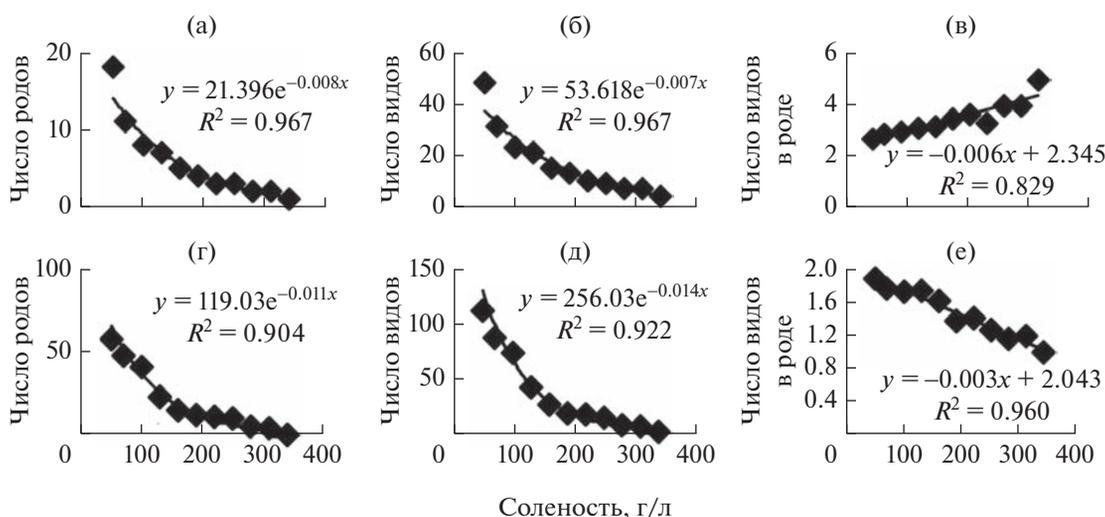


Рис. 2. Зависимость числа родов (а, г), видов (б, д) и среднего числа видов в роде (в, е) от солености у Branchiopoda (а–в) (по данным для 49 видов) и Serepoda (г–е) (по данным для 112 видов).

т.е. с ростом солености уменьшение числа родов и видов почти одинаково. При увеличении солености на 30 г/л число родов уменьшается в среднем на 24% ($CV = 0.210$), видов – на 20% ($CV = 0.150$). Расчет показал, что среднее число видов в роде во всем интервале солености достигает 3.5 ($CV = 0.186$), при этом значение достоверно возрастает с ростом солености от трех до пяти (рис. 2а–2в). Такой необычный вид зависимости связан с тем, что число родов убывает несколько быстрее, чем видов. Следует заметить, что если число видов Anoporida сильно убывает с ростом солености и при солености >220 г/л остается только один вид *Moina salina* Daday, 1888, то для Anos-

ггаса количество видов мало меняется, особенно в родах *Artemia* и *Parartemia*.

Класс Serepoda. В диапазоне солености 35–310 г/л отмечено три отряда (Calanoida, Cyclopoida и Naupacticoidea), при солености >310 г/л – один отряд (Naupacticoidea). Число родов и видов экспоненциально уменьшается с ростом солености (рис. 2г–2е). При увеличении солености на 30 г/л число родов снижается в среднем на 28% ($CV = 0.315$), видов – на 32% ($CV = 0.335$). Расчет показал, что среднее число видов в роде во всем интервале солености составляет 1.5 ($CV = 0.202$), и постепенно достоверно убывает при росте солености с двух видов до одного (рис. 2г–2е). При со-

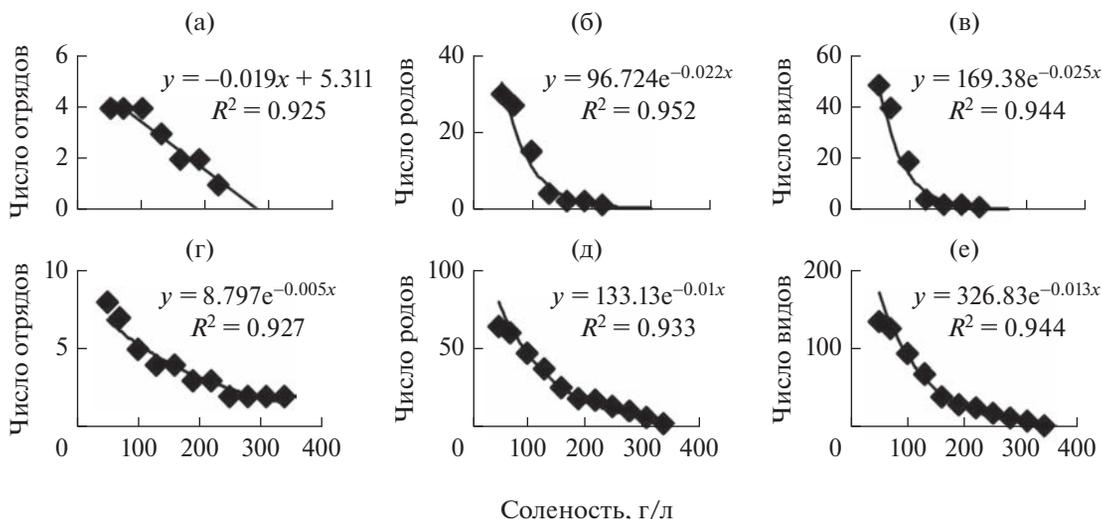


Рис. 3. Зависимость числа отрядов (а, г), родов (б, д) и видов (в, е) от солености класса Malacostraca (а–в) (по данным для 49 видов) и подтипа Nephropoda (г–е) (по данным для 135 видов).

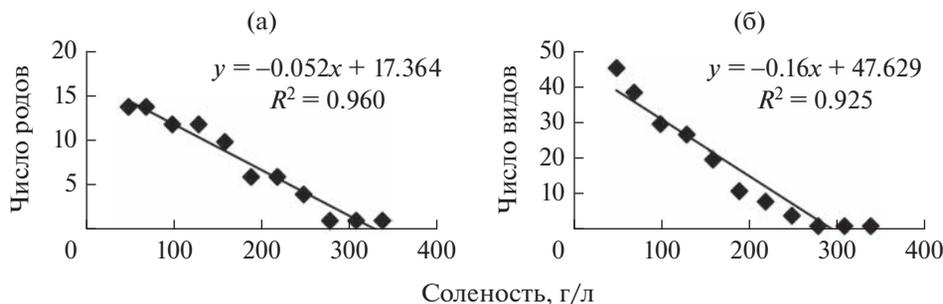


Рис. 4. Зависимость числа родов (а) и видов (б) класса Ostracoda от солености (по данным для 46 видов).

лености от 310 до 360 г/л отмечен только один вид *Cletocampus retrogressus* Shmankevitch, 1875 (водоемы Европы и Азии).

Класс Malacostraca. С ростом солености число отрядов убывает линейно, а родов и видов – экспоненциально (рис. 3а–3в). При увеличении солености на 30 г/л число родов снижается в среднем на 38% ($CV = 0.445$), видов – на 42% ($CV = 0.480$). В диапазоне солености от 35 до 130 г/л среднее число видов в роде уменьшается с ростом солености от двух видов до одного ($R = 0.991$; $p = 0.0005$), при более высокой солености до 200 г/л остается лишь один вид *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931).

Класс Thecostraca. В диапазоне солености 35–80 г/л встречено всего три вида, которые относятся к двум родам отряда Balanomorpha – *Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854), *A. eburneus* (Gould, 1841), *Fistulobalanus pallidus* (Darwin, 1854).

Класс Ostracoda. Во всем диапазоне солености отмечен один отряд Podocoripida. С ростом солености число родов убывает линейно, видов – экспоненциально (рис. 4).

При увеличении солености на 30 г/л число родов уменьшается в среднем на 18% ($CV = 0.304$), видов – на 27% ($CV = 0.325$). В диапазоне солености 35–250 г/л среднее число видов в роде снижается при росте солености от трех до одного вида ($R = 0.99$; $p = 0.0005$), а при более высокой солености 221–325 г/л остается один вид *Eucypris mareotica* (Fischer, 1855).

Подтип Nephropoda. Во всем диапазоне солености отмечен только один класс Insecta. Число отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшается с ростом солености (рис. 3г–3е). Общее число отрядов, родов и видов Crustacea во всех интервалах солености превышает таковых Nephropoda: число отрядов в среднем в 2.2 раза ($CV = 0.237$), родов – в 1.4 раза ($CV = 0.174$), видов – в 1.8 раз ($CV = 0.343$).

Приведенные данные убедительно подтверждают гипотезу, что зависимость количества видов от солености воды может быть достаточно надежно описана регрессионными уравнениями, но их параметры при этом неодинаковы для разных

Таблица 1. Вклад представителей разных таксонов в видовое богатство животных гиперсоленых вод

Таксон	Соленость, г/л										
	35–50	51–70	71–100	101–130	131–160	161–190	191–220	221–250	251–280	281–310	>310
Вклад Arthropoda в общее число всех видов животных, %											
Arthropoda	49	54	57	76	82	87	90	90	90	92	100
Вклад отдельных подтипов Arthropoda в общее число видов Arthropoda, %											
Chelicerata	<1	<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea	66	61	61	58	62	61	60	61	57	65	78
Hexapoda	34	39	39	42	38	39	40	39	43	35	22
Вклад отдельных классов Crustacea в общее число всех видов Crustacea, %											
Branchiopoda	19	16	16	23	25	31	30	36	50	53	71
Copepoda	43	44	49	44	41	40	46	50	44	40	14
Malacostraca	19	20	13	4	3	4	3	0	0	0	0
Thecostraca	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracada	18	20	20	28	31	24	22	14	6	7	14

таксонов ракообразных. С увеличением солености меняется вклад различных таксонов в общее видовое богатство фауны (табл. 1).

С ростом солености вклад видов Arthropoda в общее видовое богатство животных гиперсоленых вод, как и предполагалось (гипотеза 1), увеличивается с 49 до 100%; вклад видов Crustacea в общее видовое богатство Arthropoda растет с 66 до 78%, вклад Branchiopoda в видовое богатство Crustacea – с 19 до 71%. Из этого можно сделать вывод, что существуют определенные закономерности изменения не только общего видового богатства животных, в частности ракообразных, с ростом солености, но и структуры фауны. Один из факторов, обеспечивающих успех ракообразных в гиперсоленых водоемах, – наличие покоящихся стадий, которые могут сохранять жизнеспособность в несовместимые с активной жизнью периоды (Shadrin et al., 2015).

Соленость надо рассматривать как ЭФ (environmental filter). ЭФ – неслучайные факторы, которые сужают диапазон возможных вариантов наборов видов (Chessman, Royal, 2004; Díaz et al., 2007; Shadrin et al., 2019). Состав локальных сообществ может меняться по двум основным причинам: возможность попадания видов в водоем в результате расселения и наличие фильтрующего отбора комплексом абиотических и биотических факторов экосистемы (Menéndez-Serra et al., 2023). Процессы пассивного и активного расселения случайны, часто зависят от редких климатических событий (Anufrieva, Shadrin, 2018). Наличие ЭФ ограничивает возможность существования того или иного вида в конкретном водоеме и ведет к формированию более предсказуемого видового состава (Kraft et al., 2015). Реализация такой возможности в конкретном водоеме опреде-

ляется всей совокупностью абиотических и биотических факторов. В относительно комфортной морской и пресноводной среде биотические отношения играют основную роль (Ивлев, 1955; Дгебуадзе и др., 2008). В относительно экстремальных условиях фактор, обеспечивающий экстремальность среды, начинает играть роль жесткого ЭФ, существенно ограничивая возможные варианты видового состава (Shadrin et al., 2019; Chen et al., 2022). Так, в гиперсоленых водоемах Крыма в диапазоне 35–120 г/л соленость не выступает основным фактором, определяющим видовое богатство и состав фауны, в его роли выступает совокупность всех других факторов (температурный режим, концентрация кислорода и др.), прежде всего, биотических (продуктивность водоема, хищничество, конкуренция и др.). И только при более высоких значениях сама соленость начинает играть роль жесткого ЭФ (Шадрин, Ануфриева, 2018; Shadrin et al., 2019; Anufrieva et al., 2022).

Проведенный количественный анализ зависимости видового богатства от солености в гиперсоленых водоемах для трех пространственных масштабов/шкал (конкретный водоем, водоемы Крыма, глобальный) показал, что наиболее высокий коэффициент детерминации был для глобального масштаба, наименьший – для конкретного водоема (рис. 5). Следовательно, связь числа видов с соленостью, ее роль как ЭФ, убывает с уменьшением пространственного масштаба. Это является общей закономерностью: чем на большей пространственной шкале рассматривается видовой пул организмов, тем большую роль играют ЭФ при его формировании (Chessman, Royal, 2004; Chalmandrier et al., 2013). Например, рассмотрим соотношение регионального и локаль-

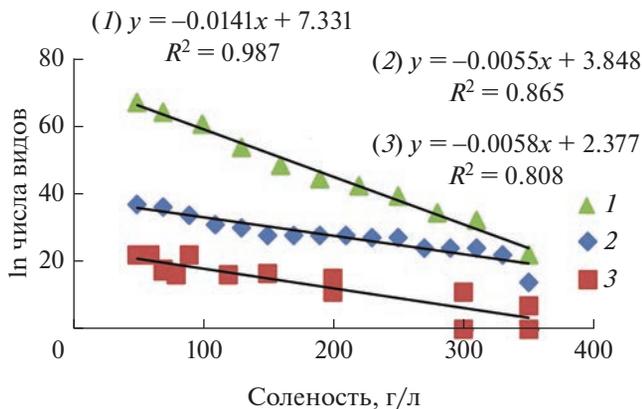


Рис. 5. Зависимость числа видов от солености на разных пространственных масштабах (1 – глобальный масштаб, 2 – все гиперсоленые водоемы Крыма, 3 – в отдельно взятом крымском гиперсоленом озере).

ного масштабов. Можно сказать, что происходит как бы фильтрация видов из регионального пула в отдельные сообщества водоемов (Сухих, Лазарева, 2022).

В этом случае, наряду с ЭФ, существенную роль начинают играть сложившиеся биотические отношения в данном конкретном водоеме (Leibold et al., 2010; Bello et al., 2013; Bruno et al., 2016).

Выводы. Рост солености выше 35 г/л уменьшает комфортность среды, действуя как фильтр, ограничивающий состав видов, которые могут существовать в водоеме. С ростом солености потенциальное таксономическое богатство уменьшается. Обе заявленные в целях работы гипотезы подтвердились. В каждом отдельном водоеме при солености < 120 г/л отбор видов из этого потенциально возможного набора зависит, в первую очередь, от биотических отношений, а также совокупности абиотических факторов (температуры, концентрации кислорода и др.).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Библиографический поиск и написание статьи выполнены в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН № 121041500203-3, статистические расчеты проведены в рамках программы Приоритет-2030 Севастопольского государственного университета (стратегический проект № 3), № НИОКТР 121121700318-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб: Наука.
Ануфриева Е.В. 2022. Разнообразие и роль животных в структуре, функционировании и динамике экосистем гиперсоленых вод: Дис. ... докт. биол. наук.

Севастополь: Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН. 349 с.
Дгебуадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю., Айбулатов Д.Н. 2008. Роль биотических взаимоотношений в динамике сообществ ветвистоусых ракообразных // Успехи соврем. биологии. Т. 128. № 2. С. 160.
Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Москва: Пищепромиздат.
Сухих Н.М., Лазарева В.И. 2022. Первые результаты молекулярно-генетического анализа европейского вселенца *Eurytemora velox* (Crustacea, Calanoida) // Биология внутр. вод. Т. 15. № 2. С. 205. <https://doi.org/10.31857/S0320965222020140>
Турбанов И.С. 2015. Обзор подземной фауны равноногих ракообразных (Crustacea, Isopoda) Кавказа. Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг: Сб. матер. II Междунар. науч.-практ. конф. (14–16 октября 2015 г.). Майкоп: Изд-во АГУ. С. 82.
Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука.
Хлебович В.В. 2012. Очерки экологии особи. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН.
Хлебович В.В., Аладин Н.В. 2010. Фактор солености в жизни животных // Вестник РАН. Т. 80. № 5–6. С. 527.
Шадрин Н.В., Ануфриева Е.В. 2018. Экосистемы гиперсоленых водоемов: структура и трофические связи // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 6. С. 418.
Anufrieva E.V., Shadrin N.V. 2018. Extreme hydrological events destabilize aquatic ecosystems and open doors for alien species // Quat. Int. V. 475. P. 11.
Anufrieva E., Kolesnikova E., Revkova T. et al. 2022. Human-induced sharp salinity changes in the world's largest hypersaline lagoon bay Sivash (Crimea) and their effects on the ecosystem // Water. V. 14. Iss. 3. Article no. 403 (17 p.).
Arndt C.E., Swadling K.M. 2006. Crustacea in Arctic and Antarctic Sea ice: distribution, diet and life history strategies // Adv. Mar. Biol. V. 51. P. 197.
Arrigo K.R. 2014. Sea ice ecosystems // Ann. Rev. Mar. Sci. V. 6. P. 439.
Bayliss P.R., Laybourn-Parry J. 1995. Seasonal abundance and size variation in Antarctic populations of the cladoceran *Daphniopsis stuederi* // Antarct. Sci. V. 7. Iss. 4. P. 393.
Bello F.D., Lavorel S., Lavergne S. et al. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps // Ecography. V. 36. Iss. 3. P. 393.
Benvenuto C., Knott B., Weeks S. 2015. Crustaceans of extreme environments // Lifestyles and Feeding Biol. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 379.
Boix D., Gascón S., Sala J. et al. 2007. Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies // Pond Conservation in Europe. Dordrecht: Springer. P. 53.
Bowman T.E. 1981. *Thermosphaeroma milleri* and *T. smithi*, new sphaeromatid isopod crustaceans from hot springs in Chihuahua, Mexico, with a review of the genus // J. Crustac. Biol. V. 1. Iss. 1. P. 105.
Britton R.H., Johnson A.R. 1987. An ecological account of a Mediterranean salina: the Salin de Giraud, Camargue (S. France) // Biol. Conserv. V. 42. Iss. 3. P. 185.

- Bruno D., Gutiérrez—Cánovas C., Sánchez—Fernández D. et al. 2016. Impacts of environmental filters on functional redundancy in riparian vegetation // *J. Appl. Ecol.* V. 53. Iss. 3. P. 846.
- Brusca R.C., Brusca G.J. 2003. Phylum Arthropoda: Crustacea // *Invertebrates*. Massachusetts: Sinauer Associates. P. 511.
- Bruun A.F. 1940. Observations on *Thermosbaena mirabilis* Monod from the hot springs of El-Hamma, Tunisia // *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* V. 103. P. 493.
- Chalmandrier L., Münkemüller T., Gallien L. et al. 2013. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns // *J. Veg. Sci.* V. 24. Iss. 5. P. 853.
- Chen X., Li Z., Boda P. et al. 2022. Environmental filtering in the dry season and spatial structuring in the wet: different fish community assembly rules revealed in a large subtropical floodplain lake // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 29. P. 69875.
- Chessman B.C., Royal M.J. 2004. Bioassessment without reference sites: use of environmental filters to predict natural assemblages of river macroinvertebrates // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 23. № 3. P. 599.
- Díaz S., Lavorel S., Chapin F.S. et al. 2007. Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters // *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Heidelberg: Springer. P. 81.
- Dov F. 2007. Ophel: a groundwater biome based on chemoautotrophic resources. The global significance of the Ayyalon cave finds, Israel // *Hydrobiologia*. V. 592. P. 1.
- Dumont H.J. 1978. *Thermosbaena mirabilis* Monod, 1924: situation actuelle de la population du biotope-type et proposition de mesures à prendre (Crustacea, Pancarida, Thermosbaenacea) // *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Zool.* 3ième sér. V. 512. № 41. P. 43.
- Gülen D. 1985. The species and distribution of the group Podocopa (Ostracoda: Crustacea) in the freshwaters of western Anatolia // *Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Mecmuası Seri B50*. P. 65.
- Hammer U.T. 1986. Saline lake ecosystems of the world. Dordrecht: Dr. W. Junk Publ.
- Hedgpeth J.W. 1959. Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters // *Archivio di Oceanografia e Limnologia*. V. 11. P. 111.
- Ivanenko V., Ferrari F.D., Defaye D. et al. 2011. Description, distribution and microhabitats of a new species of Tisbe (Copepoda: Harpacticoida: Tisbidae) from a deep-sea hydrothermal vent field at the Mid-Atlantic Ridge (37 degrees N, Lucky Strike) // *Cah. Biol. Mar.* V. 52. № 1. P. 89.
- Karanovic I. 2005. A new Candoninae genus (Crustacea: Ostracoda) from subterranean waters of Queensland, with a cladistic analysis of the tribe Candonopsini // *Mem. Queensl. Mus.* V. 50. № 2. P. 303.
- Klie W. 1939. Zur Kenntnis von *Cypris balnearia* Moniez (Ostracoda) // *Zool. Anz.* V. 126. P. 298.
- Kraft N.J., Adler P.B., Godoy O. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor // *Funct. Ecol.* V. 29. Iss. 5. P. 592.
- Külköylüoğlu O., Meisch C., Rust R.W. 2003. *Thermopsis thermophila* n. gen. n. sp. from hot springs in Nevada, U.S.A. (Crustacea, Ostracoda) // *Hydrobiologia*. V. 499. P. 113.
- Laprida C., Díaz A., Ratto N. 2006. Ostracods (Crustacea) from thermal waters, southern Altiplano, Argentina // *Micropaleontology*. V. 52. № 2. P. 177.
- Leibold M.A., Economo E.P., Peres-Neto P. 2010. Metacomunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography // *Ecol. Lett.* V. 13. Iss. 10. P. 1290.
- Marin I. 2017. *Troglocaris (Xiphocaridinella) kumistavi* sp. nov., a new species of stygobiotic atyid shrimp (Crustacea: Decapoda: Atyidae) from Kumistavi Cave, Imereti, Western Georgia, Caucasus // *Zootaxa*. V. 4311. № 4. P. 576.
- Menéndez-Serra M., Ontiveros V.J., Cáliz J. et al. 2023. Understanding stochastic and deterministic assembly processes in microbial communities along temporal, spatial and environmental scales // *Mol. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/mec.16842>
- Moore J.E. 1952. The Entomostraca of southern Saskatchewan // *Can. J. Zool.* V. 30. № 6. P. 410.
- Oremland R.S., Stolz J.F., Hollibaugh J.T. 2004. The microbial arsenic cycle in Mono Lake, California // *FEMS Microbiol. Ecol.* V. 48. Iss. 1. P. 15.
- Pedersen R.B., Rapp H.T., Thorseth I.H. et al. 2010. Discovery of a black smoker vent field and vent fauna at the Arctic Mid-Ocean Ridge // *Nat. Commun.* V. 1. P. 1.
- Pesce G.L. 1981. Some harpacticoids from subterranean waters of Greece (Crustacea: Copepoda) // *Ital. J. Zool.* V. 48. Iss. 3–4. P. 263.
- Pinder A.M., Halse S.A., McRae J.M., Shiel R.J. 2005. Occurrence of aquatic invertebrates of the wheatbelt region of Western Australia in relation to salinity // *Hydrobiologia*. V. 543. Iss. 1. P. 1.
- Ramirez-Llodra E., Shank T.M., German C.R. 2007. Biodiversity and biogeography of hydrothermal vent species: thirty years of discovery and investigations // *Oceanography*. V. 20. № 1. P. 30.
- Sacco M., White N.E., Harrod C. et al. 2021. Salt to conserve: a review on the ecology and preservation of hypersaline ecosystems // *Biol. Rev.* V. 96. Iss. 6. P. 2828.
- Schram F.R., Koenemann S. 2021. Evolution and Phylogeny of Pancrustacea: A Story of Scientific Method. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Sha Z., Wang Y. 2018. Phylogenetic position of Alvinocarididae (Crustacea: Decapoda: Caridea): New insights into the origin and evolutionary history of the hydrothermal vent alvinocarid shrimps // *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* V. 141. P. 93.
- Shadrin N.V., Anufrieva E.V., Amat F., Eremin O.Y. 2015. Dormant stages of crustaceans as a mechanism of propagation in the extreme and unpredictable environment in the Crimean hypersaline lakes // *Chin. J. Oceanol. Limnol.* V. 33. № 33. P. 1362.
- Shadrin N.V., Belyakov V.P., Bazhova A.I., Anufrieva E.V. 2019. The role of salinity as an environmental filtering factor in the determination of the Diptera taxonomic composition in the Crimean waters // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* № 420. Article no. 3 (7 p.).
- Timms B.V. 2009. Study of the saline lakes of the Esperance Hinterland, Western Australia, with special reference to the roles of acidity and episodicity // *Nat. Res. Environ.* Iss. V. 15. № 1. P. 215.
- Zhao W., He Z.H. 1999. Biological and ecological features of inland saline waters in North Hebei, China // *Int. J. Salt Lake Res.* V. 8. Iss. 3. P. 267.

Salinity as a Factor Limiting the Crustacean Potential Taxonomic Richness in the World's Hypersaline Water Ecosystems: a Review

E. V. Anufrieva^{1, 2, *} and N. V. Shadrin^{1, 2}

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

²*Sevastopol State University, Sevastopol, Russia*

*e-mail: lena_anufrieva@mail.ru

Crustaceans are one of the biosphere's most diverse and successful groups, also inhabiting various extreme habitats. Summing up our data and 203 literary sources, we analyzed how the degree of environmental extremeness can limit the potential taxonomic richness of crustaceans using the example of hypersaline waters. An analysis showed that, with an increase in salinity, the number of classes and orders of the Crustacea subtype decreased linearly, while the number of genera and species decreased exponentially. It has been established that with an increase in environmental salinity, the contribution of Arthropoda species to the total species richness of animals in hypersaline waters increases from 49 to 100%, the gift of Crustacea species to the total species richness of Arthropoda increases from 66 to 78%, and the contribution of Branchiopoda to the species richness of Crustacea from 19 to 71%. In the Crimean hypersaline water bodies, in the range from 35 to 120 g/L, salinity is not the main factor determining the species richness and composition of the fauna, the combination of all other factors, primarily biotic ones, plays a more critical role. Only at higher values, salinity itself begins to play the role of a hard-environmental filter. Salinity growing above 35 g/L reduces the comfort of the environment for animals and filters out the pool of species that can exist in the ecosystem. In particular water bodies, the realization of this possibility depends not only on salinity but also on the existing biotic relationships and the entire set of abiotic factors.

Keywords: Crustacea, taxonomic richness, salinity, hypersaline waters, environmental filters

УДК 574.36:595.36(285.2)

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РОСТА И ПРОДУКЦИИ *Monoporeia affinis* (Amphipoda: Pontoporeiidae) В СУБАРКТИЧЕСКОМ ОЗЕРЕ: РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРЫ И ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

© 2023 г. А. А. Максимов^{а, *}, О. Б. Максимова^б, Н. В. Усов^а

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

^бСанкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: alexeytaximov@mail.ru

Поступила в редакцию 07.09.2022 г.

После доработки 20.11.2022 г.

Принята к публикации 24.11.2022 г.

На основе подробных сезонных наблюдений в 2019–2021 гг. проведен анализ роста и продукции ледниковых реликтовых амфипод *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) в небольшом субарктическом озере. Рост и продукция были тесно связаны с трофическими условиями (концентрацией хлорофилла *a*). Максимальные показатели, совпадавшие с весенним максимумом хлорофилла, наблюдали при низкой температуре воды (~5°C) в начале лета. Летний прогрев придонных вод сопровождался снижением темпов роста амфипод, что, по-видимому, связано с потреблением большей части первичной продукции в пелагиали. Сделан вывод, что современные климатические условия могут отрицательно влиять на ледниковые реликты даже в холодноводных озерах субарктической зоны.

Ключевые слова: ледниковые реликтовые ракообразные, амфиподы, макрозообентос, хлорофилл *a*, изменение климата

DOI: 10.31857/S0320965223050108, **EDN:** IZANHZ

ВВЕДЕНИЕ

Изучение роста и продукции водных животных долгое время было одной из основных тем гидробиологических исследований (Алимов и др., 2013). Особенно большой объем продукционных исследований выполнен в рамках Международной биологической программы (Алимов, 1982). Однако основная масса данных получена на мелких водоемах в зоне умеренного климата, где рост животных происходит при относительно высокой температуре в вегетационный период. Исследований стенотермных холодолюбивых видов, в частности ледниковых реликтов, жизненный цикл которых протекает при низкой температуре, мало (Семенченко, 1986; Сушеня и др., 1986). В целом, обитатели субарктических и арктических водоемов до сих пор еще слабо изучены (Lento et al., 2019). В настоящее время исследование биологии холодолюбивых видов приобретает особое значение из-за потепления климата, рассматриваемого в качестве угрозы для их существования (Penk et al., 2015). Это особенно важно, учитывая, что изменения климата более выражены именно в

субарктических и арктических районах (Второй..., 2014; Heino et al., 2020).

Monoporeia affinis (Lindström, 1855) относится к одному из интереснейших компонентов фауны Голарктики – ледниковым или ледниково-морским (гляциально-морским) реликтам, южный край ареала которых в общих чертах совпадает с границей последнего оледенения (Сушеня и др., 1986; Spikkeland et al., 2016; Махров и др., 2022). Эти амфиподы широко распространены в континентальных водах Евразии, населяя многочисленные озера и реки на севере Европы и Сибири, где часто доминируют в составе донных сообществ и играют важную роль в питании рыб (Berezina et al., 2021; Березина и др., 2021). Основа питания *M. affinis* – оседающий на дно фитопланктон, развитие которого признано ведущим фактором, определяющим рост и продукцию этих амфипод (Johnson, 1987; Uitto, Sarvala, 1991; Garrison et al., 2022). Однако информации по северным водоемам (особенно для периода ледостава), где низкие температуры могут лимитировать рост рачков, недостаточно (Араkelова, 2006).

Цель работы – на основе сезонных наблюдений за ростом и продукцией *M. affinis* выявить роль термического режима и трофических усло-

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*.

вий (концентрация Хл *a*) в небольшом субарктическом озере, при этом особое внимание уделить подледному периоду, который часто оставался без внимания в производственных исследованиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Небольшое (0.5 км²) олиготрофное оз. Кривое расположено в северной Карелии в 30 км к югу от Полярного круга (Биологическая..., 1975).

Станция отбора проб (66°20.774' с.ш. и 33°37.777' в.д.) расположена в сублиторальной зоне озера (глубина 8.5 м). Станция характеризуется благоприятным кислородным режимом (60–98% насыщения). Дно покрыто илистым грунтом коричневого цвета.

Структура донного сообщества и межгодовые изменения численности *M. affinis* на исследованной станции в 2002–2019 гг. описаны в опубликованных ранее работах (Maximov, 2021; Maximov et al., 2021). *Monoporeia affinis* является доминирующим видом, достигая 31% численности и 60% биомассы всего макрозообентоса, используется в пищу обитателями в озере рыбами – окунем и ряпушкой (Березина и др., 2021; Терентьев, Березина, 2022).

Сбор материала проводили с июня 2019 г. по октябрь 2021 г. В период открытой воды (июнь–октябрь) пробы отбирали ежемесячно, после формирования ледового покрова – один раз в два месяца (в декабре, феврале и начале апреля). В каждую дату брали пять проб грунта дночерпателем Ван-Вина (1/40 м²), которые промывали через сито с размером ячеек 250 мкм. Пробы обрабатывали в лаборатории. Рачков в пробах просчитывали, взвешивали с точностью до 0.1 мг на электронных весах Pioneer PX124 (OHAUS Corporation, США) и фиксировали 70-градусным спиртом.

Возраст амфипод оценивали по гистограммам размерно-частотного распределения, для построения которых под микроскопом с помощью окуляр-микрометра измеряли длину тела (расстояние от рострума до основания тельсона) выпрямленных рачков с точностью до 0.1 мм. В общей сложности было измерено 1282 особи, т.е. ~60 экз. в каждую дату отбора. Из-за короткого периода пополнения молодью (конец марта–апрель) размерный состав четко отражал возрастную структуру популяции, и возрастные группы на гистограммах были разделены выраженным хиатусом (рис. 1)

Массу амфипод рассчитывали по уравнению:

$$W = 0.033L^{2.72} (r = 0.995, P = 0.0000), \quad (1)$$

где *W* – индивидуальная сырая масса рачка, мг; *L* – длина тела, мм.

Параметры уравнения (1) определены на основе измерения и взвешивания на аналитических весах (точность ± 0.05 мг) 78 живых рачков, собранных в июне (47 экз.) и августе (31 экз.).

На основании полученных материалов изучена сезонная динамика скорости роста, численности и биомассы рачков разного возраста в 2019–2021 гг. Удельную скорость роста рассчитывали по уравнению:

$$C_w = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{\Delta t}, \quad (2)$$

где *C_w* – средняя удельная скорость роста (сут⁻¹) за интервал времени между датами отбора проб, ln – натуральный логарифм, *W₁* и *W₂* – сырая масса (мг) тела особей одного возраста в начале и конце этого периода соответственно, Δt – продолжительность периода в сутках. В случае уменьшения массы тела между наблюдениями, что иногда отмечали в зимний период, скорость роста принимали равной нулю.

Биомассу рачков рассчитывали, исходя из численности и средней длины тела особей каждой возрастной группы, используя уравнение (1). Путем сложения величин биомассы возрастных групп получали биомассу всей популяции. Поскольку результаты прямого взвешивания сильно коррелировали ($r = 0.97$) с биомассой, рассчитанной по уравнению (1), только последняя приводится в данном исследовании.

Продукцию определяли по формуле (Методы..., 1968):

$$P = \frac{N_1 + N_2}{2} (W_2 - W_1), \quad (3)$$

где *P* – продукция когорты за интервал времени между отборами проб; *N₁* и *N₂*, *W₁* и *W₂* – численность и масса тела рачков в начале и конце данного интервала соответственно. Для интервалов с отрицательным приростом, продукцию и скорость роста принимали равными нулю. Продукцию всей популяции рассчитывали как сумму величин продукции отдельных возрастных групп. При определении годовой продукции начальную точку отсчета приурочили к концу мая, а именно к первому отбору проб после окончательного завершения периода пополнения популяции молодью и народению нового поколения. Биомассу новорожденных особей рассматривали как генеративную продукцию половозрелых амфипод. Таким образом, годовую продукцию популяции определяли сложением всех интервальных оценок (соматическая продукция) и биомассы молоди (генеративная продукция) в конце мая. После достижения половозрелости амфиподы сем. Pontoporeiidae прекращают расти (Сушня и др., 1986). Поэтому при расчете продукции старшей возрастной группы не учитывали размножаю-

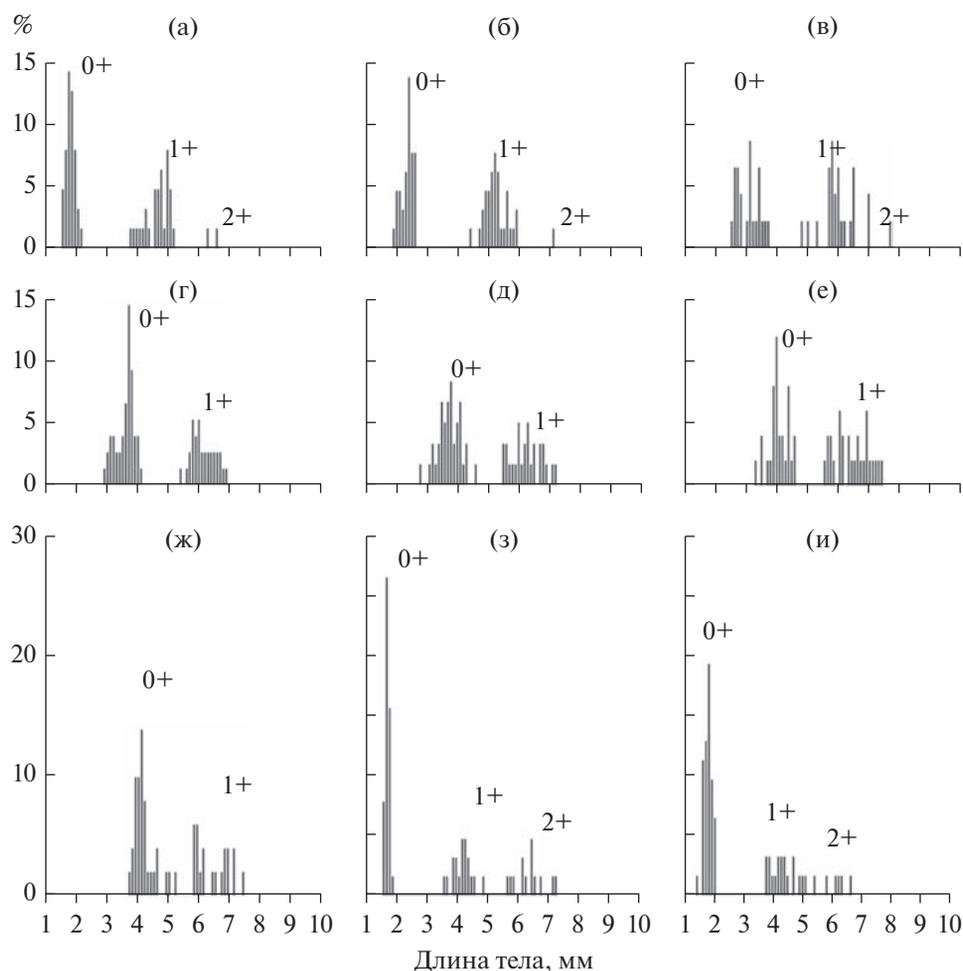


Рис. 1. Гистограммы размерно-частотного распределения популяции *Monoporeia affinis* для каждой даты отбора проб. а – сбор 26.05.2019 г.; б – 15.06.2019; в – 21.07.2019 г.; г – 25.08.2019 г.; д – 08.09.2019 г.; е – 28.10.2019 г.; ж – 17.02.2020 г.; з – 01.04.2020 г.; и – 24.05.2020 г.; 0+, 1+, 2+ – выделенные возрастные группы.

щихся амфипод, включив только соматический прирост незрелых особей.

Параллельно со сбором амфипод проводили измерения температуры воды и отбирали пробы для определения концентрации Хл *a*. Вертикальный профиль температуры измеряли с помощью STD зонда (MIDAS STD+, Valeport Ltd., Великобритания). С октября 2019 г. в промежутках между полевыми наблюдениями фиксировали придонную температуру с интервалом 2 ч с помощью регистратора НОВО Pendant (Onset Computer Corporation, США), установленного на расстоянии 0.5 м от дна.

Для определения концентрации хлорофилла пробы воды отбирали батометром Руттнера интегрально от поверхности до дна (0–7 м) и отфильтровывали 2–3 л воды через мембранный фильтр с диаметром пор ~1 мкм. Фильтры с осадком замораживали и до проведения анализа хранили в емкости с силикагелем при температуре –20°C. Концентрацию Хл *a* определяли в ацетоновом

экстракте на спектрофотометре UV-1800 (Shimadzu, Япония) методом, рекомендованным ЮНЕСКО (Determination..., 1966). В отдельные съемки проводили также измерения флюориметром Cyclops-7, установленным на многосенсорную платформу (Turner Designs, США) для оценки вертикального распределения концентрации Хл *a*.

Для оценки влияние факторов среды на рост и продукцию рассчитывали (пакет STATISTICA 12) коэффициенты корреляции Пирсона между средними величинами температуры придонной воды, концентрации Хл *a*, удельных скоростей роста, суточной продукции популяции и P/B-коэффициента за интервал времени между датами отбора проб.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Температура воды и концентрация Хл *a*. Небольшое увеличение температуры придонной воды началось весной (рис. 2) еще до освобождения

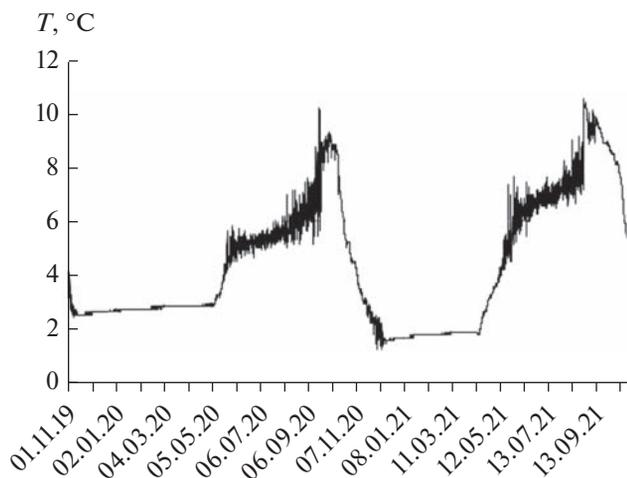


Рис. 2. Динамика температуры придонной воды (глубина 8 м) на исследованной станции в 2019–2021 гг.

озера ото льда в середине второй—начале третьей декады мая. В июне вскоре после вскрытия происходил быстрый прогрев поверхностного слоя, однако температура придонных вод в первую половину лета оставалась достаточно низкой (рис. 3), не превышая 8°C. Максимальную температуру придонного слоя (~10°C) отмечали в конце августа (2021 г.) или в сентябре (2019 и 2020 гг.) (рис. 2).

Термическая стратификация сохранялась вплоть до конца сентября — октября, когда с началом перемешивания происходило быстрое охлаждение всей водной толщи и устанавливалась гомотермия (рис. 3). Сроки замерзания озера в исследованные годы различались. В 2019 г. озеро замерзло 6 ноября, в 2020 г. стабильный ледовый покров сформировался только к началу декабря. С поздним образованием льда, по-видимому, связано более сильное охлаждение (<2°C) придонных вод зимой 2020–2021 гг. (рис. 2).

Температурная стратификация заметно влияла на вертикальное распределение Хл *a* (рис. 3). В условиях гомотермии в мае и октябре распределение Хл *a* в водной толще было равномерным. В летнее время зона его максимального содержания примерно соответствовала слою металимниона. С ослаблением стратификации распределение Хл *a* в столбе воды становилось все более равномерным (рис. 3). К концу зимы с началом улучшения световых условий для фотосинтеза формировался подледный максимум Хл *a*, где концентрация пигмента порой достигала почти столь же высоких величин (≥ 2 мкг/л), как в летнее время. Однако развитие фитопланктона было ограничено тонким слоем (~1 м), прилегающим к нижней поверхности льда (рис. 3).

Для сезонной динамики концентрации Хл *a* в слое 0–7 м были характерны два пика (рис. 4).

Первый наблюдали в начале лета, второй — в начале осени. Выраженность этих пиков варьировала по годам. В 2019 г. максимальная концентрация (3.2 мкг/л) отмечена 14 июня, в 2020 г. более выражен был осенний максимум (2.5 мкг/л 27 сентября), в 2021 г. величины летнего и осеннего пиков почти совпадали (~2.1 мкг/л) (рис. 4).

Рост и продукция *Monoporeia affinis*. *M. affinis* — моноциклический вид. После размножения в зимний период рачки погибают. В оз. Кривое спаривание и откладка яиц происходили в конце декабря — январе. Самцы гибли вскоре после спаривания: в февральских пробах половозрелые самцы уже отсутствовали. Самки вынашивали яйца и отмирали после вымета молоди в конце марта — апреле. Длина тела новорожденных рачков была 1.6–1.9 мм. Сроки выхода молоди из марсупиума в исследованные годы различались. Если 1 апреля 2020 г. почти все самки уже освободились от молоди, то в 2021 г. на момент съемки 5 апреля 2021 г. они были еще с эмбрионами. Амфиподы быстро росли в первое лето своей жизни (возрастная группа 0+) до поздней осени (рис. 5). С ноября рост прекращался, вновь начинаясь в мае следующего года (возраст 1+).

Возраст полового созревания *M. affinis* зависит от достигнутых ими размеров. В 2019–2021 гг. рачки начинали размножаться при длине тела около 6 мм. Подавляющее большинство амфипод достигало этих размеров к осени второго года жизни (рис. 5). В зимний период средняя длина тела рачков возрастной группы 1+ несколько уменьшалась, что, несомненно, связано с размножением и гибелью уже половозрелых наиболее крупных особей. Незначительное количество медленно растущих рачков не успевало достичь половозрелости на втором году жизни. Эти рачки не участвовали в размножении и дожили до лета следующего года (возраст 2+), однако их присутствие в популяции было заметно (2–10% общей численности) только весной и в начале лета. В более позднее время популяцию представляли фактически две возрастные группы: 0+ и 1+ (рис. 1), поэтому скорость роста при изучении его сезонной динамики рассчитывали только для этих групп.

Полученные данные позволили проследить рост и динамику численности двух когорт с момента их появления на свет до полового созревания. Удельная скорость роста была максимальной в начале первого лета жизни и затем быстро снижалась (рис. 6). В зимнее время рачки почти не росли. Аналогичная картина повторялась летом следующего года (возраст 1+): скорость роста вновь резко увеличивалась, однако, была несколько ниже, чем в первый год жизни.

Численность рачков обоих поколений экспоненциально уменьшалась в течение двух лет жизни (рис. 7а). Биомасса, в целом, демонстрировала

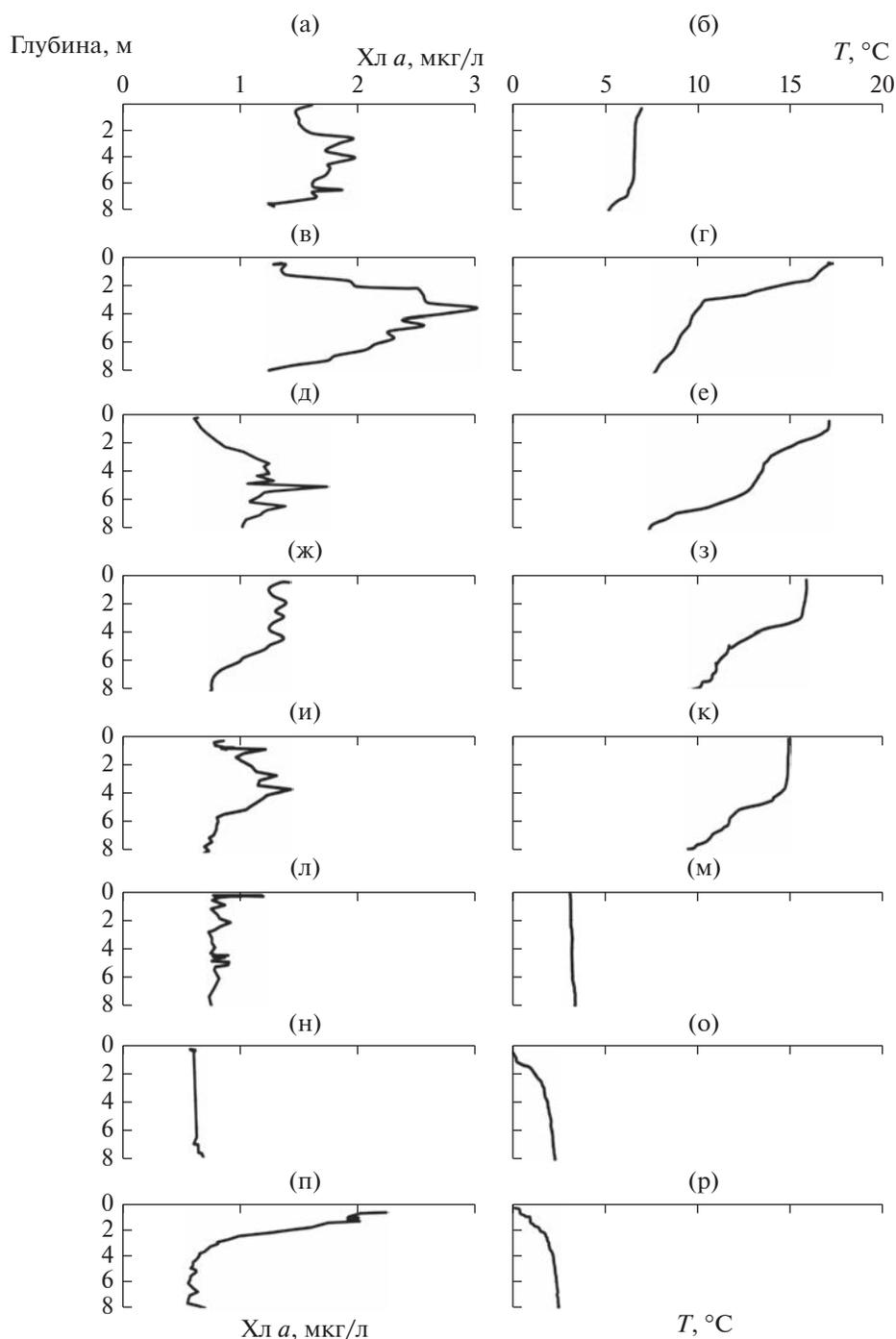


Рис. 3. Вертикальное распределение концентрации Хл *a* (а, в, д, ж, и, л, н, п) и температуры воды (б, г, е, з, к, м, о, р) для каждой даты отбора проб: а, б – 26.05.2019 г.; в, г – 09.06.2019 г.; д, е – 21.07.2019 г.; ж, з – 24.08.2019 г.; и, к – 07.09.2019 г.; л, м – 31.10.2019 г.; н, о – 26.12.2019; п, р – 29.03.2020 г.

противоположную тенденцию: ее величина постепенно увеличивалась вплоть до начала размножения в декабре второго года жизни, хотя наблюдалось некоторое снижение биомассы в зимний период, особенно выраженное у когорты 2019 г.р. (рис. 7б). После окончания размножения рачки погибали.

Ход сезонных изменений продукции *M. affinis* в исследованные годы почти совпадал. Максимальную суточную продукцию популяции наблюдали в начале лета. Второй, менее выраженный, пик имел место осенью (рис. 8). Средние годовые величины продукции, численности и

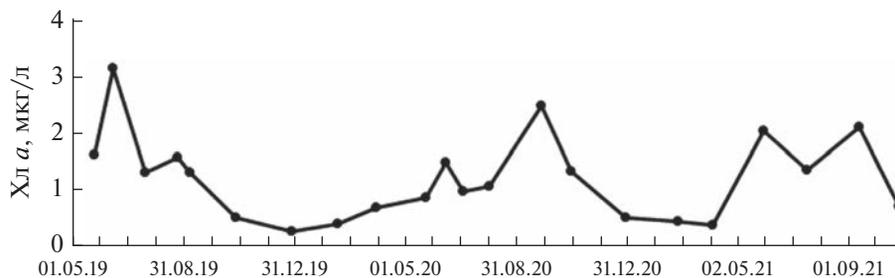


Рис. 4. Изменение концентрации Хл *a* (мкг/л) в воде (слой 0–7 м) в 2019–2021 гг.

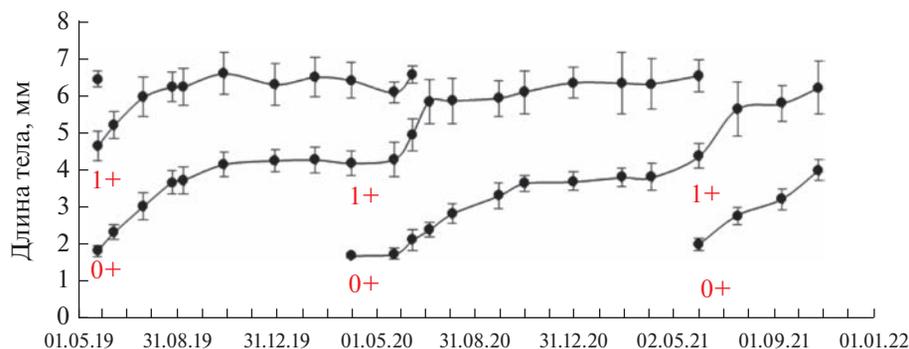


Рис. 5. Средняя длина тела (мм) особей разных когорт *Monoporeia affinis* первого и второго года жизни. Вертикальные линии – стандартное отклонение.

биомассы в период исследований также были довольно близки (табл. 1).

Влияние факторов среды на рост и продукцию.

Сезонная динамика роста и продукции почти не зависела от температуры. Хотя весеннее ускорение роста и совпало с небольшим увеличением температуры воды, оно началось при очень низких величинах последней (~5°C). Летний прогрев придонных вод сопровождался снижением темпов роста амфипод (рис. 2, рис. 6).

Влияние содержания в воде Хл *a* было более существенно. Показатели роста и продукции положительно коррелировали со средней концентрацией Хл *a* в период между отборами проб. Статистически значимой корреляции с температурой воды не отмечено (табл. 2). При сопоставлении данных по сезонной динамике Хл *a* (рис. 4), удельной скорости роста и продукции амфипод (рис. 6, рис. 8) было очевидно, что осенний максимум Хл *a* (особенно выраженный в 2020 г.) ска-

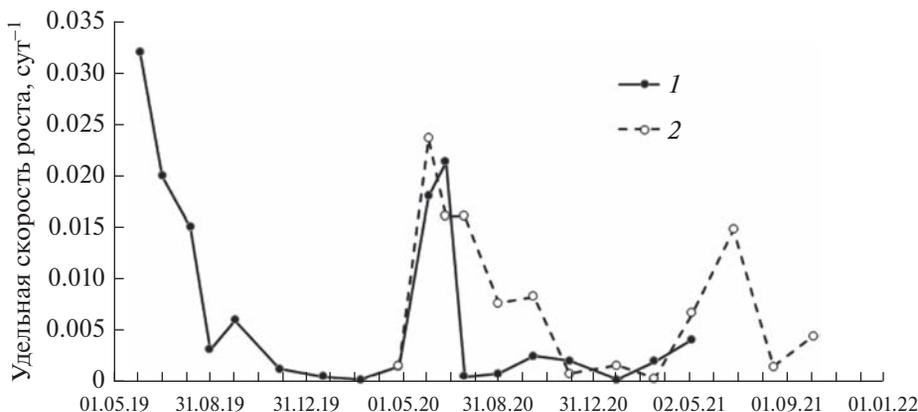


Рис. 6. Удельная скорость роста массы особей когорт 2019 (1) и 2020 (2) годов рождения. На оси абсцисс – середина интервала времени между отборами проб.

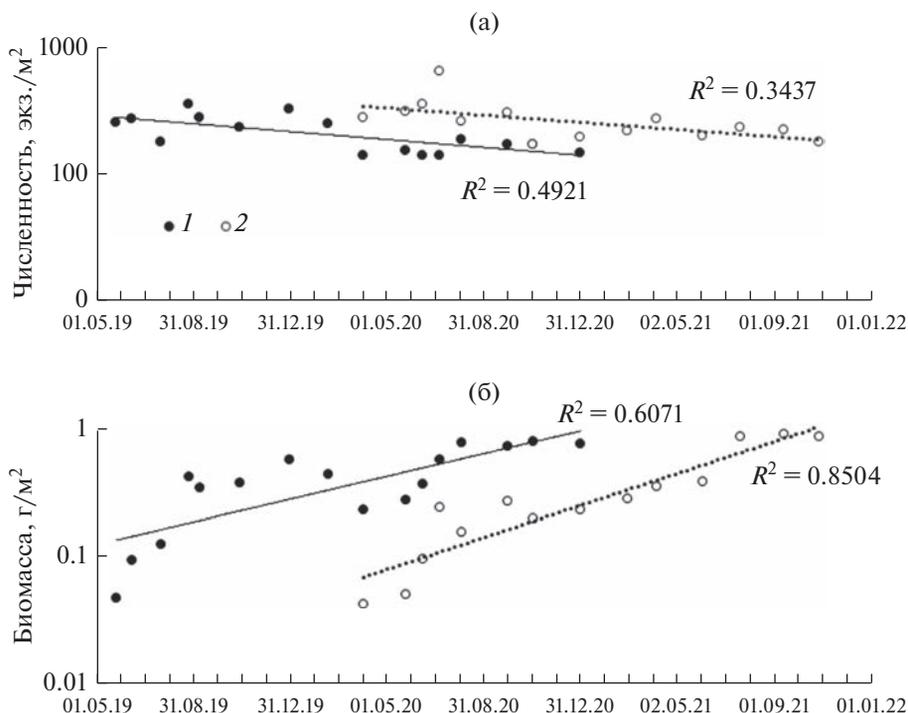


Рис. 7. Численность (а) и биомасса (б) когорт 2019 (1) и 2020 (2) годов рождения. Приведены экспоненциальные линии тренда.

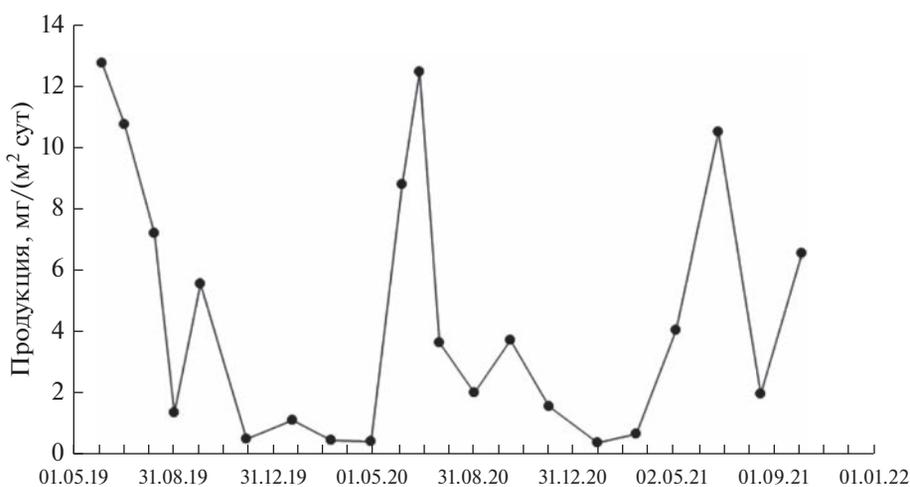


Рис. 8. Суточная продукция (мг/м² сутки) популяции *Monoporeia affinis* в оз. Кривое в 2019–2021 гг. На оси абсцисс – середина интервала времени между отборами проб.

зывался на росте и продукции заметно слабее, чем летний. Расчет без учета данных за сентябрь дал существенно более высокие коэффициенты корреляции показателей роста и продукции с факторами среды (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как правило, интенсивное увеличение размеров у Pontoporeiidae наблюдается весной и в нача-

ле лета (Сушня и др., 1986; Uitto, Sarvala, 1991). В течение лета и осени скорость роста быстро снижается. В мелководных (глубины <20 м) озерах может наблюдаться повторное ускорение роста в начале осени (Johnson, 1987). В оз. Кривое сезонные изменения роста и продукции амфипод вполне соответствовали этой схеме. Во все исследованные годы четко выделялись два пика – один мощный в начале лета и второй менее выраженный в начале осени (рис. 6, рис. 8).

Таблица 1. Средние годовые величины численности (N , экз./м²), биомассы (B , г/м²) и продукции (P , г/м²) популяции *Monoporeia affinis* в оз. Кривое

Период	N , экз./м ²	B , г/м ²	P , г/м ²	P/B
26.05.2019–25.05.2020 г.	503	1.136	1.359	1.20
25.05.2020–02.06.2021 г.	495	0.865	1.250	1.45

Ранее исследователи (например, Грезе, 1951) приписывали все пространственно-временные различия в скорости роста и продукции *M. affinis* исключительно действию температуры. В последующие годы в литературе все более стало преобладать мнение о преимущественном влиянии трофических условий (Johnson, 1987; Sarvala, Uitto, 1991; Максимов, 2000). Весеннее ускорение роста Pontoporeiidae объясняют увеличением седиментации органических веществ после весеннего пика развития фитопланктона (Gardner et al., 1990; Uitto, Sarvala, 1991; Lehtonen, Andersin, 1998). Второй осенний максимум роста амфипод также связывают с увеличением биомассы диатомовых водорослей осенью (Johnson, 1987).

В оз. Кривое снижение темпов роста *M. affinis* в течение лета происходило на фоне повышения температуры придонной воды. Достоверную корреляцию скорости роста и продукции с температурой (табл. 2) отмечали только без учета сентябрьских данных (температурный максимум), однако ее нельзя полностью отнести за счет действия температурного фактора, поскольку температура и концентрация хлорофилла сильно коррелировали друг с другом (табл. 2).

Сезонная динамика роста *M. affinis* в озере, в целом, соответствовала широко распространенным представлениям, что мощный приток в бенталь свежего детрита после отмирания весеннего фитопланктона стимулирует рост донных животных (Gardner et al., 1990; Lehtonen, Andersin, 1998;

Watkins et al., 2013). Развитие фитопланктона в оз. Кривое начинается в конце ледостава (март–апрель), однако развитие водорослей в это время было ограничено очень узким слоем прилегающей ко льду воды (рис. 3). Оно не сказывалось заметно ни на средней концентрации хлорофилла в столбе воды (рис. 4), ни на продукции амфипод (рис. 6, рис. 8), которые почти не увеличились. Низкие темпы роста амфипод в апреле отчасти, по-видимому, связаны и с очень низкой (<3°C) температурой воды (рис. 2). Период наиболее интенсивного роста амфипод в 2019–2021 гг. отмечен в начале июня вместе с резким увеличением средней концентрации хлорофилла в слое 0–7 м. Однако второй осенний максимум содержания хлорофилла крайне слабо влиял на рост амфипод, хотя, например, в сентябре 2020 г. он был выражен заметно сильнее летнего (рис. 4).

Стимулирующее влияние весеннего фитопланктона на бентос объясняют преобладанием диатомовых водорослей, для которых характерны высокие скорость седиментации и содержание органического углерода (Gardner et al., 1990; Watkins et al., 2013). Также отсутствие весной термической стратификации водной толщи способствует быстрому оседанию отмирающих водорослей на дно. Однако, в оз. Кривое весной и осенью доминируют динофитовые водоросли (Шаров и др., 2019), которые оседают на дно медленнее, чем диатомовые (Spilling et al., 2018).

К сожалению, у нас отсутствуют данные по содержанию органических веществ и фотосинтетических пигментов непосредственно в донных осадках, которые служат более надежным показателем обеспеченности макрозообентоса пищей по сравнению с концентрацией хлорофилла в водной толще (Сигарева, 2012; Тимофеева и др., 2018). По-видимому, осенью в оз. Кривое достигает дна меньшая доля первичной продукции, чем весной, поскольку из-за значительного про-

Таблица 2. Матрица коэффициентов корреляции между средними величинами рассматриваемых показателей

Показатель	T , °C	Хл a , мкг/л	Cw_{0+} , сут ⁻¹	Cw_{1+} , сут ⁻¹	P , мг/сут	P/B , сут ⁻¹
T , °C	—	0.762** (0.836**)	0.453 (0.800**)	0.181(0.535)	0.421 (0.798**)	0.281 (0.661*)
Хл a , мкг/л	0.762** (0.836**)	—	0.704** (0.878**)	0.443 (0.662*)	0.630** (0.874**)	0.557* (0.787**)
Cw_{0+} , сут ⁻¹	0.453 (0.800**)	0.704** (0.878**)	—	0.787**	0.898**	0.903**
Cw_{1+} , сут ⁻¹	0.181 (0.535)	0.443 (0.662*)	0.787**	—	0.903**	0.969**
P , мг/сут	0.421 (0.798**)	0.630** (0.874**)	0.898**	0.903**	—	0.961**
P/B , сут ⁻¹	0.281 (0.661*)	0.557* (0.787**)	0.903**	0.969**	0.961**	—

Примечание. T – температура придонной воды; Хл a – концентрация хлорофилла; Cw_{0+} и Cw_{1+} – удельная скорость роста особей возрастных групп 0+ и 1+; P – суточная продукция популяции; P/B – коэффициента за период отбора проб. В скобках приведены коэффициенты, рассчитанные без учета осенних данных.

* $p < 0.05$.

** $p < 0.01$.

грева водной толщи большая ее часть минерализуется в пелагиали. Вероятно, этим объясняются низкие показатели роста и продукции *M. affinis* в осеннее время. Кроме того, *M. affinis* как вид арктического происхождения, очевидно, обладает конкурентным преимуществом при низкой температуре в начале лета, поскольку отличается более высокой скоростью метаболизма в холодноводных условиях по сравнению с бореальными видами (Berezina et al., 2021). Повышение температуры осенью, по-видимому, может усилить конкуренцию за пищу с остальными, более теплолюбивыми донными животными, такими как личинки хирономид. Вероятно, максимальная температура, отмеченная в придонном слое (~10°C) оз. Кривое, для амфипод оказывается неблагоприятной, хотя по экспериментальным данным оптимальной для этого вида считается температура 12–15°C (Kaufman, 2001).

В последние десятилетия отмечено постепенное смещение на север южной границы распространения *M. affinis* и других ледниковых реликтов (Сушеня и др., 1986; Zmudzinski, 1995). Потепление климата должно рассматриваться как одна из вероятных причин сокращения ареала. Полученные нами данные свидетельствуют, что современные климатические условия могут отрицательно влиять на ледниковых реликтовых амфипод даже в холодноводных озерах субарктической зоны. Наши результаты позволяют также предположить, что влияние потепления климата на *M. affinis* и другие реликтовые виды, размножающиеся в зимний период, не ограничивается прямым воздействием повышенной температуры. Позднее замерзание озера в 2020 г. привело к сильному выхолаживанию водной массы. Температура придонных вод зимой 2020–2021 гг. (1.8°C) была на ~1° ниже, чем в предыдущую зиму (рис. 2), что привело к существенному (не менее двух недель) сдвигу выхода молоди из марсупиума. Этот сдвиг соответствует литературным данным по длительности эмбриогенеза у *M. affinis* при близких температурах. Так, в озерах Норвегии при температуре 2.7°C продолжительность инкубационного периода составляет 98 сут, а в белорусском оз. Южный Волос при 1.4°C 115 сут (Сушеня и др., 1986). Потепление климата привело к сокращению ледового периода, позднему замерзанию и раннему вскрытию озер в северном полушарии (Sharma et al., 2021), что, с одной стороны, приводит к выхолаживанию глубинных вод, с другой, — к более раннему весеннему развитию водорослей. Можно предположить, что при позднем ледоставе в очень мягкие зимы молодь амфипод будет появляться на свет уже после весеннего максимума фитопланктона, что, учитывая роль весеннего фитопланктона в питании амфипод, отрицательно скажется на их дальнейшем развитии. Возможно, это — одна из причин исчезновения или резкого

сокращения численности *M. affinis* и других размножающихся зимой реликтов в южной части их ареала.

Для популяций *M. affinis* характерны циклические колебания численности, однако в смежные годы численность и биомасса рачков обычно близки (Maximov et al., 2021). В 2019–2021 гг. показатели развития амфипод различались незначительно (табл. 1). Сравнение с результатами первого исследования продукции *M. affinis* в оз. Кривое, проведенного в 1968–1969 гг. (Биологическая..., 1975), показало, что продукция и биомасса амфипод тогда были примерно в 2 раза ниже, чем в 2019–2021 гг. Однако данные 1960-х гг. не выходят за пределы значений, наблюдавшихся в последние 20 лет.

Выводы. Рост и продукция ледниковых реликтовых амфипод *M. affinis* в оз. Кривое тесно связаны с трофическими условиями. Максимальные показатели зарегистрированы при низкой температуре в начале лета после весеннего пика развития фитопланктона. Летний прогрев придонных вод сопровождался снижением темпов роста амфипод, по-видимому, из-за потребления большей части первичной продукции в пелагиали. Потепление климата может отрицательно влиять на реликтовых амфипод даже в озерах субарктической зоны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за помощь в работе Н.А. Березину, Д.М. Мартынову и В.В. Смирнова (Зоологический институт РАН), П.М. Терентьева (Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН) и А.Н. Шарова (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (темы 122031100274-7 и 122031100283-9) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-01000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18. № 2. С. 7.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб: Наука.
- Аракелова Е.С. 2006. Энергетический обмен и рост *Monoporeia affinis* Lindstr. в северном озере Кривое (Карелия) // Экология. № 3. С. 184.
- Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф., Максимов А.А. 2021. Связь пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере // Био-

- логия внутр. вод. № 4. С. 406.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221040069>
- Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое. 1975. Л.: Наука.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2014. М.: Росгидромет.
- Грезе В.Н. 1951. Продукция *Pontoporeia affinis* и метод ее определения // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. Т. 3. С. 33.
- Максимов А.А. 2000. Роль *Monoporeia affinis* (Lindström) (Crustacea; Amphipoda) в донных сообществах восточной части Финского залива: Автореф. канд. диссертации. Спб.
- Махров А.А., Болотов И.Н., Винарский М.В., Артамонова В.С. 2022. Происхождение холодноводных видов Северной и Центральной Европы (“ледниковых реликтов”): четыре волны вселения из Азии (обзор) // Биология внутр. вод. № 6. С. 615.
<https://doi.org/10.1134/S199508292206013X>
- Методы определения продукции водных животных. 1968. Минск: Вышэйшая школа.
- Семенченко В.П. 1986. Продукция и поток энергии через популяцию реликтового бокоплава *Pontoporeia affinis* Lindström в озере Южный Волос // Гидробиол. журн. Т. 22. № 3. С. 29.
- Сигарева Л.Е. 2012. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Сушня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. 1986. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника.
- Терентьев П.М., Березина Н.А. 2022. Эколого-морфологические характеристики и особенности питания окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) в осенне-зимний период в дистрофном и олиготрофном озерах Северной Карелии (Россия) // Биология внутр. вод. 2022. № 6. С. 818.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060183>
- Тимофеева Н.А., Перова С.Н., Сигарева Л.Е. 2018. Распределение осадочных пигментов и макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища // Сиб. экол. журн. № 6. С. 766.
- Шаров А.Н., Никулина В.Н., Максимов А.А. 2019. Фитопланктон субарктического озера в условиях климатической изменчивости // Регион. экология. № 2(56). С. 51.
- Berezina N., Kalinkina N., Maximov A. 2021. Distribution and functional ecology of malacostracan Crustaceans in Russian Northern and Arctic Lakes // Lake Water: properties and uses (Case studies of hydrochemistry and hydrobiology of lakes in Northwest Russia. New York: Nova Sci. Publ. P. 229.
- Determination of photosynthetic pigments. 1966. Report of SCOR – UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments // Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Paris: UNESCO. P. 9.
- Gardner W.S., Quigley M.A., Fahnenstiel S.D., Frez W.A. 1990. *Pontoporeia hoyi* – a direct trophic link between spring diatoms and fish in Lake Michigan // Large lakes. Ecological structure and function. Berlin: Springer. P. 632.
- Garrison J.A., Karlson A.M.L., Nascimento F.J.A. 2022. Amphipod Isotope Composition, Condition and Reproduction in Contrasting Sediments: A Reciprocal Transfer // *Frontiers in Marine*. V. 9.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.789700>
- Heino J., Culp J.M., Erkinaro J. et al. 2020. Abruptly and irreversibly changing Arctic freshwaters urgently require standardized monitoring // *J. Appl. Ecol.* V. 57. № 7. P. 1192.
- Johnson R.K. 1987. The life history, production and food habits of *Pontoporeia affinis* Lindstrom (Crustacea: Amphipoda) in mesotrophic Lake Erken // *Hydrobiologia*. V. 144. P. 277.
- Kaufman B.Z. 2001. Preferential Behavior of *Pontoporeia affinis* Lindstrom (Crustacea, Amphipoda) // *Hydrobiol.* J. V. 37. № 2. P. 6.
- Lehtonen K.K., Andersin A.-B. 1998. Population dynamics, response to sedimentation and role in benthic metabolism of the amphipod *Monoporeia affinis* in an open-sea area of the Northern Baltic Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 168. P. 71.
- Lento J., Goedkoop W., Culp J. et al. 2019. State of the Arctic Freshwater Biodiversity. Akureyri: Conserv. Arctic Flora and Fauna Internat. Sec.
- Maximov A.A. 2021. Population dynamics of the glacial relict amphipods in a subarctic lake: role of density-dependent and density-independent factors // *Ecol. and Evol.* V. 11. № 22. P. 15905.
<https://doi.org/10.1002/ece3.8260>
- Maximov A.A., Berezina N.A., Maximova O.B. 2021. Inter-annual changes in benthic biomass under climate-induced variations in productivity of a small northern lake // *Fundam. Appl. Limnol. Arch. Hydrobiol.* V. 194. № 3. P. 187.
<https://doi.org/10.1127/fal/2020/1291>
- Penk M., Donohue I., Récoules V., Irvine K. 2015. Elevated temperatures interact with habitat quality to undermine survival of ectotherms in climatic refugia // *Diver. and Distrib.* V. 21. № 2. P. 200.
- Sarvala J., Uitto A. 1991. Production of the benthic amphipods *Pontoporeia affinis* and *P. femorata* in a Baltic archipelago // *Ophelia*. V. 34. № 2. P. 71.
- Sharma S., Richardson D.C., Woolway R.I. et al. 2021. Loss of Ice Cover, Shifting Phenology, and More Extreme Events in Northern Hemisphere Lakes // *J. Geophys. Res.: Biogeosci.* V. 126. № 10. e2021JG006348.
- Spikkeland I., Kinsten B., Kjellberg G. et al. 2016. The aquatic glacial relict fauna of Norway – an update of distribution and conservation status // *Fauna Norvegica*. V. 36. P. 51.
- Spilling K., Olli K., Lehtoranta J. et al. 2018. Shifting Diatom–Dinoflagellate Dominance During Spring Bloom in the Baltic Sea and its Potential Effects on Biogeochemical Cycling // *Frontiers in Mar. Sci.* V. 5. № 327. P. 1.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00327>
- Uitto A., Sarvala J. 1991. Seasonal growth of benthic amphipods *Pontoporeia affinis* and *P. femorata* in a Baltic archipelago in relation to environmental factors // *Mar. Biol.* V. 111. P. 237.
- Watkins J., Rudstam L., Crabtree D., Walsh M. 2013. Is reduced benthic flux related to the *Diporeia* decline? Analysis of spring blooms and whitening events in Lake Ontario // *J. Great Lakes Res.* V. 39. P. 395.
- Żmudzinski L. 1995. Retreat of *Pallasiola quadrispinosa* (G.O. Sars) and *Monoporeia affinis* (Lindström) from the Polish lakes // *Pol. Arch. Hydrobiol.* V. 42. № 4. P. 401.

**Seasonal Dynamics of Growth and Production *Monoporeia affinis*
(Amphipoda: Pontoporeiidae) in a Subarctic Lake:
the Role of Temperature and Trophic Conditions**

A. A. Maximov^{1, *}, O. B. Maximova², and N. V. Usov¹

¹*Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

²*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Saint Petersburg Branch of the Federal State Budget Scientific Institution, Saint Petersburg, Russia*

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

The growth and production of glacial relict amphipods *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) in a small subarctic lake were studied based on detailed seasonal observations in 2019–2021. Growth and production were closely related to trophic conditions (chlorophyll *a* concentration). The maximum values were observed at low water temperatures (~5°C) in early summer, coinciding with the spring maximum of chlorophyll. The summer warming of bottom waters was accompanied by a decrease in the growth rate of amphipods, which is apparently associated with the consumption of most of the primary production in the pelagic zone. It is concluded that current climatic conditions can adversely affect glacial relicts even in cold-water lakes of the subarctic zone.

Keywords: glacial relict crustaceans, amphipods, macrozoobenthos, chlorophyll *a*, climate change

УДК 574.587+574.24+57.084.1

ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ РЕФЕРЕНТНЫХ ЗНАЧЕНИЙ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПРЕСНОВОДНЫХ РАКОВ (Decapoda, Astacidae)

© 2023 г. Т. В. Кузнецова^а, *, В. А. Любимцев^а, С. В. Сладкова^а, С. В. Холодкевич^а

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

*e-mail: kuznetsova_tv@bk.ru

Поступила в редакцию 10.11.2022 г.

После доработки 14.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Предложены подходы и методы формирования референтных групп раков на основе мониторинга их кардиоритма в покое и при кратковременных стандартизированных нагрузочных тестах, позволяющих оценить функциональное состояние раков и их адаптационные возможности на примере речных раков *Pontastacus leptodactylus* Esch. Функциональные показатели объективно отражают состояние здоровья организма и могут служить эффективными вспомогательными критериями при определении качества окружающей среды. Однако значительная вариабельность физиологических и биохимических показателей у беспозвоночных животных, в частности у ракообразных, осложняет их использование в качестве биоиндикаторов. Описанные методы помогут преодолеть эти ограничения и повысить определенность в оценке биологических эффектов токсикантов.

Ключевые слова: речные раки *Pontastacus leptodactylus*, методы отбора животных, функциональные показатели, неинвазивная регистрация кардиоактивности, функциональные нагрузочные тесты, раки как биосенсоры, диагностика загрязнения окружающей среды

DOI: 10.31857/S0320965223050078, EDN: RZOFOL

ВВЕДЕНИЕ

В экологических исследованиях по оценке состояния водной среды или биологических эффектов конкретных загрязнителей часто используют стандартные тесты на токсичность с широко культивируемыми видами ракообразных (*Daphnia magna* (Straus), *D. pulex* (Leydig), *Ceriodaphnia* spp. и др.). Такие тесты имеют высокую воспроизводимость и приемлемость в экологических исследованиях. Однако остаются вопросы о значимости полученных результатов для оценки экологического состояния конкретной экосистемы, подверженной загрязнению (Gerhardt, 2000; Reynolds, Souty-Grosset, 2011). В последние десятилетия расширилось использование местных видов беспозвоночных, особенно ракообразных, собранных в полевых условиях и используемых в качестве биоиндикаторов экологического состояния среды их обитания (Березина и др., 2016; Kozák, Kuklina, 2016), в том числе в системах on-line мо-

нитинга качества воды (Kholodkevich et al., 2021; Kuklina et al., 2013). Однако часто исследователи сталкиваются со значительной вариабельностью получаемых показателей (Handy, Depledge, 1999), что может быть связано с различным функциональным состоянием животных и с особенностями биоценозов, в которых они обитают.

К настоящему времени наблюдается дефицит данных о физиологической норме для ключевых видов гидробионтов изучаемых водных экосистем. Показано, что на биохимические показатели для Decapoda, Astacidae значительное влияние оказывают сезонные процессы. Известно, что содержание глюкозы и липидов в гемолимфе раков сильно изменяется по сезонам года (в 2–3 раза), и еще сильнее зависит от условий питания раков в естественной среде или при экспериментальных исследованиях в условиях искусственного кормления (Dutra et al., 2008). Ранее нами обнаружено, что концентрация белка в гемолимфе раков *Pontastacus leptodactylus* варьирует в широких пределах (12–95 мг/мл) и зависит от времени года и фазы жизненного цикла (Kuznetsova et al., 2010).

Характерен также значительный диапазон сезонных флуктуаций в активности различных фер-

Сокращения: СКО – среднеквадратичное отклонение; ЧСС – частота сердечных сокращений, ЧССд – то же в дневной период, ЧССн – в ночной период, ЧССп – в покое, ЧССр – в реакции на соль, ЧССт – максимальная частота сердечных сокращений в тесте с подвесом.

ментов, в том числе и используемых в качестве показателей оксидативного стресса, рекомендованных как чувствительные показатели токсичности природных вод (Nies et al., 1991). Условия окружающей среды (например, температура воды, доступность пищи, содержание кислорода в воде), а также фазы жизненного цикла оказались основными факторами, влияющими на сезонные закономерности изменения энергетического обмена, модифицирующими сезонные вариации метаболического паттерна (Dutra et al., 2008).

Особенность жизненного цикла ракообразных – наличие линек. Линька – доминирующий процесс в течение всей их жизни, прямо или косвенно влияющий на обмен, поведение, размножение и сенсорное восприятие (Passano, 1960), и, как следствие, на их кардиоактивность (Сладкова и др., 2017). В эти периоды наблюдаются значительные вариации перечисленных выше показателей. Анализ приведенных в литературе данных, касающихся активности ферментов в период линек, показывает, что без учета этого цикла даже средние значения для группы раков могут изменяться в 2–4 раза (Nies et al., 1991).

В общепринятой процедуре отбора раков для исследований предложены стандартные методы, включающие отбор тест-организмов: одного вида; одного пола; одного или близких размерно-возрастного состава и массы; имеющих сходные морфометрические характеристики; без внешних повреждений; реже – животных одной генетической линии (для уменьшения вклада индивидуальных различий функционального состояния у исследуемой и контрольной групп животных). Однако даже при выполнении всех этих требований к отбору животных, функциональные показатели у разных экземпляров речных раков могут различаться на 40% (Kuznetsova et al., 2010).

Цель настоящей работы – опробировать методические подходы к определению функционального состояния раков *Pontastacus leptodactylus* на основе неинвазивной регистрации их кардиоритма в фоне и при функциональных нагрузочных тестах, позволяющих отобрать референтные группы раков с близкими показателями работы их основных физиологических систем, и, таким образом, выявить границы референтных значений функциональных и некоторых биохимических показателей, которые могут служить “стандартом”. Это позволит снизить вариабельность получаемых результатов и способствовать устранению неопределенности в оценке эффектов загрязнения при проведении исследований различными методами и подходами с использованием речных раков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использовали самцов речных раков *P. leptodactylus* Esch. из природных популяций р. Волга (около г. Самара) близких по размерно-массовым характеристикам: масса особи 27–32 г, длина от конца рострума до конца тельсона 105–110 мм. Эксперименты проводили в лаборатории при температуре 18–20°C и фоторежиме 12 ч свет : 12 ч темнота.

Общий белок в гемолимфе раков анализировали по методу Лоури. Забор гемолимфы и методика измерения белка приведены в работе (Kuznetsova et al., 2010).

Отобранным животным приклеивали на карапакс миниатюрный держатель для волоконно-оптического датчика, необходимого для регистрации кардиоактивности, и по одному экземпляру помещали в аквариумы, в которых обеспечивали циркуляцию воды на постоянном уровне с помощью помпы, находящейся в специальной резервной емкости.

Неинвазивную регистрацию кардиоактивности раков проводили непрерывно с помощью измерительной оптоволоконной системы (рис. 1), разработанной в Научно-исследовательском центре экологической безопасности РАН и позднее усовершенствованной (Kholodkevich et al., 2021). Система “БиоАргус” метрологически аттестована на тип.¹

Для усовершенствования процедуры отбора однородных (референтных) по функциональным характеристикам групп раков в работе применяли несколько функциональных нагрузочных тестов. В качестве нагрузок использовали следующие воздействия: для механического (хэндлинг), осмотического (изменение солености среды до 20 г/л NaCl) и теста с трехминутным подвешиванием рака в толще воды без возможности опоры конечностями на субстрат. Также применяли тесты с непродолжительной экспозицией раков на воздухе.

Процедуру тестирования (“подвес”) проводили следующим образом: непосредственно за оптический зонд рака осторожно извлекали из убежища и подвешивали на 3 мин за волокно в воде на 5 см выше дна, после этого опускали. Во всех случаях ЧСС у раков определяли как максимальное за первые 10 мин с момента подвеса.

В тестах с изменением солености воды обеспечивали одинаковую конечную концентрации соли по всему объему аквариума – 20 г/л (реже 30 г/л), достигаемую в результате быстрой подачи маточного раствора NaCl течение 1 мин при постоянном перемешивании воды с помощью аэратора. Такие высокие концентрации соли выбраны на-

¹ Приказ Росстандарта № 2702 от 27.10.2022 г. об утверждении типов средств измерений.

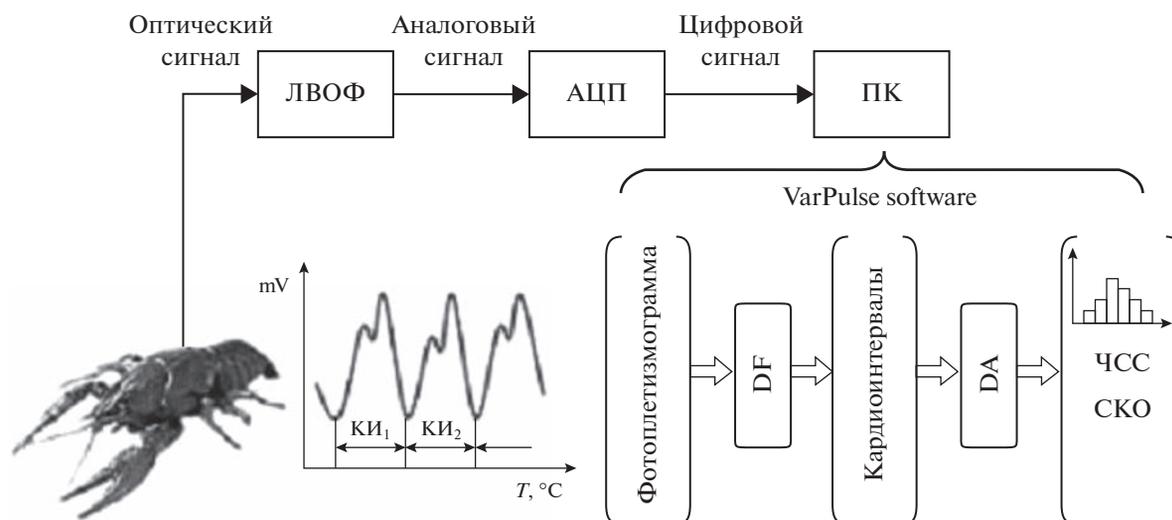


Рис. 1. Блок-схема установки по регистрации кардиоритма раков и основные этапы обработки сигналов. Основные этапы математической обработки выборки кардиоинтервалов (обычно ≥ 100) для получения характеристик вариационной пульсометрии. АЦП – аналого-цифровой преобразователь; КИ₁, КИ₂ – последовательные кардиоинтервалы; ЛВОФ – лазерный волоконно-оптический фотоплетизмограф; ПК – персональный компьютер; СКО – среднее квадратичное отклонение; DA – цифровой анализ; DF – цифровая фильтрация; mV – милливольт; T – длительность, с; VarPulse – оригинальная программа обработки кардиосигналов.

ми в соответствии с данными (Holdich et al., 1997) о возможности адаптации этого вида рака к высокой солености среды. Тест с изменением солености применяется нами для двустворчатых моллюсков (Холодкевич и др., 2021).

Для изучения изменения ЧСС при экспозиции рака на воздухе и минимизирования стресса, связанного с хэндлингом (при переносе рака из воды на воздух и обратно), его предварительно помещали в небольшой пластиковый бокс с отверстиями. Для повышения интенсивности метаболизма измерение динамики ЧСС у рака на воздухе проводили при температуре 24–25°C после предварительной температурной акклимации раков в воде. Продолжительность измерений на воздухе достигала 30–60 мин. Похожий прием для оценки максимальных значений аэробного энергообмена крабов *Carcinus maenas* (L.), применяли в работе (Rovero et al., 2000).

Для моделирования ухудшения функционального состояния раков в лабораторных условиях использовали длительное (30 сут) воздействие на них ионов меди в концентрации 1 мг/л.

В работе представлены результаты исследований, полученные в течение ряда лет, на группах животных (от 6 до 14 особей) для каждого из типов воздействий (общее количество особей – >100). Все данные анализировали с помощью программ Statistica v. 6.0 (StatSoft Inc., USA) и GraphPad Prism v. 5.0 (GraphPad Software, USA). Применяли *t*-критерий Стьюдента, различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Показатель общего белка в гемолимфе ракообразных – один из основных индикаторов функционального состояния животных и его адаптивного потенциала (Depledge, Aagard, 2000), поэтому на предварительном этапе проводили определение общего белка в гемолимфе раков. Эта величина варьировала в достаточно широких пределах – от 20 до 90 мг/мл.

На первом этапе исследования выявлена различная динамика ЧСС в начальный период акклимации животных к лабораторным условиям, обозначенная на рис. 2 разными линиями. Зарегистрированы характерные этапы процесса адаптации: связанное со стрессом поддержание на неизменном уровне ЧСС в течение первых 12–24 ч предельно возможных при данной температуре воды значений (ЧСС_{ст}) для каждого из раков; уменьшение в течение последующих 1–2 сут ЧСС от этого максимального значения до регистрируемых в “дневной” период минимальных значений ЧСС_п, сопровождаемых также обратимым увеличением ЧСС в “ночной” период. При этом наблюдали изменения значений ЧСС_п от суток к суткам у одного и того же экземпляра, а также различия значений ЧСС_п для разных экземпляров, получаемых после определения ЧСС_п для нескольких суток подряд.

Показанные на рис. 3 значения ЧСС_п и ЧСС_{ст} в дальнейшем использовали в качестве индикативных показателей изменения функционального состояния *P. leptodactylus*. Эти данные учитывали при лабораторном моделировании хрониче-

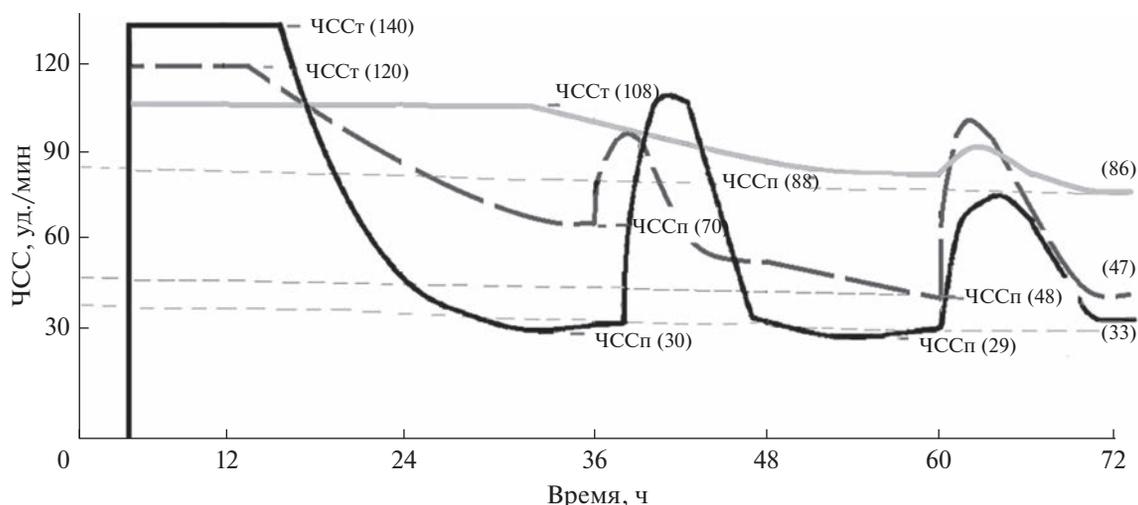


Рис. 2. Примеры трендов изменения ЧСС, характерные для раков *P. leptodactylus* в течение первых 3 сут их адаптации к лабораторным условиям содержания (вода, температура 18–20°C, освещение 12 ч свет : 12 ч темнота) после прикрепления волоконно-оптического кабеля к карапаку рака. По оси абсцисс: светлое время суток – светлая полоса, ночное – черная полоса. Пунктирные линии – асимптоты для ЧСС в тесте с подвесом – ЧССт и для ЧСС в покое – ЧССп.

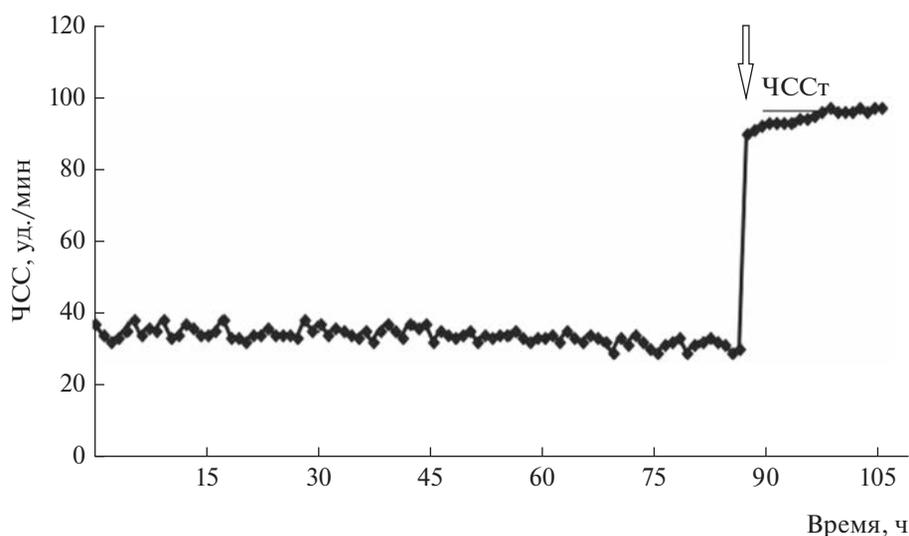


Рис. 3. Пример динамики ЧСС рака *P. leptodactylus* в тесте на подвес в течение 3 мин в толще воды. Здесь и на рис. 4 стрелкой указано начало воздействия.

ского действия ионов меди на группу раков ($n = 6$) на 2-е сутки эксперимента, т.е. после стабилизации величины ЧССп (табл. 1).

Анализ средних значений ЧССп и ЧССт раков в течение 22 сут воздействия 1 мг/л ионов меди (табл. 2) показал, что диапазон флуктуации ЧССп от суток к суткам в относительных единицах (26%) выше, чем для ЧССт (5%), как для “здорового” рака № 2, так и для “ослабленного” рака № 1. При этом всегда выполнялось условие ЧССт \geq 2 ЧССп, отмеченное нами ранее (Kuznetsova et al., 2010).

Значительные изменения ЧСС (повышение ЧССп и понижение ЧССт в конце наблюдаемого периода (табл. 2)) были выявлены только для рака № 1, который умер через двое суток после эксперимента.

Таким образом, на основании динамики кардиоритма в ходе длительной экспозиции раков в меди только рак № 1 был выделен как “ослабленный”, остальные 5 – “здоровые”.

При длительном воздействии (4 мес) на раков биологически очищенных бытовых сточных вод (Водоканал г. Санкт-Петербург) получено, что

ЧСС достоверно (t -критерий Стьюдента равен 4.07, $p < 0.05$) уменьшается – 91 ± 2 уд./мин вместо начальных 113 ± 5 уд./мин.

При использовании в качестве стрессового фактора изменения солености при быстрой подаче NaCl в воду аквариума до конечной концентрации 30 г/л с экспозицией 30 мин установлено, что максимальные значения ЧСС при изменении солености достигали значений ЧСС для этих же экземпляров раков (с точностью до 7%).

При воздействии NaCl в меньшей концентрации (20 г/л) характер ЧСС иной (рис. 4). У группы раков *P. leptodactylus* с близкими значениями ЧСС в состоянии покоя удалось зарегистрировать достоверное увеличение величины ЧСС, синхронное с моментом внесения соли с запаздыванием реакции в пределах 2 мин (ЧССр). Наблюдаемое при этом среднее по группе значение ЧСС до воздействия (30 ± 2 уд./мин), очень близкое к значению ЧСС для данной температуры, указывает на то, что все раки находились в состоянии покоя. Увеличение при этом ЧСС до 50 уд./мин в течение первых 2 мин воздействия и возврат ЧСС через 20 мин к исходному уровню (32 ± 2 уд./мин) согласуется с сенсорным характером реакции. Изменение ЧСС раков в ответ на быстрое (в течение 1 мин) повышение концентрации NaCl до 20 г/л может быть использовано в качестве теста на порог проявления сенсорной реакции.

Проведено тестирование раков с использованием предложенных выше показателей кардиоактивности (ЧССп, ЧССт, ЧССр), а также ЧССн и ЧССд. Поскольку система регистрации кардиоактивности рака “БиоАргус” позволяет одновременно регистрировать сердечный ритм только семи животных, то раков разделяли на четыре группы по семь раков в каждой (табл. 3).

Анализ изученных раков показал, что только у 50% особей выполняются все три критерия. Такая большая вариабельность согласуется, например, с ранее отмеченной 40%-ной вариабельностью функциональных показателей раков (Kuznetsova et al., 2010).

Другим видом функциональной нагрузки, предлагаемой нами для проведения отбора раков с различными функциональными возможностями, может быть гипоксия, возникающая у них при дыхании на воздухе, при котором снижается скорость поступления кислорода через жабры, по сравнению с дыханием в воде (Taylor, Wheatly, 1981). Такое воздействие в конечном итоге приводит к понижению ЧСС, как и в случае снижения концентрации кислорода в воде.

При температуре воды 25°C различия в динамике ЧСС раков с разными адаптивными способностями отчетливо видны (рис. 5). Сравнение динамики понижения ЧСС в течение такой экспозиции показывает, что у раков № 2 и 3 наблюдается

Таблица 1. Индивидуальные значения ЧССп и ЧССт для группы раков в начале эксперимента

Показатель	Номер особи						Среднее	СКО
	1	2	3	4	5	6		
ЧССп	42	36	28	28	31	30	32	5
ЧССт	105	110	87	90	92	90	95	9
ΔЧСС	63	74	59	62	61	60	63	5

Примечание. ΔЧСС = ЧССт – ЧССп, СКО – среднеквадратичное отклонение.

Таблица 2. Изменения ЧССп и ЧССт в ходе 22 суток экспозиции раков *Pontastacus leptodactylus* с различными адаптивными возможностями (рак № 1 и № 2) в воде с содержанием 1 мг/л ионов меди

Показатель	Время эксперимента, сут							
	1	2	19	20	21	22	Среднее	СКО
№ 1*								
ЧССп	51	42	37	48	51	59	48	7
ЧССт	110	105	60	55	57	63	75	25
ΔЧСС	59	63	23	7	6	4	27	37
№ 2								
ЧССп	37	36	36	33	38	43	37	3
ЧССт	110	110	104	101	99	100	104	5
ΔЧСС	73	74	68	68	61	57	67	6

Примечание. Рак № 1 умер на 24-е сут опыта; ΔЧСС = ЧССт – ЧССп, СКО – среднеквадратичное отклонение.

стабилизация ЧСС после 25–30 мин пребывания на воздухе, а у рака № 1 – непрерывное понижение ЧСС в течение всей экспозиции. При этом максимальные значения ЧСС после возврата раков № 3 (130 уд./мин) и № 2 (160 уд./мин) в воду

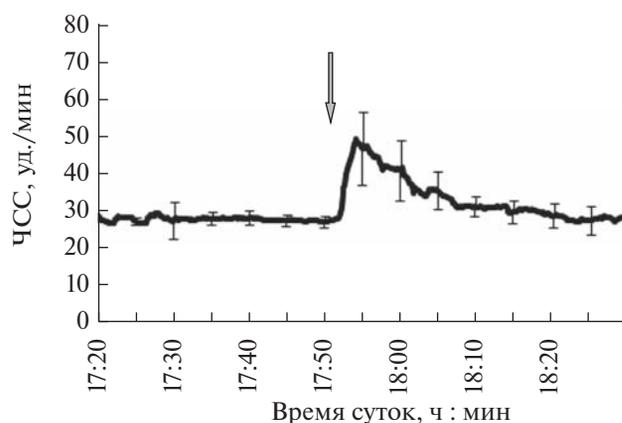


Рис. 4. Изменение ЧСС *P. leptodactylus* в состоянии покоя и после внесения 20 г/л NaCl для группы ($n = 6$) раков.

Таблица 3. Результаты тестирования раков *Pontastacus leptodactylus* на основе показателей ЧСС

№ особи	Суточный ритм ЧСС и ЧСС при тест-нагрузках		
	ЧСС _н ≥ ≥ 1.5 ЧСС _д	ЧСС _т ≥ ≥ 2 ЧСС _п	ЧСС _р ≥ ≥ 1.3 ЧСС _п
Группа I			
1	+	+	–
2	–	–	–
3	–	–	–
4	–	+	+
5	+	+	+
6	+	+	+
7	+	+	+
Группа II			
1	+	+	+
2	–	–	+
3	+	+	+
4	–	–	–
5	–	–	+
6	+	+	+
7	–	+	–
Группа III			
1	+	+	+
2	+	+	–
3	+	+	+
4	+	+	+
5	–	+	+
6	+	+	+
7	+	+	–
Группа IV			
1	+	+	+
2	–	+	–
3	+	+	–
4	–	+	+
5	+	+	+
6	+	+	+
7	+	+	+

Примечание. Критерии отбора раков: ЧСС_н ≥ 1.5 ЧСС_д – суточный ритм; ЧСС_т ≥ 2 ЧСС_п – реакция на подвес в толще воды; ЧСС_р ≥ 1.3 ЧСС_п – реакция на увеличение солёности воды (20 г/л); “+” – выполняется; “–” – не выполняется. Группы I–IV выделены для удобства тестирования.

соответствуют диапазону ЧСС_т при 25°C. У рака № 1 такого подъема не наблюдали, хотя до начала экспозиции рака на воздухе его ЧСС_п была высокой (120 уд./мин). Различия ЧСС до начала экспозиции у рака № 3 (60–65 уд./мин) и № 2 (140–160 уд./мин) связаны с тем, что за 40 мин находясь

в боксе рак № 3 смог снизить ЧСС до уровня, близкого к значению ЧСС_п при данной температуре, а рак № 2 был в состоянии стресса.

Проведенные нагрузочные тесты активируют различные функциональные системы организма животных и приводят к изменениям в хронотропных характеристиках работы кардиосистемы как интегрирующей системы. Однако за счет кратковременного характера воздействий они не вызывают значительных сдвигов функционального состояния раков, и, следовательно, могут применяться неоднократно (например, через сутки) для контроля состояния животного.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящее время активно обсуждаются проблемы определения физиологической нормы для различных беспозвоночных и, в частности, ракообразных, активно используемых в мониторинге состояния окружающей среды. Так, Аджиев и др. (2018) отмечают, что при контроле здоровья раков в аквакультурных хозяйствах и использовании их как биоиндикаторов состояния природных водоемов, необходимо учитывать количественный и качественный состав клеточных элементов гемолимфы, реологические характеристики и биохимические показатели гемолимфы, такие как аспартаминотрансфераза, щелочная фосфатаза и др. Эти авторы приводят конкретные границы референтных значений перечисленных показателей, которые предлагают использовать в качестве “стандарта”.

Однако при решении задачи отбора раков для последующего использования в токсикологических исследованиях или в качестве биоиндикаторов в составе биоэлектронных систем обнаружения биологически значимых изменений качества водной среды необходимы неинвазивные методы, пригодные для оценки функционального состояния конкретных экземпляров животных. Предложенные виды тест-воздействий (кратковременный подвес в воде; реакция на кратковременное воздействие высокой (30 г/л) и промежуточной (20 г/л) концентраций NaCl; кратковременное (30–60 мин) нарушение режима дыхания, вызванного пребыванием рака на воздухе) показали значимые количественные различия у отдельных раков, уже прошедших предварительный отбор на основе стандартных методов. В то же время, отобранная группа раков, демонстрирующая однородную реакцию по этим тест-воздействиям, позволяет использовать такое воздействие в качестве критерия при анализе результатов экотоксикологических экспериментов. Кроме того, непродолжительное время тест-воздействия приводит к качественно однотипной реакции у всех протестированных раков: уже через 1 сут фоновые характеристики (ЧСС_п) и “мобилиза-

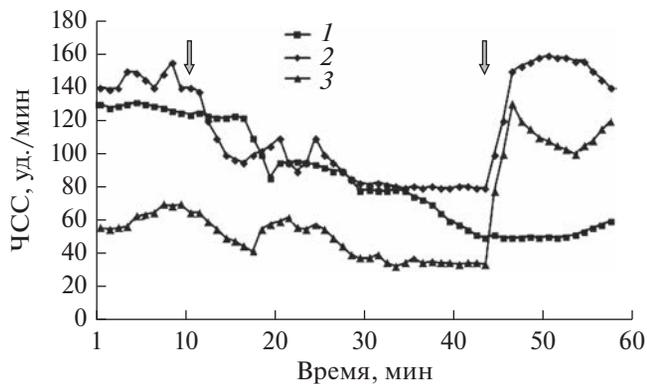


Рис. 5. Качественные различия динамики ЧСС раков с различным функциональным состоянием до начала экспозиции на воздухе (первая стрелка) и после возвращения в воду по окончании 35-минутной экспозиции (вторая стрелка) в условиях повышенной температуры воды (+25°C). 1–3 – номера раков.

ционные” возможности (ЧССт), определяемые в тесте, возвращаются к исходным значениям.

Тест с повышением солёности воды для раков *P. leptodactylus* относится к стрессовым, но обратимым воздействием, поскольку имеются сведения (Holdich et al., 1997), что длиннопалые речные раки способны выживать в морской воде солёностью до 21‰ в течение длительного времени. При этом возможность повторения такого теста через сутки очевидна, поскольку значение ЧСС возвращалось к ЧССп уже к моменту окончания воздействия этой концентрации соли.

Таким образом, предлагается проводить отбор животных (раков) по приведенной ниже схеме (рис. 6), учитывающий традиционные методы от-

бора (в том числе, показателя общего белка в гемолимфе раков) и предложенные авторами статьи новые методические подходы, основанные на использовании неинвазивного (оптического) метода измерения ЧСС и оценки текущего функционального состояния каждого рака на основе фоновых характеристик (ЧССп), а также изменений ЧСС в ходе функциональных нагрузок различной модальности. Последнее характеризует адаптивные возможности организма, т.е. меру его “здоровья”. Указанные выше конкретные условия использования таких нагрузок (концентрация соли, время действия и температура воды в условиях теста) подобраны нами с учетом особенностей раков *P. leptodactylus*. Исследования по предложенной в данной работе схеме могут быть в будущем рекомендованы для проведения исследований на других видах животных.

Такой отбор позволит значительно снизить вариабельность показателей и отбирать животных с близким функциональным состоянием и адаптивными возможностями организма по показателям работы сердечно-сосудистой системы и биохимическим показателям.

Выводы. На примере *P. leptodactylus* предложены конкретные приемы, отработаны различные модальности интенсивности и длительности воздействий (гипоксическое, осмотическое, хэндлинг и подвес рака в толще воды), определены конкретные показатели кардиоактивности, регистрируемой неинвазивным методом. Это позволило оценить функциональное состояние раков и выделить референтные группы раков с близкими функциональными показателями для дальнейшего проведения на них экологических наблюдений, а также для токсикологических эксперимен-

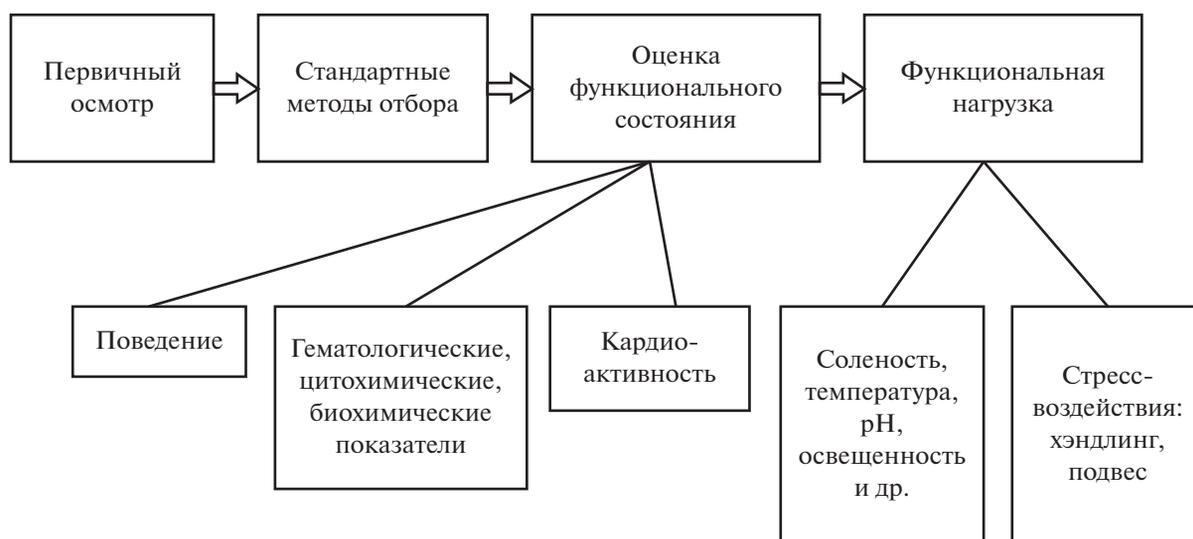


Рис. 6. Схема этапов отбора референтной группы животных, учитывающая традиционные методы и предложенные авторами статьи подходы.

тов. Отбор референтных групп раков позволит снизить вариабельность результатов исследований и способствовать более точной оценке биологических эффектов загрязнения при применении различных методов исследования, а также будет полезен при отборе здоровых животных для использования их в качестве биосенсоров в автоматизированных системах мониторинга острой токсичности качества природной и очищенной сточной воды – “БиоАргус”. Определение референтных значений интегральных показателей “здоровья” организмов-биоиндикаторов имеет принципиальное значение для установления региональных нормативов концентраций загрязняющих веществ различной природы или их смесей и для сравнительных оценок биологических эффектов загрязнения водоемов и водотоков при использовании аборигенных животных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания тема № АААА-А19-119020190122-6 “Научные основы оценки здоровья экосистем Северо-Запада России и предупреждения угроз экологической безопасности”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аджиев Д.Д., Пронина Г.И., Иванов А.А., Корягина Н.Ю. 2018. Функциональные показатели пойкилотермных гидробионтов из природных и искусственных водных биоценозов // Сельскохозяйств. биол. Т. 53(2). P. 337.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.2.337rus>
- Березина Н.А., Голубков С.М., Максимов А.А. 2016. Опыт использования нового биоиндикатора (*Gmelinoidea fasciatus*) для оценки состояния донных местообитаний в Финском заливе // Вода: химия и экология. V. 4. P. 40.
- Сладкова С.В., Холодкевич С.В., Сафронова Д.В., Борисов Р.Р. 2017. Кардиоактивность раков *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) в различных физиологических состояниях // Принципы экологии. Т. 3. С. 40.
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2017.6442>
- Холодкевич С.В., Чуйко Г.М., Шаров А.Н. и др. 2021. Показатели кардиоактивности и оксидативного стресса моллюска *Anodonta cygnea* при краткосрочной соленосной тест-нагрузке как биомаркеры для оценки состояния организма и качества среды обитания // Биология внутр. вод. № 6. С. 599.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060085>
- Depledge M.H., Aagaard A., Gyorkis P. 1995. Assessment of trace metal toxicity using molecular, physiological and behavioral biomarkers // Mar. Pollut. Bull. V. 31. № 1–3. P. 9.
- Dutra K.B., Zank C., da Silva K.M. et al. 2008. Seasonal variations in the intermediate metabolism of the crayfish *Parastacus brasiliensis* (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) in the natural environment and experimental condition // Iheringia Série Zoologia. V. 98(3). P. 355.
<https://doi.org/10.1590/S0073-47212008000300010>
- Gerhardt A. 2000. Recent trends in online biomonitoring for water quality control. Biomonitoring of Polluted Water. Switzerland: Trans Tech Publ, Uetecon-Zuerich. P. 95.
- Handy R.D., Depledge M.H. 1999. Physiological Responses: Their Measurement and Use as Environmental Biomarkers in Ecotoxicology // Ecotoxicology. V. 8. P. 329.
- Holdich D.M., Harlioglu M.M., Firkins I. 1997. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 44. P. 147.
- Kholodkevich S.V., Kuznetsova T.V., Sladkova S.V. et al. 2021. Industrial Operation of the Biological Early Warning System BioArgus for Water Quality Control Using Crayfish as a Biosensor // Water Science and Sustainability. Sustainable Devel. Goals Ser. Cham: Springer. P. 127.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-57488-8_10
- Kozák P., Kuklina I. 2016. Crayfish as tools of water quality monitoring // Freshwater crayfish: A global overview. Boca Raton: CRS Press. P. 275.
- Kuklina I., Kouba A., Kozák P. 2013. Real-time monitoring of water quality using fish and crayfish as bioindicators: a review // Environ. Mon. Assess. V. 185. P. 5043.
- Kuznetsova T.V., Sladkova S.V., Kholodkevich S.V. 2010. Evaluation of functional state of crayfish *Pontastacus leptodactylus* in normal and toxic environment by characteristics of their cardiac activity and hemolymph biochemical parameters // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 46(3). P. 241.
- Nies E., Almar M.M., Hermenegildo C. et al. 1991. The activity of glutathione S-transferase in hepatopancreas of *Procambarus clarkii*: Seasonal variations and the influence of environmental pollutants // Comp. Biochem. and Physiol. Part C; Comp. Pharmacol. V. 100C. P. 65.
[https://doi.org/10.1016/0742-8413\(91\)90124-c](https://doi.org/10.1016/0742-8413(91)90124-c)
- Passano L.M. 1960. Molting and its control // PhysiolCrustacea. V. 1. P. 473.
- Reynolds J., Souty-Grosset C. 2011. Management of freshwater biodiversity // Crayfish as bioindicators. Cambridge: Cambridge Univ. Press. V. 384. P. 45.
- Rovero F., Hughes R.N., Whiteley N.M., Chelazzi G. 2000. Estimating the energetic cost of fighting in shore crabs by noninvasive monitoring of heartbeat rate // Anim. Behav. V. 59(4). P. 705.
- Taylor E.W., Wheatly M.G. 1981. The effect of long-term aerial exposure on heart rate, ventilation, respiratory gas exchange and acid-base status in the crayfish *Austropotamobius pallipes* // Exp. Biol. V. 9a. P. 109.

Approaches to Determining Reference Values of Physiological Parameters of Freshwater Crayfish (Decapoda, Astacidae)

T. V. Kuznetsova¹, *, V. A. Ljubimtsev¹, S. V. Sladkova¹, and S. V. Kholodkevich¹

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

**e-mail: kuznetsova_tv@bk.ru*

Physiological parameters objectively reflect the health state of the organism and can serve as effective auxiliary criteria in determining the quality of the environment. However, significant variability of physiological and biochemical parameters is known in invertebrates, and, in particular, in crustaceans. In order to overcome these limitations and increase certainty in the assessment of the biological effects of toxicants, the authors proposed approaches and methods for the selection of reference groups of crayfish based on monitoring of their heart rate at rest and under the short-term standardized functional tests, allowing to assess the functional state of crayfish and their adaptive capabilities.

Keywords: freshwater crayfish *Pontastacus leptodactylus*, methods of animal selection, functional parameters, non-invasive recording of cardiac activity, functional loading tests, crayfish as biosensors, diagnostics of environmental pollution

УДК 574.587+574.24+57.084.1

КАРДИОАКТИВНОСТЬ *Pontastacus leptodactylus* (Decapoda) ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ВОЗДЕЙСТВИИ СРЕДЫ ПОВЫШЕННОЙ СОЛЕННОСТИ: О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РАКОВ В ТЕСТИРОВАНИИ СОЛОНОВАТЫХ ВОД

© 2023 г. С. В. Сладкова^{a, b, *}, Т. В. Кузнецова^a, В. А. Любимцев^a, С. В. Холодкевич^{a, c}

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

^bСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

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

*e-mail: sladkova_sv1@mail.ru

Поступила в редакцию 24.04.2023 г.

После доработки 04.05.2023 г.

Принята к публикации 26.05.2023 г.

Изучены характеристики кардиоактивности речных раков *Pontastacus leptodactylus* Esch. при длительном содержании животных в среде с повышенной соленостью (6.5‰) для оценки возможности использования их как тест-организмов в биоэлектронных системах мониторинга качества морских прибрежных вод с высокой антропогенной нагрузкой. Близкие значения солености отмечены для многих заливов Балтийского моря (например, Таллинского и Ботнического), характеризующихся интенсивным загрязнением. Установлено, что увеличение солености воды с 0 до 6.5‰ вызывало начальное кратковременное повышение частоты сердечных сокращений на 30%. Показано, что раки могут не только успешно выживать в течение 1 мес в воде повышенной солености, но и в небольшой степени изменять характеристики сердечной активности. На протяжении экспозиции в солевом растворе раки демонстрировали четкий суточный (циркадный) ритм кардиоактивности. Суточная динамика частоты сердечных сокращений исчезала за несколько суток до линьки и в пресной, и в соленой воде. Сделано заключение о возможности использования пресноводных раков в биоэлектронных системах непрерывного мониторинга функционального состояния представителей местной биоты и для выявления биологических эффектов загрязняющих веществ в пресной и в солоноватой воде.

Ключевые слова: речные раки *Pontastacus leptodactylus*, функциональные показатели, неинвазивная регистрация кардиоактивности, изменение солености среды, раки как биосенсоры загрязнения окружающей среды

DOI: 10.31857/S0320965223050169, **EDN:** CJKVUQ

ВВЕДЕНИЕ

Пресноводных и морских беспозвоночных широко используют в качестве живых “мониторов” состояния среды их обитания, а также в экотоксикологических и токсикологических опытах. Удобным объектом являются пресноводные десятиногие раки – биосенсоры, используемые в биоэлектронных системах непрерывного длительного мониторинга токсичности природных вод (Kozák and Kuklina, 2016; Kholodkevich et al., 2021). Известно, что пресноводные раки имеют

широкий диапазон толерантности к изменению солености среды и способны выживать в водах до 12–18‰ (McMahon, 1986; Holdich et al., 1997; Holdich, 2002). Однако к настоящему времени в литературе отсутствуют данные о кардиоактивности речных раков как интегральной меры их функционального состояния при длительном нахождении животных в воде с повышенной соленостью.

Имеются единичные работы, посвященные вопросу о возможном применении пресноводных беспозвоночных в биотестировании загрязненных солоноватых вод. Опыты с инфузориями, типичными пресноводными организмами, которых акклиматизировали к солоноватой воде до 12‰, пока-

Сокращения: ЧСС – частота сердечных сокращений, ЧССп – частота сердечных сокращений в покое в дневной период, ЧССн – частота сокращений в ночной период, ЧССр – частота сердечных сокращений в начальной реакции на соль.

зали их способность выявлять токсические эффекты меди в соленой воде (Попова, Смуров, 2009).

Речные раки обладают довольно широкими адаптивными способностями и толерантны к разнообразным изменениям среды их обитания (Köksal, 1988; Holdich et al., 1997; Yildiz et al., 2004). Раки *Pontastacus (Astacus) leptodactylus* Esch. — аборигены для многих водных объектов России. Они способны обитать и в пресных водах, и при повышенной солености в прибрежных водах Черного и Каспийского морей, адаптируясь к обитанию даже при 14‰ (Черкашина, 1972; Cherkashina, 1975). Показано, что узкопалые раки могли выживать в среде до 21‰ в течение 9 нед., а в среде с соленостью 7‰ из икры раков вылупилась молодь, которая впоследствии успешно перелиняла (Holdich et al., 1997). Это обстоятельство позволило сделать предположение о возможности колонизации узкопалыми раками *P. leptodactylus* солоноватых вод (Holdich et al., 1997) и последующем их влиянии на биоту экосистемы (Beatty, Morgan, Gill, 2005; Cruz, Rebelo, 2007). Влияние вселенцев ракообразных, например *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, на представителей местной биоты и роль этих животных как биоиндикаторов экологического состояния водоемов обсуждается в работе И.А. Барышева (2021).

Цель настоящего исследования — выяснить возможность использования раков *Pontastacus leptodactylus* в качестве биоиндикаторов в биоэлектронных системах мониторинга качества воды по показателям их кардиоактивности для оценки качества солоноватых вод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эксперименты проводили на 14 половозрелых самцах *P. leptodactylus*, не имевших признаков заболеваний из пресноводных водоемов Алтайского края. Их масса тела 32.1 ± 2.1 г, общая длина и длина карапакса 102.3 ± 3.3 и 51.8 ± 1.2 мм соответственно. Об удовлетворительном функциональном состоянии животных до опыта (адаптированных в течение месяца к лабораторным условиям) судили по их подвижности, поеданию корма и хорошо выраженной защитно-оборонительной реакции — поднятию клешневых конечностей при хэндлинге. Перед началом экспериментов каждого рака маркировали, на его карапакс над областью сердца приклеивали миниатюрный держатель для крепления волоконно-оптического датчика, соединенного с фотоплетизмографом. Раков отсаживали в отдельные аквариумы размером $40 \times 35 \times 19.5$ см³, заполненные на 8–10 см проточной циркулирующей дехлорированной водой, что обеспечивало установку замкнутого водоснабжения. Животных кормили 1 раз в 3 сут личинками *Chironomus* spp. из расчета 2% массы тела на суточный рацион. На следующие после корм-

ления сутки частично (на 30%) заменяли воду для ее очистки от продуктов метаболизма рака. Температура воды была 20°C, режим освещенности — 12 ч свет : 12 ч темнота. Длина волоконно-оптического кабеля позволяла животному свободно передвигаться по аквариуму и заходить в убежище. Кардиоактивность раков непрерывно регистрировали системой “БиоАргус” в течение всего эксперимента, используя способ неинвазивной регистрации и последующего анализа ЧСС в режиме реального времени (Kholodkevich et al., 2021). В настоящем эксперименте устанавливали два ряда аквариумов по семь в каждом: первый ряд — с раками в контрольной (отстоянной водопроводной) воде и второй — с опытными раками, куда после 10 сут наблюдения через резервную емкость подавали раствор соли (NaCl) из расчета 6.5 г на 1000 мл. Соленость среды в аквариумах контролировали рефрактометром RSA0100A Salinity/SG Refractometer (TransInstrument, Singapore), расчетный уровень 6.5‰ достигался за 2–3 мин. Каждые трое суток 1/3 объема воды в аквариуме заменяли на свежую с добавлением расчетного количества соли для поддержания постоянной солености в 6.5‰. Эксперимент прекратили после того, как все животные успешно перелиняли.

Поскольку имеются данные, что осмоляльность гемолимфы для некоторых видов раков остается постоянной по мере увеличения солености от 0 до 10‰ (Rina et al., 2021), в настоящем исследовании осмоляльность не измеряли.

Данные о частоте сердечных сокращений оценивали с помощью программного обеспечения Statistica v. 6 для Windows. Чтобы выявить первичный эффект воздействия повышения солености на сердечную деятельность, ЧСС, зарегистрированную в течение 15 мин до воздействия, сравнивали с ЧСС, зарегистрированной в течение 15 мин после воздействия, используя парный *t*-критерий для зависимых величин. Для оценки эффекта по сравнению с контрольной группой раков применяли *t*-критерий для независимых переменных, предварительно проверяя нормальность распределения по критерию Колмогорова-Смирнова. Изменения ЧСС считали значимыми при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Через трое суток после помещения раков в экспериментальную установку у них установился суточный ритм кардиоактивности с более высокими значениями ЧСС в темное время суток (ЧССн) по сравнению с ЧСС в светлое время суток (ЧССд). После этого проводили эксперимент.

Быстрое увеличение солености воды от 0 до 6.5‰ вызывает “аларм” реакцию раков (ЧССр),

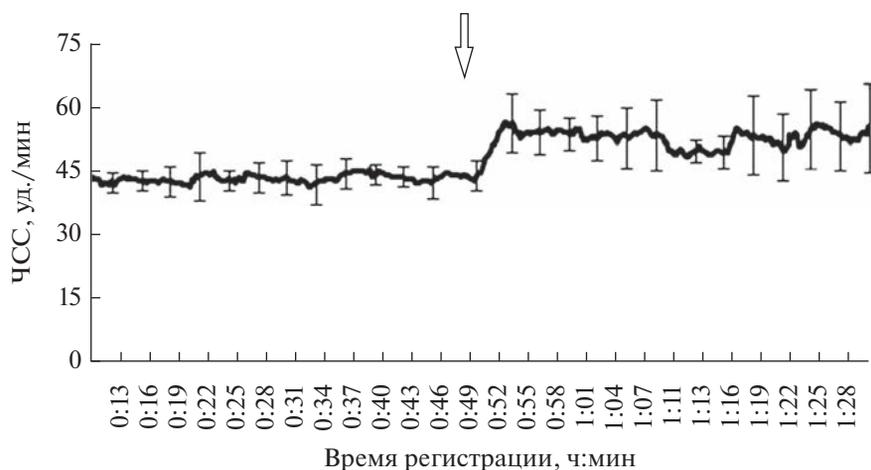


Рис. 1. Динамика ЧСС раков при изменении солёности воды до 6.5‰. Стрелкой указано время подачи соли (0:50). Вертикальные линии – стандартное отклонение по группе раков ($n = 7$).

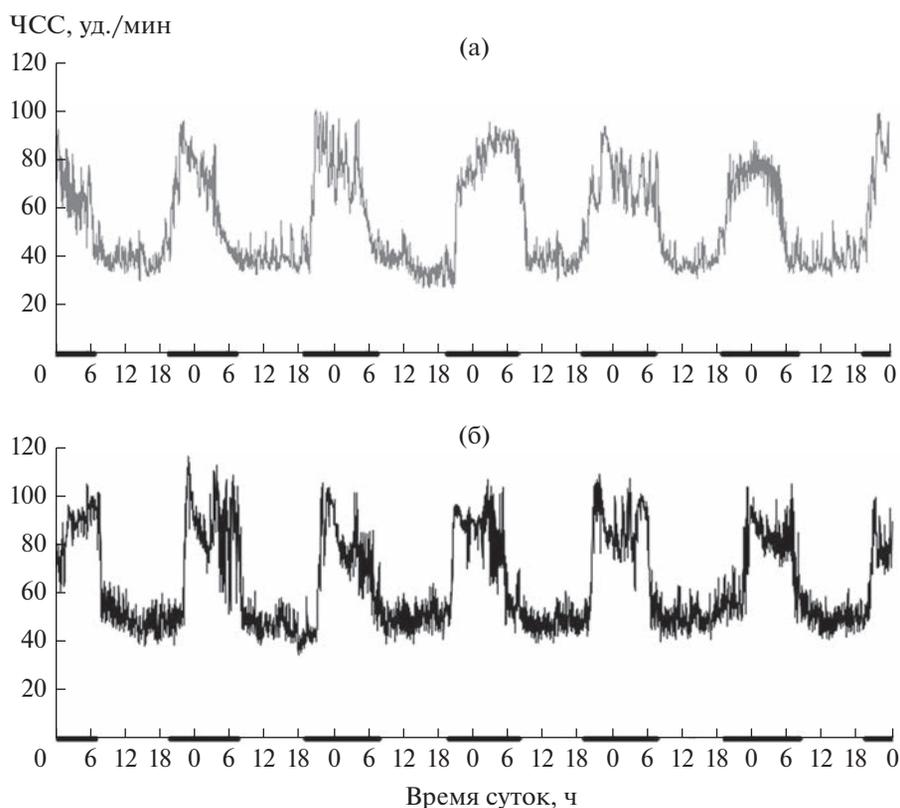


Рис. 2. Примеры типичной динамики ЧСС раков в течение 6 сут непрерывной регистрации: а – ЧСС рака № 1 в контрольной среде, б – ЧСС рака № 2 в воде с солёностью 6.5‰. Выделенные участки на оси абсцисс – длительность темного периода.

выражающуюся в кратковременном (15–20 мин) повышении ЧССп на 30% (рис. 1).

Реакция на повышение солёности кратковременна и не оказывает влияния на показатели суточного ритма кардиоактивности раков (рис. 2), который сохраняется и в солёной воде. Типичные

примеры циркадной ритмики в ЧСС приведены на рис. 2.

ЧССп и ЧССн раков в солёной и контрольной воде, полученные, начиная с пятых суток после помещения животных в экспериментальную установку, показаны на рис. 3.

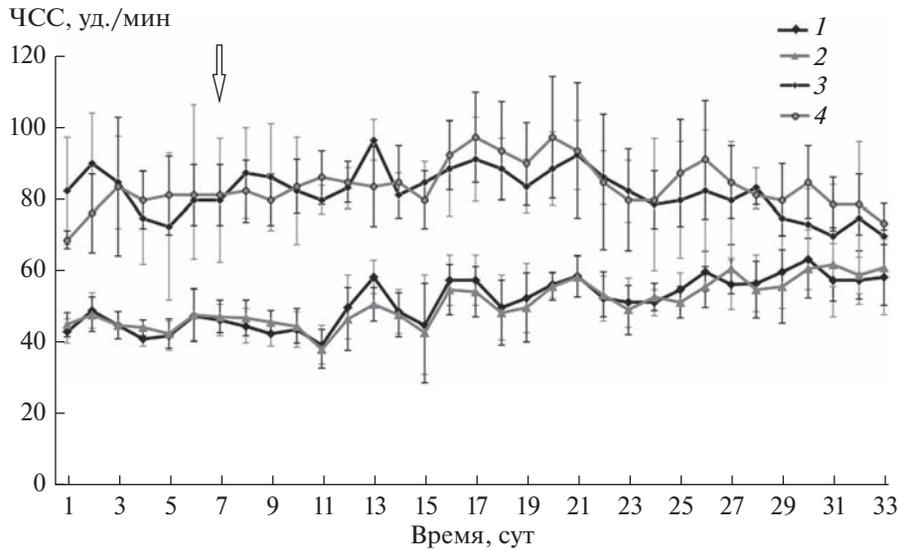


Рис. 3. ЧСС раков в соленой и пресной (контрольной) воде в течение эксперимента. 1 – ЧССп (соль), 2 – ЧССп (контроль), 3 – ЧССн (соль), 4 – ЧССн (контроль). Стрелкой указано время подачи соли.

Суточная динамика ритма кардиоактивности раков задается режимом искусственного освещения (с 8:00 до 20:00 – освещение в 300 лк, с 20:00 до 8:00 – темнота), и этот ритм характеризуется следующими показателями ЧСС: период – 24 ч, длительность ночной активности >8 ч, максимальная ЧСС ночной активности (ЧССн) в диапазоне 80–110 уд./мин и ЧСС покоя (ЧССп) в дневное время в диапазоне 40–60 уд./мин. Этот ритм наблюдался у всех раков в контрольной и соленой воде в течение 3–4 нед. (рис. 2). Однако следует отметить, что у раков в соленой воде повышалась интенсивность небольших по амплитуде периодических флуктуаций ЧССп, при этом среднее значение ЧССп сохранялось. Проведенный частотный анализ значений ЧССп показал, что на кривых дневной динамики ЧСС для раков, экспонировавшихся в соленой воде, интенсивность периодических колебаний сердечного ритма имеет длительность от шести до трех мин, с максимумом ~4.8 мин, что значительно превышает контроль. Рассчитанный на основе полученных периодограмм коэффициент удельного веса кратковременных колебаний ЧССп (отношение интенсивности колебаний с периодом от двух до 10 мин к интенсивности всех флуктуаций) за двое суток до и после подачи соли, а также спустя 15 сут экспозиции показал достоверное (t -критерий, $p < 0.05$) увеличение удельного веса таких колебаний в соленой воде: 0.21 ± 0.03 ; 0.32 ± 0.07 ; 0.30 ± 0.05 соответственно.

За несколько суток до линьки (5–7 сут в зависимости от конкретной особи) наблюдали постепенные однонаправленные изменения ритма и у экспериментальных, и у контрольных животных. Эти изменения заключались в неуклонном повы-

шении ЧССп в дневное время и некотором снижении ЧСС в темное время суток, однако циркадный характер ритма кардиоактивности сохранялся, как и реакция на включение света. За двое-трое суток, предшествующих линьке (сбросу старого карапакса), циркадный ритм не наблюдали. Ночные и дневные ЧССп становились сходными по значениям за счет постепенного повышения дневной ЧСС и некоторого снижения ЧСС ночной активности. Типичный паттерн ЧСС в течение трех суток, непосредственно предшествующих линьке, для контрольной и экспериментальной групп раков показан на рис. 4. Амплитуда и интенсивность флуктуаций значений ЧСС были более выражены у раков в соленой воде (рис. 4б). В сутки сброса карапакса ритм и реакция на включение/выключение света, а также периодичность колебаний отсутствовали (вторая пунктирная вертикальная линия на рис. 4). В течение эксперимента все раки выжили и успешно перелиняли.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Пороги толерантности пресноводных раков при изменении солености среды, при всей актуальности тематики (Хлебович, 2012), к настоящему времени изучены недостаточно (Yildiz et al., 2004; Rida et al., 2021). Кроме того, остается вопрос: могут ли пресноводные тест-организмы быть использованы для тестирования биологических эффектов поллютантов в солоноводных аквариумах Балтики с соленостью, например, до 10–12‰ (Попова, Смуров, 2009). Установлено, что это возможно при предварительной акклимации инфузорий к соленой воде (12‰) в течение 10 сут, выявлены четкие реакции инфузорий на

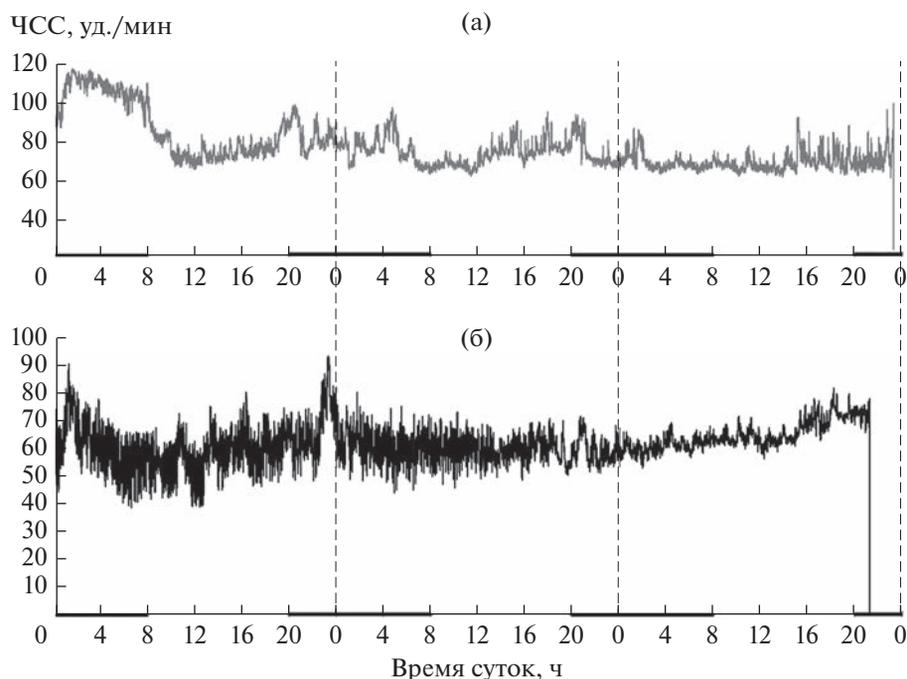


Рис. 4. Примеры типичной динамика ЧСС в конце предлиночной стадии (запись в течение 3 сут непосредственно перед линькой): а – ЧСС рака № 1 в контрольной среде, б – ЧСС рака № 2 в соленой воде. Черные участки на оси абсцисс – длительность темнового периода, пунктирные вертикальные линии – суточные интервалы.

присутствие в соленой воде токсичных для них ионов меди (Попова, Смуров, 2009).

Ранее показано (Yildiz et al., 2004), что *P. leptodactylus* способен к гиперрегуляции при солёности 10‰ в течение 96 ч. В физиологические механизмы адаптации к повышению солёности среды у раков вовлечены эпителиальные клетки жабр, желудочно-кишечного тракта, другие органы и ткани (McMahon, 1986; Holdich et al., 1997).

Полученные нами результаты свидетельствуют, что пресноводные раки *P. leptodactylus* реагируют на быстрое изменение солёности воды от 0 до 6.5‰ “аларм” реакцией, выражающейся в кратковременном (15–20 мин) повышении ЧСС на 30%. Такой ответ сердечно-сосудистой системы раков – характерная первичная реакция организма на стрессовый фактор. Именно этот тип реакции сердечно-сосудистой системы положен в основу принципа биоэлектронного метода оценки качества водной среды по показателям кардиоактивности раков и моллюсков (Kholodkevich et al., 2021). В соленой воде раки сохраняют хемосенсорную реакцию на изменение кислотности среды, что отражается на их кардиоактивности (Safronova et al., 2018).

Наблюдающийся циркадный ритм ЧСС у раков и в контрольной, и в соленой воде связан с особенностью поведения раков как животных, активных в сумеречное время. Четкое проявление циркадианной ритмики ЧСС является показате-

лем хорошего (здорового) функционального состояния раков в межлиночный период (Styrishave et al., 2007; Kuznetsova et al., 2010; Сладкова и др., 2017). Характерные изменения паттерна кардиоритма узкопалых раков на предлиночной стадии типичны для высших раков и связаны с физиологической подготовкой к сбросу старого панциря. Аналогичные изменения ритма отмечены нами ранее для раков *Cherax quadricarinatus* (von Martens) (Сладкова и др., 2017). Наблюдаемое в настоящей работе в соленой воде некоторое увеличение флуктуаций среднего значения ЧССп в дневное время, имеющих вид кратковременных амплитудных колебаний длительностью ~5 мин, возможно, свидетельствует о включении дополнительных физиологических (предположительно, висцеро-кардиальных) механизмов поддержания осмоляльности гемолимфы, что требует дополнительных энергетических затрат.

Выживаемость раков (100%) и их успешная линька также указывают на удовлетворительное функциональное состояние животных, которое принципиально не изменилось в ходе эксперимента с воздействием на них соленой воды.

Выводы. Результаты проведенных исследований свидетельствуют, что пресноводные раки *P. leptodactylus* могут значительное время переживать в среде с повышенной солёностью в 6.5‰, не изменяя своего физиологического статуса, фиксируемого по показателям кардиоактивности, неин-

вазивно регистрируемой в процессе эксперимента. Таким образом, они могут успешно использоваться в биоэлектронных системах мониторинга кардиоритма как интегрального показателя их здоровья и индикативного показателя стресса животного при токсическом воздействии, в качестве биосенсоров в солоноватых водах на протяжении, по крайней мере, двух месяцев.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена с использованием оборудования РЦ “Обсерватория экологической безопасности” Научного парка СПбГУ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 122041100085-8) “Научные основы оценки здоровья экосистем Северо-Запада России и предупреждения угроз экологической безопасности”, а также GZ_MDF-2023-1 СПбГУ, ID проекта: 101662710.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышев И.А., Сидорова А.И., Георгиев А.П., Калинин Н.М. 2021. Биомасса популяции, продукция за вегетационный период и биоресурсное значение инвазивного *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: amphipoda) в Онежском озере // Биология внутр. вод. № 4. С. 423.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221040057>
- Попова О.С., Смуров А.О. 2009. *Paramecia nephridiatum* – удобный объект биотестирования воды Балтийского моря // X Международный экологический форум “День Балтийского моря”. Сборник тезисов. СПб.: ООО “Макси-Принт”. С. 196.
- Сладкова С.В., Холодкевич С.В., Сафронова Д.В., Борисов Р.Р. 2017. Кардиоактивность раков *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) в различных физиологических состояниях // Принципы экологии. Т. 3. С. 40.
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2017.6442>
- Черкашина Н.Я. 1972. Питание длиннопалого и толстопалого раков в туркменских водах Каспия // Труды ВНИРО. Т. 90. С. 55.
- Хлебович В.В. 2012. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Beatty S., Morgan D., Gill H. 2005. Role of life history strategy in the colonisation of Western Australian aquatic systems by the introduced crayfish *Cherax destructor* Clark, 1936 // Hydrobiologia. V. 549(1). P. 219.
- Cherkashina N.Y. 1975. Distribution and biology of genus *Astacus* (Crustacea, Decapoda, Astacidae) in the Turkmen waters of Caspian Sea // Freshwater Crayfish. V. 2. P. 553.
- Cruz M.J., Rebelo R. 2007. Colonization of freshwater habitats by an introduced crayfish in Southwest Iberian Peninsula // Hydrobiologia. V. 575(1). P. 191.
- Holdich D.M., Harlioglu M.M., Firkins I. 1997. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* и *Pacifastacus leniusculus* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 44. P. 147.
- Holdich D.M. 2002. Biology of Freshwater Crayfish. Oxford: Blackwell Science.
- Kholodkevich S.V., Kuznetsova T.V., Sladkova S.V. et al. 2021. Industrial Operation of the Biological Early Warning System BioArgus for Water Quality Control Using Crayfish as a Biosensor // Water Science and Sustainability. Sustainable Development Goals Series. Cham: Springer. P. 127.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-57488-8_10
- Köksal G. 1988. *Astacus leptodactylus* in Europe // Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation. London: Chapman. P. 365.
- Kozák P., Kuklina I. 2016. Crayfish as tools of water quality monitoring // Freshwater Crayfish: A Global Overview. Boca Raton: CRS Press. P. 275.
- Kuznetsova T.V., Sladkova S.V., Kholodkevich S.V. 2010. Evaluation of functional state of crayfish *Pontastacus leptodactylus* in normal and toxic environment by characteristics of their cardiac activity and hemolymph biochemical parameters // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 46(3). P. 241.
- McMahon B.R. 1986. The adaptable crayfish: mechanisms and physiological adaptation // Freshwater Crayfish. V. 6. P. 59.
- Rida R., Zein-Eddine R., Kreydiyyeh S. et al. Influence of salinity on survival, growth, hemolymph osmolality, gill sodium potassium ATPase activity, and sodium potassium chloride co-transporter expression in the red-claw crayfish *Cherax quadricarinatus* // J. World Aquac. Soc. 2021. V. 52. P. 466.
- Safronova D., Lyubimtsev V., Kholodkevich S. 2018. The possibility of usage a bioelectronic system based on the control of changes in the cardioactivity of freshwater crayfish for detection of cases of instantaneous pollution of brackish waters in the eastern part of the Gulf of Finland. International Scientific Forum “Gulf of Finland – natural dynamics and anthropogenic impact” Abstracts, Russia. St. Petersburg, October 17–18, 2018 (VSEGEI). P. 97.
- Styrishave B., Bojsen B.H., Witthoff H., Andersen O. 2007. Diurnal variations in physiology and behaviour of the noble crayfish *Astacus astacus* and the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* // Mar. Freshwater Behav. Physiol. V. 40. № 1. P. 63.
- Yildiz H.Y., Köksal G., Karasu Benli A.C. 2004. Physiological response of the crayfish, *Astacus leptodactylus* to saline water // Crustaceana. V. 77. № 10. P. 1271.

Cardiac Activity of *Pontastacus leptodactylus* Esch. (Decapoda) under Prolonged Exposure to High Salinity: on the Possibility of Using Freshwater Crayfish in Testing of Brackish Waters

S. V. Sladkova^{1, 2, *}, T. V. Kuznetsova¹, V. A. Lyubimtsev¹, and S. V. Kholodkevich^{1, 3}

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

²Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

³Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: sladkova_sv1@mail.ru

In this study, we analyzed the characteristics of the cardiac activity of crayfish during long-term keeping of animals in an environment with high salinity (6.5‰) in order to find out the fundamental possibility of using them as bioindicators in bioelectronic systems for monitoring the quality of marine coastal waters under high anthropogenic load. Similar salinity values were noted for many bays of the Baltic Sea sub-regions, for example, the Tallinn and Bothnian bays, which are characterized by intense anthropogenic load. It was found that an increase in water salinity from 0 to 6.5‰ caused an initial short-term increase in heart rate (HR) by 30%. It has been shown that crayfish can not only successfully survive for 1 month in high salinity water, but also change the characteristics of cardiac activity to a small extent. Some features were revealed in crayfish in water with altered salinity. During exposure to saline solution, crayfish showed a clear diurnal rhythm of cardiac activity. The rhythmicity of the heart rate disappeared a few days before the molt in both fresh and salt water. The study made it possible to draw a conclusion about the possibility of using freshwater crayfish in bioelectronic systems for continuous monitoring of the functional state of representatives of the local biota and for identifying the biological effects of pollutants in both fresh and brackish water.

Keywords: freshwater crayfish *Pontastacus leptodactylus*, functional parameters, non-invasive recording of cardiac activity, response to salinity change, crayfish as biosensors for environmental assessment

УДК 595.3:591.11:57.033

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ АВСТРАЛИЙСКОГО КРАСНОКЛЕШНЕВОГО РАКА *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae) ПРИ ЭКСПОЗИЦИИ НА ВОЗДУХЕ

© 2023 г. Д. Н. Скафарь^{a, b, d, *}, О. В. Стрелкова^{a, b}, Д. В. Шумейко^{c, d}

^aКубанский государственный университет, Краснодар, Россия

^bАзово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Ростов-на-Дону, Россия

^cМеждународный Таразский инновационный институт им. Ш. Муртазы, Тараз, Казахстан

^dНаучно-производственный центр “АкваТехБиотоп”, Краснодар, Россия

*e-mail: skafden@mail.ru

Поступила в редакцию 19.12.2022 г.

После доработки 27.05.2023 г.

Принята к публикации 31.05.2023 г.

Исследовано влияние экспозиции на воздухе на гематологические показатели австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus* Von Martens 1868. Гемолимфу отбирали сразу после извлечения рака из воды через 2, 4, 8 ч экспозиции на воздухе и спустя 24 и 72 ч после возвращения в воду. Определены общее число гемоцитов (ОЧГ), гемограмма, концентрация общего белка и гемоцианина. Рассмотрена динамика полученных гематологических показателей во временном аспекте: ОЧГ и доля гранулоцитов увеличивалась на протяжении всей экспозиции на воздухе, доля агранулоцитов и содержание общего белка и гемоцианина статистически достоверно не изменялись, доля полугранулоцитов снижалась. После экспозиции на воздухе цвет гемолимфы изменялся с голубоватого с сероватым оттенком на мутный серо-зеленый (отклонение от нормы). Полученные данные свидетельствуют о развитии компенсаторных механизмов и патологических явлений в ответ на стресс, вызванный пребыванием в воздушной среде, позволяют применять их на практике при оценке состояния австралийского красноклешневого рака в процессе транспортировки.

Ключевые слова: австралийский красноклешневый рак, *Cherax quadricarinatus*, гемолимфа, гемоциты, общий белок, гемоцианин, стресс, экспозиция на воздухе

DOI: 10.31857/S0320965223050157, **EDN:** FBDRLN

ВВЕДЕНИЕ

Хотя раки – водные животные, они могут не продолжительное время пребывать и передвигаться на суше (Grote, 1981). Наземные миграции свойственны многим декаподам. Так, некоторые ракообразные, например луизианский рак (*Procambarus clarkii*), американский сигнальный рак (*Pacifastacus leniusculus*) и ржавый рак (*Orconectes rusticus*), способны перемещаться на расстояние 20–1000 м, пересекать дамбы между прудами, преодолевать плотины или водопады (Claussen et al., 2000; Souty-Grosset et al., 2016; Lemmers et al., 2022; Qing et al., 2022). Этим можно объяснить активное освоение обширных новых территорий североамериканскими раками (*Procambarus clarkii* и *Pacifastacus leniusculus*) (Kerby et al., 2005; Puku,

2014; Ramalho, Anastácio, 2015). Выход из водоема также способствует обмену особями между соседними популяциями и позволяет использовать наземные пути отхода в случае высыхания или загрязнения водоема (Puku, 2014). Ряд декапод, например, белоклешневый (атлантический) речной рак (*Austropotamobius pallipes*), выживают в течение нескольких суток на воздухе (Pond, 1975). Некоторые виды, особенно относящиеся к роющим, могут существовать в течение нескольких месяцев без воды в норах (Huner, Lindqvist, 1995; Kouba et al., 2016). Основная масса коммерчески важных ракообразных не подвергается воздействию воздуха в своей естественной среде, за исключением периода вынужденных миграций. Однако процедуры отлова и последующей обработки могут включать длительное нахождение вне воды (Paterson, Spanoghe, 1997; Taylor, 1997).

Способность покидать воду и находиться не продолжительное время на суше характерна и для

Сокращения: ГПТ – гемопоэтическая ткань; ОЧГ – общее число гемоцитов; УЗВ – установки замкнутого водоснабжения.

перспективного объекта тепловодной аквакультуры – австралийского красноклешневого рака *Cherax quadricarinatus* Von Martens 1868 (Лагуткина и др., 2020). Он может покидать пруды для разведения (Jones, 1990), осваивать новые водоемы (Coughran, Leckie, 2007; Leland et al., 2012; Beatty et al., 2019) и, вероятно, дышать атмосферным кислородом при нехватке его в воде (Morris, Callaghan, 1998).

Во время пребывания раков на суше происходят гематологические и биохимические изменения гемолимфы, возрастают концентрации лактата и наступает ацидоз (Taylor, 1997; Morris, Oliver, 1999; Speed et al., 2001; Lorenzon et al., 2007). Под действием воздуха повышается уровень гипергликемических гормонов и собственно глюкозы (Webster, 1996; Van Nam, 1998; Chang et al., 2005), накапливаются ионы Ca^{2+} и Mg^{2+} в гемолимфе (Jackson et al., 2001). При изучении гемолимфы узкопалых раков (*Astacus leptodactylus*) во время пребывания в течение 24 ч вне воды фиксировали изменения общего содержания белка, что указывало на реакцию раков на стресс (Malev et al., 2010). Гематологические изменения, вызванные пребыванием на воздухе, выглядят следующим образом: происходит снижение доли гранулярных клеток, увеличение времени свертываемости крови (Fotadar et al., 2001), снижение ОЧГ в течение 24 ч после выдерживания вне воды (Cheng, 2003). Однако такие изменения характерны не для всех видов (Malev et al., 2010).

С точки зрения фундаментальной биологии интересно изучение гематологических показателей австралийского красноклешневого рака, находящегося вне воды. Прикладная сторона исследования обуславливается наличием нескольких подходов транспортировки ракообразных – в водной среде с принудительной аэрацией и вне воды в емкостях с влажным субстратом. Наиболее распространен второй способ, однако он вызывает сильный стресс у этого вида, что нежелательно при транспортировке ремонтно-маточного стада и посадочного материала.

Необходимы данные по динамике показателей системы крови, с помощью которых можно оценить стрессовое состояние, вызванное транспортировкой вне водной среды. Некоторые физиологические и биохимические показатели кровеносной системы позволяют судить о состоянии здоровья рака (Александрова, Ковачева, 2010; Paterson et al., 2005), что необходимо для мониторинга физиологического состояния при культивировании гидробионтов.

Информация о воздействии нахождения вне воды на физиологическое состояние австралийского красноклешневого рака недостаточна. Известно, что экспозиция на воздухе вызывает гистологические изменения в гепатопанкреасе и

кишечнике, а также подавляет антиоксидантный и иммунный статус (Lu, et al., 2021).

Цель работы – исследовать динамику некоторых физиолого-биохимических показателей гемолимфы австралийского красноклешневого рака при экспозиции в воздушной среде и после его возвращения в воду.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в лаборатории перспективных технологий в аквакультуре на базе бизнес-инкубатора Кубанского государственного университета.

Объектом исследования служили австралийские красноклешневые раки. Их содержали в УЗВ – бассейнах объемом 2.5 м^3 и площадью 3.14 м^2 каждый, при температуре воды $22.5\text{--}24.0^\circ\text{C}$. Там же размещали укрытия из поливинилхлоридных труб для снижения внутривидовой агрессии. Для кормления использовали корм Sorpens Start Premium 1.5 мм (Нидерланды) (белок 54, жиры 15, зола 10.4, фосфор 1.59%), суточная норма – 3% биомассы ракообразных. Кормление прекращали за двое суток до начала эксперимента. В течение всего эксперимента гидрохимические показатели воды находились в пределах рыбоводных норм. Концентрация кислорода в воде была 5 мг/л , рН – 7.9, фотопериод – 12 ч.

Исследовали физиолого-биохимические показатели гемолимфы при экспозиции на воздухе в течение 8 ч, а также в течение нескольких суток после возвращения раков в воду. Для опыта использовали 20 экз. раков (10 самцов и 10 самок) массой $64 \pm 18 \text{ г}$ (от 29 до 90 г). Их перемещали из системы УЗВ в пенопластовые коробки с внутренними габаритами $35.5 \times 48.0 \times 32.0 \text{ см}$ по 10 экз. в каждую и выдерживали в течение 8 ч при температуре воздуха 24°C . Гемолимфу отбирали сразу после извлечения из УЗВ и через 2, 4 и 8 ч пребывания на воздухе. После 8 ч экспозиции раков возвращали в УЗВ и отбирали гемолимфу спустя 24 и 72 ч.

Гемолимфу для анализа отбирали прижизненно шприцом объемом 2 мл с иглой 23G с соблюдением правил асептики и антисептики методом пункции вентрального синуса раков. Такой способ позволяет прижизненно отбирать кровь, не нанося здоровью раков значительного ущерба (Александрова, Ковачева, 2010). В качестве антикоагулянта использовали 4%-ный раствор Трилона-Б (ЭДТА-Na_2) (BASF, Китай).

Подсчет гемоцитов проводили в камере Горяева с помощью светового микроскопа Микромед-1, определяли процентную долю каждого типа гемоцитов. Для подсчета ОЧГ применяли следующую формулу:

$$\text{ОЧГ в 1 мкл} = N \times 5,$$

где N – число всех гемоцитов в 50 больших квадратах на сетке камеры (Скафарь, Шумейко, 2022).

Гемолимфу в объеме 40 мкл центрифугировали при 3000 об./мин в течение 15 мин, затем к пробе добавляли 3960 мкл дистиллированной воды. Оптическую плотность проб определяли при 335 нм на спектрофотометре Leki SS2107UV, концентрацию гемоцианина выражали в ммоль/л и рассчитывали по формуле (Wu et al., 2017):

$$E_{335} = 2.69 \times \text{ОП}_{335},$$

где ОП_{335} – оптическая плотность пробы, 2.69 – экстинкция для гемоцианина при длине волны 335 нм (Nickerson, Van Holde, 1971).

Общий белок определяли рефрактометрическим методом на рефрактометре ИРФ-22 (Ковачева, Александрова, 2010), концентрацию белка выражали в процентах.

Расчеты и графическое оформление полученных данных проводили с помощью программ Microsoft Excel (Microsoft Corporation, США) и Statistica v. 14 (TIBCO Software Inc.). Для проверки статистической достоверности различий в группах использовали U -критерий Манна–Уитни и критерий Краскела–Уоллиса. Различия считали статистически достоверными при $p < 0.05$. Результаты представлены как среднее \pm стандартное отклонение (на графиках использованы медианные значения).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гемограмма. Общее число гемоцитов. После 2 ч экспозиции ОЧГ увеличивалось с 2615 ± 1016 до 3575 ± 1125 кл./мкл ($p < 0.001$), т.е. в 1.4 раза (рис. 1а). Через 4 ч выдерживания ОЧГ достигало 3648 ± 1684 кл./мкл, что статистически достоверно ($p < 0.05$) превышало таковое в начале опыта. При этом ОЧГ после 2-го и 4-го часа экспозиции статистически ($p = 0.89$) не различалось. За 8 ч опыта ОЧГ выросло в 1.6 раза (4279 ± 1239 кл./мкл) по сравнению с первоначальными показателями ($p = 0.0001$), различия ОЧГ 4-го и 8-го часа эксперимента статистически недостоверны ($p = 0.35$). За 8 ч экспозиции на воздухе отмечено статистически достоверное ($p < 0.01$) увеличение ОЧГ. Через 24 ч после экспозиции ОЧГ снизилось до 2352 ± 1090 кл./мкл, что сопоставимо с уровнем ОЧГ до экспозиции ($p = 0.4$), а после 72 ч оно упало до минимальной за период наблюдений величины.

Агранулоциты. Дисперсионный анализ с помощью критерия Краскела–Уоллиса показал, что доля агранулоцитов за время экспозиции статистически достоверно ($p = 0.14$) не изменялась. При этом различия в показателях между началом опыта и двумя часами экспозиции были статисти-

чески достоверны ($p < 0.05$), средние значения достигали 44.0 ± 5.9 и $38.1 \pm 7.3\%$ соответственно (рис. 1б). Через 4 ч выдерживания вне воды доля агранулоцитов была $40.8 \pm 9.6\%$, что статистически недостоверно по сравнению с началом опыта ($p > 0.05$) и двумя часами экспозиции ($p > 0.05$). Через 8 ч экспозиции данный показатель достиг $40.6 \pm 8.4\%$, что статистически недостоверно ($p > 0.05$) по сравнению с началом опыта и четырьмя часами экспозиции. Через 24 ч после экспозиции показатели вернулись в исходное состояние (начало эксперимента) – $42.2 \pm 7.9\%$, $p = 0.51$; однако через 72 ч после воздействия воздуха процент агранулярных клеток незначительно уменьшился – $40.0 \pm 8.7\%$, $p = 0.36$.

Полугранулоциты. После 2 ч экспозиции данный показатель был равен $25.0 \pm 7.3\%$, что статистически достоверно ($p = 0.05$) меньше доли полугранулоцитов в начале эксперимента (рис. 1в). Через 4 ч опыта доля полугранулоцитов не превышала $21.6 \pm 9.9\%$, что меньше таковой в начале опыта и через 2 ч экспозиции ($p = 0.05$). Через 8 ч этот показатель снизился до $14.8 \pm 6.4\%$, что в 2 раза меньше по сравнению с таковыми в начале эксперимента – $29.5 \pm 7.9\%$ и через 4 ч воздействия воздуха ($p < 0.01$). Таким образом, снижение доли полугранулоцитов за время экспозиции было статистически достоверным ($p < 0.001$). Через 24 ч после экспозиции показатели начали возвращаться к значениям в начале эксперимента – $25.8 \pm 5.9\%$ ($p = 0.07$), после 72 ч экспозиции среднее значение доли полугранулоцитов было $29.0 \pm 6.5\%$, что максимально близко к таковому в начале эксперимента ($p = 0.48$).

Гранулоциты. Через 2 ч экспозиции доля гранулоцитов ($36.9 \pm 7.1\%$) превышала таковую в начале эксперимента ($26.5 \pm 7.1\%$), $p < 0.001$ (рис. 1г). Через 4 ч экспозиции данный показатель остался примерно на том же уровне, что и после 2 ч опыта – 37.6 ± 11.1 , $p = 0.74$. Через 8 ч экспозиции доля гранулярных клеток увеличилась в 1.7 раз ($43.8 \pm 9.3\%$) по сравнению с началом опыта ($p < 0.001$); различия показателя между 4-м и 8-м часом экспозиции также были статистически недостоверны ($p = 0.16$), доля гранулоцитов за время экспозиции (8 ч) статистически достоверно возрасла ($p < 0.001$). Через 24 ч после экспозиции различия между началом эксперимента были статистически недостоверны ($p = 0.1$), средние значения снизились до $32.1 \pm 8.0\%$. На 72 ч различия между началом эксперимента были статистически недостоверны ($p = 0.15$), средние значения были $31.0 \pm 8.1\%$, что несколько превышало таковые в начале эксперимента.

Постольку процентное отношение каждого из типов гемоцитов не дает представления о количественном содержании всех типов гемоцитов, относительные значения процентного соотноше-

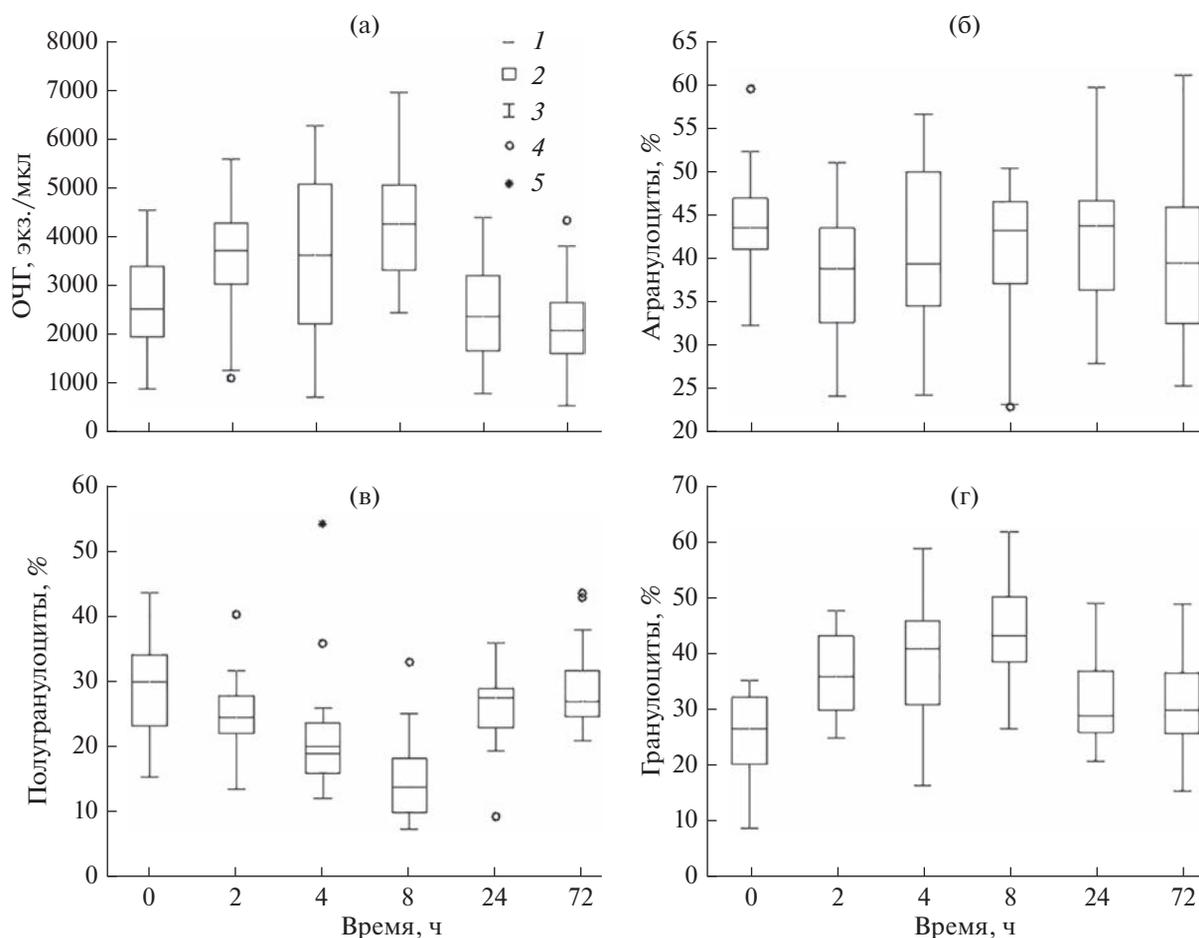


Рис. 1. Гематологические показатели *Cherax quadricarinatus* во время экспозиции на воздухе и после возвращения в воду: а – ОЧГ, б – агранулоциты, в – полугранулоциты, г – гранулоциты. По оси абсцисс – время отбора гемолимфы. 1 – медиана, 2 – процентиль (25–75%), 3 – диапазон без выбросов, 4 – выбросы, 5 – экстремум.

ния типов гемоцитов переводили в количественные (выражающие число клеток определенного типа гемоцитов в 1 мкл гемолимфы) (табл. 1). Число агранулоцитов после 8 ч экспозиции увеличилось в 1.5 раза что статистически достоверно ($p < 0.01$). Число полугранулоцитов незначительно снизилось в 0.8 раз с 732 до 617 кл./мкл, $p = 0.2$, а гранулоцитов – увеличилось в 2.7 раз ($p < 0.01$).

Биохимические показатели. Общий белок. Изменение содержания общего белка крови (рис. 2а) было статистически недостоверным ($p = 0.32$). Через 2 ч после нахождения рака вне воды содержание общего белка крови снизилось с 5.3 ± 1.9 до $4.5 \pm 2.0\%$, что статистически недостоверно ($p = 0.22$). Через 4 ч экспозиции данный показатель снизился до $4.5 \pm 1.9\%$ и статистически недостоверно отличался от такового в начале опыта и через 2 ч ($p > 0.05$). Через 8 ч опыта концентрация общего белка была $4.4 \pm 1.9\%$, различия с началом опыта и четырьмя часами экспозиции были недостоверны ($p > 0.05$).

Однако через 24 ч после экспозиции показатели белка были достоверно ($p < 0.01$) ниже в 1.4 раз по сравнению с таковыми в начале эксперимента. Средние значения составляли $3.8 \pm 1.8\%$. Такую же картину наблюдали и через 72 ч после экспозиции – $4.0 \pm 1.7\%$ ($p < 0.01$), статистически достоверные различия между показателями, полученными через 24 ч и 72 ч отсутствовали ($p = 0.88$).

Содержание гемоцианина (рис. 2б). Через 2 ч выдерживания раков вне воды концентрация гемоцианина была 0.38 ± 0.04 ммоль/л. Различия статистически недостоверны ($p = 0.36$) по сравнению с началом опыта – 0.40 ± 0.05 ммоль/л. Через 4 ч опыта данный показатель был 0.38 ± 0.06 ммоль/л, различия с таковым в начале опыта и после 2 ч экспозиции недостоверны ($p > 0.05$). Через 8 ч экспозиции концентрация достигла 0.41 ± 0.08 ммоль/л, различия между началом опыта и четырьмя часами экспозиции статистически тоже недостоверны ($p > 0.05$). Таким образом, статистически значимо концентрация гемоцианина не изменялась на протяжении всех 8 ч экспозиции ($p = 0.47$). Че-

Таблица 1. Число клеток трех типов гемоцитов австралийского красноклещевого рака за время экспозиции на воздухе и после возвращения в воду

Время опыта, ч	Агранулоциты	Полугранулоциты	Гранулоциты
	кл./мкл		
Во время экспозиции			
	1170 ± 515	732 ± 263	712 ± 360
2	1394 ± 545	874 ± 304	1307 ± 510
4	1512 ± 737	700 ± 296	1438 ± 829
8	1720 ± 596	617 ± 250	1905 ± 804
После экспозиции			
24	932 ± 542	594 ± 338	695 ± 391
72	907 ± 438	624 ± 220	695 ± 380

рез 24 ч после экспозиции концентрация гемоцианина увеличилась до 0.62 ± 0.07 ммоль/л и в 1.6 раза превышала таковую в начале эксперимента (0.40 ± 0.05 ммоль/л) ($p < 0.001$), однако через 72 ч после экспозиции содержание гемоцианина незначительно снизилось ($p > 0.05$) по сравнению с таковым после 24 ч.

Следует отметить изменение цвета гемолимфы раков после экспозиции на воздухе. До выдерживания раков на воздухе гемолимфа была голубоватая с сероватым оттенком (характерная для здоровых особей; после экспозиции она приобрела серо-зеленый оттенок и стала мутной, что свидетельствует об отклонении от нормы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Повышение ОЧГ также наблюдали у другого представителя рода *Cherax*. Во время нахождения вне воды речного Маррона (*Cherax tenuimanus*) (Jussila et al., 1999a), число гемоцитов у ракообразного значительно увеличивалось. Через 1 ч экспозиции ОЧГ возрастало в 1.5 раза, однако, после 4 и 8 ч с начала эксперимента уровень ОЧГ незначительно снижался и в 1.4 раза превышал таковой по сравнению с началом эксперимента. Аналогичные изменения обнаружены у норвежского омара (*Nephrops norvegicus*) (Powell et al., 2017), ОЧГ этого ракообразного увеличивалось в 1.3–1.6 раза в зависимости от типа транспорти-

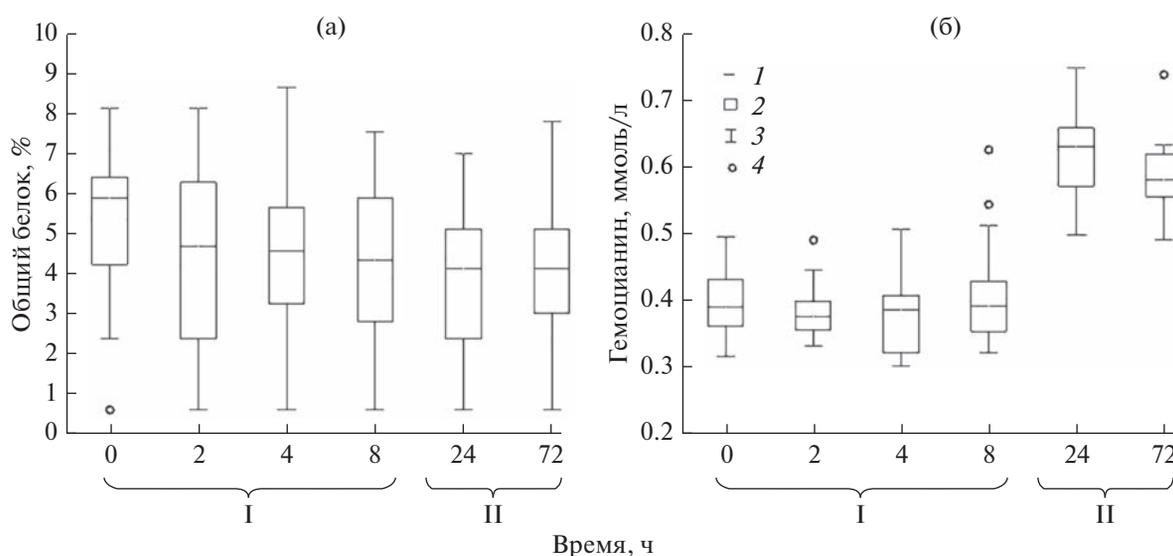


Рис. 2. Показатели общего белка и гемоцианина *C. quadricarinatus* во время экспозиции на воздухе (I) и после возвращения в воду (II): а – общий белок, б – гемоцианин. Обозначения, как на рис. 1.

ровки вне воды в течении 1 ч. Примерно такое же повышение ОЧГ наблюдали при экспозиции американского омара (*Homarus americanus*) (Bernardi et al., 2015). Однако при экспозиции колючего лобстера (*Panulirus cygnus*) на воздухе с предварительным спуском воды из емкостей выдерживания, показатели ОЧГ через 5 мин снижались, но по прошествии 120 мин устанавливались на уровне, соответствующем контролю. При принудительном изъятии со встряхиванием гидробионта в сети и последующей экспозицией на воздухе, показатели ОЧГ колючего лобстера возрастали (Jussila et al., 1999b). У речных раков *Astacus astacus* и *Pontastacus leptodactylus* в ответ на транспортировку вне воды происходило снижение ОЧГ примерно в два раза (Пронина, Корягина, 2011), по другим данным у узкопалого рака ОЧГ в ответ на экспозицию увеличивалось также, как и у других ракообразных (Malev et al., 2010). Однако следует отметить различные методологические подходы в указанных нами работах. Приведенные примеры могут свидетельствовать о неспецифическом изменении ОЧГ различных видов ракообразных в ответ на вызванный экспозицией на воздухе стресс.

Возможно, стресс стимулирует (усиливает) пролиферацию циркулирующих гемоцитов (Sequeira et al., 1996). По данным Мартыновой и др. (2008), пролиферирующей способностью обладают только агранулоциты, однако в нашем случае при возрастании ОЧГ уменьшалась доля агранулоцитов и полугранулоцитов и увеличивалась таковая гранулоцитов. Гипотеза о развитии полугранулоцитов из пролиферирующих агранулоцитов, а из полугранулоцитов – гранулоцитов, неактуальна, поскольку по данным Ли и др. (Li et al., 2021), из агранулярных гемоцитов не развиваются гранулярные. Общая характеристика изменений гемограммы за 8 ч экспозиции следующее – увеличение ОЧГ и доли гранулоцитов и уменьшении доли полугранулоцитов, однако доля агранулоцитов статистически достоверно не изменялась. Предположительно, эти изменения могли быть вызваны несколькими причинами.

Одна из них – пролиферация гемоцитов. Как отмечено выше, такой способностью обладают только агранулоциты. В этом случае доля агранулоцитов должна увеличиваться, однако авторы наблюдали увеличение доли гранулоцитов, что сходно с увеличением доли гранулоцитов у гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) при гипоксии (Кладченко и др., 2022). Причем, наблюдаемое снижение доли агранулоцитов, вызвано не уменьшением числа агранулоцитов, а увеличением числа гранулярных гемоцитов. При увеличении количества агранулоцитов и гранулоцитов доля полугранулоцитов

снижалась. Полученная картина свидетельствует, что пролиферативная способность агранулоцитов может объяснять изменение гемограммы вызванной экспозицией на воздухе.

Вторая причина связана с появлением полугранулоцитов из ГПТ и их ускоренное созревание до гранулоцитов. Имеются данные, что острый дефицит гемоцитов, вызванный инъекцией β 1.3-глюкана, стимулирует созревание гемопоэтических стволовых клеток в ГПТ, которые затем высвобождаются в кровотоки (Söderhäll et al., 2003). Хотя доля полугранулоцитов снижается, их число остается примерно на том же уровне, что и до экспозиции. Несмотря на это, есть вероятность, что стресс стимулирует (усиливает) появление полугранулоцитов из ГПТ и переход уже циркулирующих полугранулоцитов в гранулоциты, однако это не отражается на количестве полугранулоцитов. Проверить влияние стресса на скорость гематопоэза и созревание гранулярных гемоцитов можно несколькими способами: мечением ГПТ флуоресцентным красителем с последующим подсчетом флуоресцирующих гемоцитов и обнаружением доли новых циркулирующих гемоцитов с учетом времени, за которое они пролиферировали из прогемоцитов; подсчетом молодых форм гранулоцитов. По данным Сухачева (Sukhachev et al., 2013), у асцидии *Halocynthia aurantium* отмечена гетерогенность популяции гранулоцитов. Они выделяют молодые и старые формы, которые морфологически различаются. Предположительно, такое явление наблюдается у ракообразных (Li et al., 2021), что подтверждают работы некоторых исследователей (Battison et al., 2003; Zhang et al., 2006) и изучение гемолимфы австралийского красноклещевого рака (Скафарь, Шумейко, 2022). Исходя из нашего предположения, что стресс вызывает ускоренную пролиферацию гемоцитов из ГПТ и переход из полугранулоцитов в гранулоциты, в гемолимфе раков после воздействия воздуха должны преобладать молодые формы гранулоцитов. Однако это предположение требует дополнительно изучения.

Третья причина – циркуляция сидячих форм гемоцитов. Выделяют несколько форм гемоцитов – циркулирующие (циркулируют по кровеносной системе) и сидячие (не циркулируют, могут находиться в тканях и органах (в основном, в жабрах) и возобновлять циркуляцию, переходя в циркулирующие гемоциты). К обеим формам могут относиться гемоциты всех трех типов (агранулоциты, полугранулоциты, гранулоциты) (Zheng et al., 2021). Циркулирующие гемоциты способны переходить в сидячие формы. При этом между популяциями циркулирующих и сидячих гемоцитов может

происходить динамический обмен (Zheng et al., 2021). Так, через 2 ч после забора гемолимфы в объеме 5% массы тела у раков, наблюдали увеличение ОЧГ примерно в два раза, кроме того, увеличилась доля гранулоцитов. Установлено, что основной источник циркулирующих гемоцитов – мобилизованные сидячие формы гемоцитов, поступающие в кровь из жабр. При этом доля гемоцитов, поступивших в кровь в результате гемопоэза после стрессового воздействия достигала 6.5%. Это свидетельствует об основной роли сидячих гемоцитов в быстром снабжении организма гемоцитами (Zheng et al., 2021).

Таким образом, наиболее вероятная причина изменения клеточного состава гемолимфы – высвобождение сидячих форм гемоцитов из жабр. Не исключена роль усиленной пролиферации агранулоцитов и клеток ГПТ с переходом высвободившихся в кровотоки форм в полугранулоциты и ускоренного созревания гранулоцитов из уже циркулирующих полугранулоцитов.

Понижение содержания общего белка также наблюдали при нахождении вне воды речного маррона: на 4-й час экспозиции содержание общего белка снижалась в 0.8 раз, на 6-й час опыта концентрация белка была в 0.86 раз ниже по сравнению с контрольной группой (Jussila et al., 1999a). При различных способах транспортировки у норвежского омара концентрация белка существенно не менялась относительно контроля (Powell et al., 2017). Однако у большого сухопутного краба (*Cancer pagurus*) отмечено повышение общего белка гемолимфы при транспортировке двумя различными способами – в воде и вне воды. Его концентрация значительно колебалась и в большую, и в меньшую сторону при транспортировке вне воды на протяжении всего эксперимента (Lorenzon et al., 2008). Такую же картину наблюдали у американского омара (Lorenzon et al., 2007). По данным Донга с соавт. (Dong et al., 2019), концентрация общего белка в гемолимфе голубого японского краба (*Portunus trituberculatus*) разнонаправленно колебалась на протяжении всего опыта, как и у узкопалого рака (Malev et al., 2010).

По-видимому, увеличение концентрации гемоцианина в 1.6 раза ($p < 0.05$) через 24 ч после экспозиции можно интерпретировать как физиологический ответ рака, направленный на компенсацию стресса, вызванного гипоксией.

Выводы. Исследована изменчивость гематологических показателей австралийского красноклешневого рака при его экспозиции на воздухе. Полученные данные могут свидетельствовать о развитии компенсаторных механизмов или пато-

логических процессов в ответ на стрессовое воздействие, вызванное нахождением вне воды. Результаты вносят вклад в накопление фундаментальных знаний о биологии ракообразных и позволяют применять их на практике при оценке состояния австралийского красноклешневого рака при транспортировке.

БЛАГОДАРНОСТИ

Коллектив авторов выражает слова благодарности Редакции журнала “Биологии внутренних вод” и анонимным рецензентам за ценные замечания и советы, данные для улучшения статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Е.Н., Ковачева Н.П. 2010. Прижизненное определение физиологического статуса десятиногих ракообразных (Crustacea: Decapoda) по гематологическим показателям // Успехи физиол. наук. Т. 41. № 2. С. 51.
- Кладченко Е.С., Андреева А.Ю., Кухарева Т.А. 2022. Влияние краткосрочной ранжированной гипоксии на функциональные и морфологические показатели гемоцитов Тихоокеанской устрицы *Crasostrea gigas* (Thunberg, 1793). Журн. эвол. биохим. физиол. Т. 58. № 1. С. 43.
- Ковачева Н.П., Александрова Е.Н. 2010. Гематологические показатели как индикаторы физиологического состояния декапод: камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* и речных раков родов *Astacus* и *Pontastacus*. М.: ВНИРО.
- Лагуткина Л.Ю., Кузьмина Е.Г., Таранина А.А. и др. 2020. Фактологическое обеспечение практик повышения эффективности выращивания тропических пресноводных видов // Вест. Астрахан. гос. тех. ун-та. Сер.: Рыбн. хоз-во. № 2. С. 94. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2020-2-94-105>
- Мартынова М.Г., Быстрова О.М., Парфенов В.Н. 2008. Синтез нуклеиновых кислот и локализация предсердного натрийуретического пептида в гемоцитах речного рака // Цитология. Т. 50. № 3. С. 243.
- Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. 2011. Влияние транспортного стресса на гематологические показатели речных раков // Зоотехния. Т. 4. С. 27.
- Скафарь Д.Н., Шумейко Д.В. 2022. Гемоциты австралийского красноклешневого рака (*Cherax quadricarinatus*): морфология и гемограмма // Журн. эвол. биохим. и физиол. Т. 58. № 6. С. 507. <https://doi.org/10.31857/S0044452922060109>
- Battison A., Cawthorn R., Horney B. 2003. Classification of *Homarus americanus* hemocytes and the use of differential hemocyte counts in lobsters infected with *Aerococ-*

- cus viridans* var. *homari* (Gafemia) // J. Invertebr. Pathol. V. 84. P. 177.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2003.11.005>
- Beatty S., Ramsay A., Pinder A., Morgan D. 2019. Reservoirs act as footholds for an invasive freshwater crayfish // Pacific Conservation Biol. V. 26.
<https://doi.org/10.1071/PC19012>
- Bernardi C., Baggiani L., Tirloni E. et al. 2015. Hemolymph parameters as physiological biomarkers in American lobster (*Homarus americanus*) for monitoring the effects of two commercial maintenance methods // Fish. Res. V. 161. P. 280.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.08.013>
- Chang E.S. 2005. Stressed-out lobsters: crustacean hyperglycemic hormone and stress proteins // Integ. Comp. Biol. V. 45. № 1. P. 43.
<https://doi.org/10.1093/icb/45.1.43>
- Cheng W., Liu C., Kuo C. 2003. Effects of dissolved oxygen on hemolymph parameters of freshwater giant prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) // Aquaculture. V. 220. P. 843.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00534-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00534-3)
- Claussen D.L., Hopper R.A., Sanker A.M. 2000. The Effects of Temperature, Body Size, and Hydration State on the Terrestrial Locomotion of the Crayfish *Orconectes rusticus* // J. Crustacean Biol. V. 20. № 2. P. 218.
<https://doi.org/10.1163/20021975-99990033>
- Coughran J., Leckie S. 2007. Invasion of a New South Wales stream by the Tropical Crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens) // Royal Zoological Society of New South Wales.
<https://doi.org/10.7882/FS.2007.007>
- Dong Z., Mao S., Chen Y. et al. 2019. Effects of air-exposure stress on the survival rate and physiology of the swimming crab *Portunus trituberculatus* // Aquaculture. V. 500. P. 429.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.10>
- Fotadar S., Tsvetnenko E., Evans L. 2001. Effect of air exposure on the immune system of the rock lobster *Panulirus cygnus* // Mar. Freshwater Res. V. 52. № 8. P. 1351.
<https://doi.org/10.1071/MF01098>
- Grote J.R. 1981. The effect of load on locomotion in crayfish // J. Exp. Biol. V. 92. № 1. P. 277.
<https://doi.org/10.1242/jeb.92.1.277>
- Hall M.R., van Ham E.H. 1998. The effects of different types of stress on blood glucose in the giant tiger prawn, *Penaeus monodon* // J. World Aquacult. Soc. V. 29. № 3. P. 290.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1998.tb00649.x>
- Huner J.V., Lindqvist O.V. 1995. Physiological adaptations of freshwater crayfishes that permit successful aquacultural enterprises // Integr. Comp. Biol. V. 35. P. 12.
<https://doi.org/10.1093/icb/35.1.12>
- Jackson D.C., Wang T., Koldkjaer P., Taylor E.W. 2001. Lactate sequestration in the carapace of the crayfish *Austropotamobius pallipes* during exposure in air // J. Exp. Biol. V. 204. № 5. P. 941.
<https://doi.org/10.1242/jeb.204.5.941>
- Jones C.M. 1990. The Biology and Aquaculture Potential of the Tropical Freshwater Crayfish, *Cherax quadricarinatus*. Report No. Q190028. Department of Primary Industries, Queensland, Brisbane, Australia. P. 109.
- Jussila, J., Paganini M., Mansfield S., Evans L.H. 1999a. On physiological responses, plasma glucose, total hemocyte counts and dehydration, of marron *Cherax tenuimanus* (Smith) to handling and transportation under simulated conditions // Freshwater Crayfish. V. 12. P. 154.
- Jussila, J., Jago J., Tsvetnenko E., Evans L.H. 1999b. Effects of handling or injury disturbance on total hemocyte counts in western rock lobster (*Panulirus cygnus* George) // International Symposium on Lobster Health Management, 19–21 September, 1999. Australia, Adelaide. P. 52.
- Kerby J.L., Riley S.P.D., Kats L.B., Wilson P. 2005. Barriers and flow as limiting factors in the spread of an invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) in Southern California streams // Biol. Conserv. V. 126. P. 402.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.020>
- Kouba A., Tikal J., Císar P. et al 2016. The significance of droughts for hyporheic dwellers: evidence from freshwater crayfish // Sci. Rep. V. 6. № 26569.
<https://doi.org/10.1038/srep26569>
- Leland J.C., Coughran J., Furse J.M. 2012. Further translocation of the Redclaw, *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae), to Lake Ainsworth in northeastern New South Wales, Australia // Crustacean Res. Special Number V. 7. P. 1.
https://doi.org/10.18353/crustacea.Special2012.7_1
- Lemmers P., Kroon Rvd., Kleef HHv. et al. 2022. Limiting burrowing activity and overland dispersal of the invasive alien red swamp crayfish *Procambarus clarkii* by sophisticated design of watercourses // Ecol. Engineering. V. 185. № 106787.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106787>
- Li F., Zheng Z., Li H. et al. 2021. Crayfish hemocytes develop along the granular cell lineage // Sci. Rep. V. 11. № 1. P. 13099.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-92473-9>
- Lorenzon S., Giulianini P.G., Martinis M., Ferrero E.A. 2007. Stress effect of different temperatures and air exposure during transport on physiological profiles in the American lobster *Homarus americanus* // Comp. Biochem. Physiol. Part A.: Mol. Int. Physiol. V. 147. № 1. P. 94.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.11.028>
- Lorenzon S., Giulianini P.G., Libralato S. et al. 2008. Stress effect of two different transport systems on the physiological profiles of the crab *Cancer pagurus* // Aquaculture. V. 278. P. 156.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.03.011>
- Lu Y.-P., Zhang X.-X., Zheng P.-H. et al. 2021. Effects of air exposure on survival, histological structure, non-specific immunity and gene expression of red claw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) // Aquacul. Rep. V. 21. P. 100898.
<https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2021.100898>

- Malev O., Šrut M., Maguire I. et al. 2010. Genotoxic, physiological and immunological effects caused by temperature increase, air exposure or food deprivation in freshwater crayfish *Astacus leptodactylus* // Comp. Biochem. Physiol. Part C: Toxicol. and Pharmacol. V. 152. № 4. P. 433.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2010.07.006>
- Morris S., Callaghan J. 1998. The emersion response of the Australian Yabby *Cherax destructor* to environmental hypoxia and the respiratory and metabolic responses to consequent air-breathing // J. Comp. Physiol. Part B: Biochem. Syst. Environ. Physiol. V. 168. № 5. P. 389.
<https://doi.org/10.1007/s003600050158>
- Morris S., Oliver S. 1999. Circulatory, respiratory and metabolic response to emersion and low temperature of *Jasus edwardsii*: simulation studies of shipping methods // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Mol. Int. Physiol. V. 122. № 3. P. 299.
[https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(99\)00003-3](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(99)00003-3)
- Nickerson K.W., Van Holde K.E. 1971. A comparison of molluscan and arthropod hemocyanin. I. Circular dichroism and absorption spectra // Comp. Biochem. Phys. B. V. 39. P. 855.
[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(71\)90109-X](https://doi.org/10.1016/0305-0491(71)90109-X)
- Paterson B.D., Spanoghe P.T. 1997. Stress indicators in marine decapod crustaceans, with particular reference to the grading of western rock lobsters (*Panulirus cygnus*) during commercial handling // Mar. Fresh. Res. V. 48. № 8. P. 829.
<https://doi.org/10.1071/MF97137>
- Paterson B.D., Spanoghe P.T., Davidson G.W. et al. 2005. Prediction survival of western rock lobster *Panulirus cygnus*, using discriminant analysis of hemolymph parameters taken immediately following simulated handling treatments // New Zealand J. Mar. Freshwater Res. V. 39. № 5. P. 1129.
<https://doi.org/10.1080/00288330.2005.9517380>
- Pond C.M. 1975. The role of the "walking legs" in aquatic and terrestrial locomotion of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) // J. Exp Biol. V. 62. № 2. P. 447.
<https://doi.org/10.1242/jeb.62.2.447>
- Powell A., Cowing D.M., Eriksson S.P., Johnson M.L. 2017. Stress response according to transport protocol in Norway lobster, *Nephrops norvegicus* // Crustacean Res. V. 46. P. 17.
https://doi.org/10.18353/crustacea.46.0_17
- Puky M. 2014. Invasive Crayfish on Land: *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Decapoda: Cambaridae) Crossed a Terrestrial Barrier to Move from a Side Arm into the Danube River at Szeremle, Hungary // Acta Zoologica Bulgarica. V. 7. P. 143.
- Qing Li., He B., Chen Y. et al. 2022. Factors Inducing the Crayfish *Procambarus clarkii* Invasion and Loss of Diversity in Caohai Wetland // Inland Water Biol. V. 15. P. 446.
<https://doi.org/10.1134/S199508292204040X>
- Ramalho R.O., Anastácio P.M. 2015. Factors inducing overland movement of invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) in a ricefield habitat // Hydrobiologia. V. 746. P. 135.
<https://doi.org/10.1007/s10750-014-2052-9>
- Sequeira T., Tavares D., Arala-Chaves M. 1996. Evidence for circulating hemocyte proliferation in the shrimp *Penaeus japonicus* // Develop. Comp. Immunol. V. 20. № 2. P. 97.
[https://doi.org/10.1016/0145-305x\(96\)00001-8](https://doi.org/10.1016/0145-305x(96)00001-8)
- Söderhäll I., Bangyeekhun E., Mayo S., Söderhäll K. 2003. Hemocyte production and maturation in an invertebrate animal; proliferation and gene expression in hematopoietic stem cells of *Pacifastacus leniusculus* // Develop. Comp. Immunol. V. 27. № 8. P. 661.
[https://doi.org/10.1016/s0145-305x\(03\)00039-9](https://doi.org/10.1016/s0145-305x(03)00039-9)
- Souty-Grosset C., Anastácio P.M., Aquiloni L. et al. 2016. The red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Europe: impacts on aquatic ecosystems and human well-being // Limnologica. V. 58 P. 78.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.03.003>
- Speed S.R., Baldwin J., Wong R.J., Wells R.M.G. 2001. Metabolic characteristics of muscles in the spiny lobster, *Jasus edwardsii*, and responses to emersion during simulated live transport // Comp. Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol. V. 128. № 3. P. 435.
[https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(00\)00340-7](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(00)00340-7)
- Sukhachev A.N., Dyachkov I.S., Romanyuk D.S. et al. 2013. Morphological analysis of hemocytes of ascidian *Halicynthia aurantium* // Cell Tiss. Biol. (Tsitologiya). V. 55. № 12. P. 901.
- Taylor H.H., Paterson B.D., Wong R.J., Wells R.M.G. 1997. Physiology and live transport of lobsters: report from a workshop // Mar. Fresh. Res. V. 48. № 8. P. 817.
<https://doi.org/10.1071/MF97197>
- Webster S.G. 1996. Measurement of crustacean hyperglycaemic hormone levels in the edible crab *Cancer pagurus* during emersion stress // J. Exp Biol. V. 199. № 7. P. 1579.
<https://doi.org/10.1242/jeb.199.7.1579>
- Wu M., Chen N., Huang C.X. et al. 2017. Effect of low temperature on globin expression, respiratory metabolic enzyme activities, and gill structure of *Litopenaeus vannamei* // Biochem. Moscow. V. 82. P. 844.
<https://doi.org/10.1134/S0006297917070100>
- Zhang Z.F., Shao M., Kang K.H. 2006. Classification of hematopoietic cells and haemocytes in Chinese prawn *Fenneropenaeus chinensis* // Fish Shellfish Immunol. V. 21. P. 159.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.11.003>
- Zheng Z., Li F., Li H. et al. 2021. Rapid regulation of hemocyte homeostasis in crayfish and its manipulation by viral infection // Fish and Shellfish Immunol. Reports. № 2. P. 100035
<https://doi.org/10.1016/j.fsirep.2021.100035>

Hematological Parameters of the Australian Red-Clawed Crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae) when Exposed to Air

D. N. Skafar^{1, 2, 4, *}, O. V. Strelkova^{1, 2}, and D. V. Shumeyko^{3, 4}

¹Kuban State University, Krasnodar, Russia

²Azov-Black Sea Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Rostov-on-Don, Russia

³International Taraz innovative institute named after Sh. Murtaza, Taraz, Kazakhstan

⁴Scientific-Productional Centre "Aquatechbiotop", Krasnodar, Russia

*e-mail: skafden@mail.ru

The effect of exposure on the hematological parameters of the red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* Von Martens 1868 was studied. Hemolymph was taken immediately after extraction from the water after 2, 4, 8 hours of exposure on the shore and 24 and 72 hours after returning to the water. Determined total hemocyte counts (THC), hemogram, general protein and hemocyanin disease. The dynamics of the growth of hematological parameters in the temporal aspect was revealed: THC and the proportion of granulocytes increased to reveal the entire pattern of growth, the proportion of agranulocytes and the total content of protein and hemocyanin. After exposure on the shore, the color of the hemolymph changed from bluish with a grayish tint to cloudy gray-green (deviation from the norm). The data obtained indicate the development of compensatory factors and pathological properties in response to stress, the occurrence of symptoms in the air, which can be used in practice in assessing the state of the red claw cancer in the process of transport.

Keywords: australian red claw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, hemolymph hemocytes, total protein, hemocyanin, stress, exposure on air