

Номер 3

ISSN 0320-9652

Май - Июнь  
2023



# БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)



# СОДЕРЖАНИЕ

---

Номер 3, 2023

---

## Водная флора и фауна

- Диатомовые водоросли разнотипных уральских водохранилищ (Свердловская обл.)  
*С. И. Генкал, Т. В. Еремкина* 291
- Диатомовые комплексы из седиментационных ловушек в Онежском озере  
*А. В. Лудикова* 301

## Биология, морфология и систематика гидробионтов

- Daptonema brzeskii* sp. n. и *D. rivale* sp. n. (Nematoda, Monhysterida, Xyalidae)  
из устья р. Меконг, Вьетнам  
*В. А. Гусаков, В. Г. Гагарин, Ку Нгуен Динь* 313

## Водная микробиология

- Влияние гетерогенности донных отложений на формирование  
бактериобентоса в мезотрофном озере Южного Приуралья  
*Н. Г. Шерышева, И. В. Резникова* 315

## Высшая водная растительность

- Род *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): экология сообществ, толерантность  
к абиотическим факторам  
*А. Н. Ефремов, Б. Ф. Свириденко, Чжи Чжун Ли, А. Местерхази,  
Э. Нгансон Чатчуанг, Ц. Тома, В. С. Гришина, Ю. А. Мурашко* 325

## Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

- Тенденция возрастания видового богатства макрозообентоса  
в Севастопольской бухте (Черное море)  
*Н. Н. Шаловенков* 337
- Зимняя динамика вертикального распределения дрейфующих  
беспозвоночных малой лососевой реки  
*М. В. Астахов* 349

## Ихтиология

- Биология тайменя *Hucho taimen* притоков р. Лены в ее нижнем течении (Якутия)  
*Л. Н. Карпова, Е. В. Микодина, Г. И. Рубан* 363
- Экологические особенности и возможности хозяйственного использования  
пресноводной ихтиофауны Соловецкого архипелага  
*А. П. Новоселов, Г. А. Дворянkin* 372
- Новые данные о распространении болгарской щиповки *Cobitis strumicae*  
(Teleostei: Cobitidae) в Турции  
*М. Озиджак, С. Йилмаз, С. Сайгин, Н. Полат* 382

## Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Белковый профиль среды инкубации и экстракта цестод  
из кишечника различных видов рыб

*Т. В. Фролова, Г. И. Извекова*

383

Микроанатомия и ультраструктура мезонефроса карпообразных рыб,  
обитающих на территории Казахстана

*Е. А. Флерова*

391

---

## Водная токсикология

Полихлорированные бифенилы в леще *Abramis brama* Волжского плеса  
Рыбинского водохранилища: зависимость от возраста рыб  
и оценка риска для здоровья человека

*А. В. Герман, А. А. Мамонтов, Е. А. Мамонтова*

405

---

## Методы исследования

Изучение естественной смертности у муксуна и пеляди р. Обь путем  
построения зависимостей убыли численности генераций

*А. К. Матковский*

407

---

## Краткие сообщения

Пигментные характеристики макрофитов Рыбинского водохранилища

*Л. Е. Сигарева, Н. А. Тимофеева*

420

Обнаружение голубой тилляпии *Oreochromis aureus* (Cichlidae)  
в Горьковском водохранилище (р. Волга)

*Ю. В. Кодухова, Д. П. Карабанов*

425

---

---

## ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 582.26+581.9

### ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ РАЗНОТИПНЫХ УРАЛЬСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ (СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛ.)

© 2023 г. С. И. Генкал<sup>а</sup>, \*, Т. В. Еремкина<sup>б</sup>

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

<sup>б</sup>Уральский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения “Всероссийский  
научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии”, Екатеринбург, Россия

\*e-mail: genkal47@mail.ru

Поступила в редакцию 24.02.2022 г.

После доработки 26.04.2022 г.

Принята к публикации 24.10.2022 г.

Впервые с помощью электронной микроскопии изучены диатомовые водоросли Белоярского, Черноисточинского и Нижнетагильского водохранилищ Свердловской обл. (Средний Урал), существенно дополнены данные по видовому составу Bacillariophyta Черноисточинского водохранилища. Всего в этих трех водохранилищах выявлено 216 таксонов видового и внутривидового ранга из 63 родов. Среди них — 17 таксонов новых для флоры России, 14 форм из 11 родов определены только до рода. Максимальное таксономическое разнообразие отмечено в Нижнетагильском водохранилище (179).

**Ключевые слова:** Свердловская область, Средний Урал, Белоярское, Нижнетагильское, Черноисточинское водохранилища, фитопланктон, диатомовые водоросли, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0320965223030087, EDN: PMARJC

#### ВВЕДЕНИЕ

Из-за отсутствия крупных рек и неравномерности речного стока водохранилища имеют особое значение для водоснабжения населения и промышленности Свердловской обл. Водоемы этого типа используют в регионе не только как источники водоснабжения и приемники сточных вод, но и для рыбохозяйственных и рекреационных целей. Своеобразие географического положения Свердловской обл., расположенной в пределах умеренного пояса на стыке трех крупных физико-географических стран (Уральской равнинно-горной страны, Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинных стран), а также влияние высотной поясности обуславливают высокое разнообразие природно-климатических условий для формирования водных экосистем. В результате сложного взаимодействия природных и антропогенных факторов водохранилища региона имеют ярко выраженные индивидуальные черты и характер развития. Начиная со второй половины XX века, в условиях интенсивной эксплуатации качество воды в водохранилищах ухудшается. Разработка мероприятий по улучшению их экологического состояния требует мониторинговых наблюдений, включая изучение динамики видового состава и развития фитопланктона. В то же время, альгофлора водо-

емов Свердловской обл. до настоящего времени остается малоизученной. Диатомовые водоросли наряду с цианобактериями и зелеными водорослями играют первостепенную роль в формировании структуры альгоценозов уральских водохранилищ, однако подробных исследований их видового состава с использованием электронной микроскопии до настоящего времени не проводили.

Согласно немногочисленным литературным источникам по данным световой микроскопии, в наиболее изученном Белоярском водохранилище зафиксировано 170 видов и разновидностей диатомовых водорослей (Ярушина и др., 2003; Мухутдинов, Попов, 2004; Биломар, Кульнев, 2014; Еремкина, 2014), Нижнетагильском — 15 (Марченко и др., 2018), Черноисточинском — 77 (Водные..., 2004). В единственной публикации по изучению центрических диатомовых водорослей Черноисточинского водохранилища с помощью электронной микроскопии приводится четыре таксона: *Aulacoseira subarctica*, *Cyclostephanos dubius*, *Stephanodiscus makarovae*, *S. minutulus* (Генкал, Ярушина, 2002).

Цель работы — оценить и сравнить видовое разнообразие диатомовых водорослей разнотип-

**Таблица 1.** Характеристики исследуемых водохранилищ (Водные..., 2004)

| Показатель                                 | Водохранилище    |                 |              |
|--------------------------------------------|------------------|-----------------|--------------|
|                                            | Черноисточинское | Нижнетагильское | Белоярское   |
| Нормальный подпорный уровень (НПУ), м БС   | 223.25           | 193.52          | 212.00       |
| Площадь зеркала при НПУ, км <sup>2</sup>   | 26.62            | 7.96            | 34.40        |
| Полный объем при НПУ, млн м <sup>3</sup>   | 117.55           | 29.01           | 242.00       |
| Длина при НПУ, км                          | 8.4              | 13.3            | 25.0         |
| Средняя ширина, м                          | 3.17             | 0.6             | 1.6          |
| Максимальная глубина, м                    | 8.0              | 10.0            | 18.3         |
| Средняя глубина, м                         | 4.42             | 3.64            | 7.03         |
| Регулирование стока                        | Многолетнее      | Сезонное        | Сезонное     |
| Степень колебания уровня (сработки уровня) | Небольшая        | Небольшая       | Средняя      |
| Скорость водообмена                        | Малая            | Большая         | Значительная |

ных водохранилищ Свердловской обл. с использованием методов электронной микроскопии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

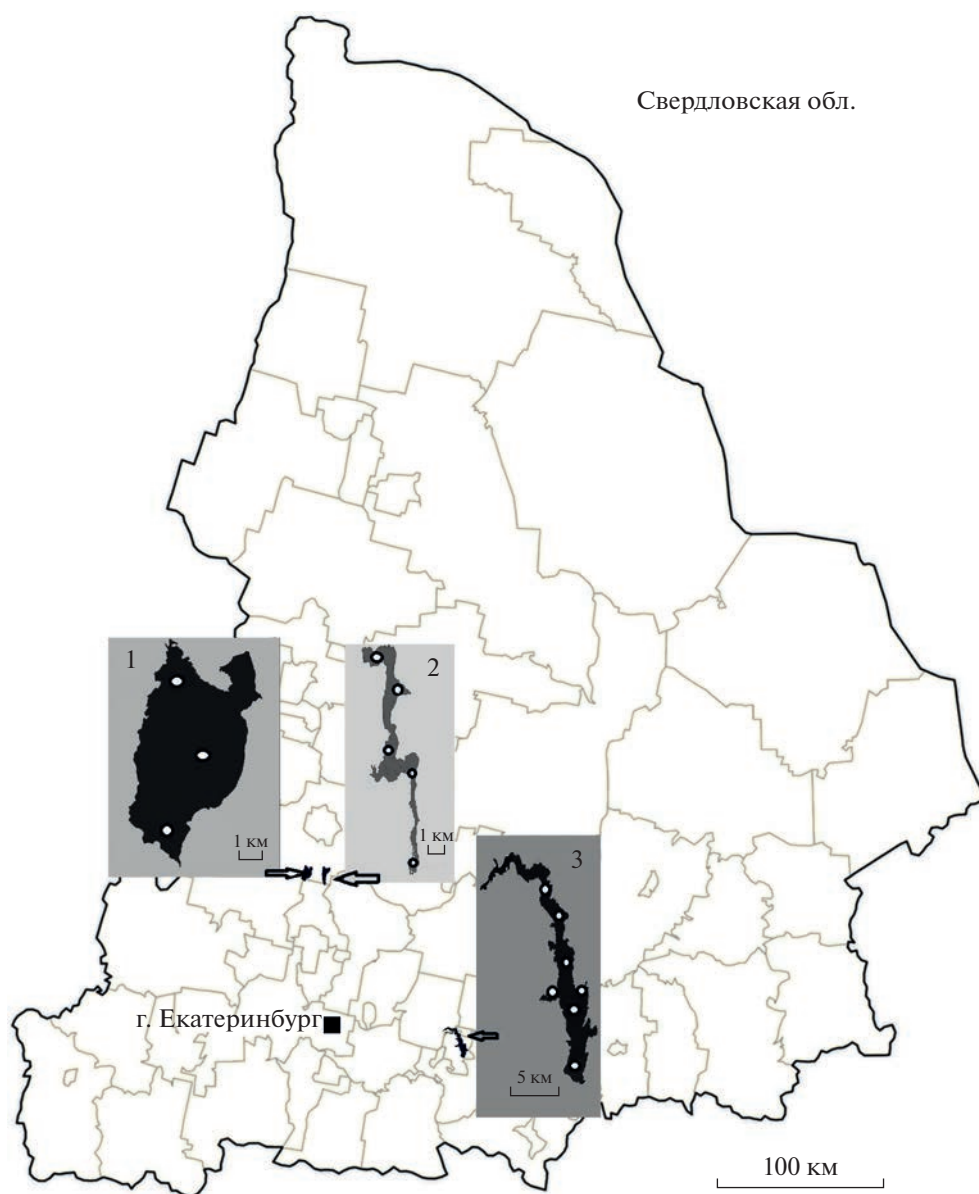
Объектами настоящего исследования послужили три водохранилища Свердловской обл. (рис. 1), имеющие особое значение для водоснабжения населения и промышленных объектов региона. Белоярское водохранилище, самое крупное в области, расположено на р. Пышма (Обь-Иртышский бассейн), в 50 км восточнее г. Екатеринбург (56°50'59.9" с.ш., 61°17'50.2" в.д.). Нижнетагильское водохранилище расположено на территории г. Нижний Тагил, ниже по течению р. Тагил в 301 км выше ее устья (57°51'24.81" с.ш., 59°58'57.63" в.д.), входит в каскад водохранилищ в бассейне р. Тагил (Обь-Иртышский бассейн). Черноисточинское водохранилище расположено в бассейне р. Черная (Обь-Иртышский бассейн) в 12 км к юго-западу от г. Нижний Тагил (57°45'27" с.ш., 59°52'55" в.д.). Гидротехнические сооружения построены на р. Исток (приток р. Черная). Исследуемые водохранилища расположены в пределах Уральской равнинно-горной страны (Черноисточинское и Нижнетагильское — в низкогорьях Среднего Урала, Белоярское водохранилище — в районе Зауральского пенепплена), в таежной ландшафтной зоне, подзоне южной тайги.

Все они по климатическому зонированию — северные равнинные водохранилища, генезис котловины — русловые долинны, незначительной глубины, по геометрическим размерам Черноисточинское и Белоярское — средние (табл. 1), Нижнетагильское — небольшое (Водохранилища..., 1979).

Основное назначение Черноисточинского водохранилища — питьевое и промышленное водоснабжение г. Нижний Тагил, Нижнетагильского — производственное водоснабжение промышленных предприятий г. Нижний Тагил, Белоярского — пруд-охладитель Белоярской атомной станции (БАЭС) и источник технического водоснабжения БАЭС. Рекреационное и рыбохозяйственное использование водохранилищ вторично.

Вода водохранилищ пресная, среднеминерализованная, для Белоярского водохранилища в отдельные периоды — высокоминерализованная (табл. 2), по значению водородного показателя преимущественно нормальная, при вспышках “цветения” в Черноисточинском и Белоярском водохранилищах рН среды увеличивается до опасных для ихтиофауны значений (>8.5). В течение вегетационного сезона (май—сентябрь) для исследуемых водоемов характерен широкий диапазон физических и химических показателей качества воды, особенно ярко выраженный в Белоярском водохранилище, что связано с постоянным поступлением в его верховья сточных вод различного происхождения, сбрасываемых в р. Пышма. На современном этапе водоемы следует отнести к эвтрофным водным экосистемам. Качество воды в исследуемых водохранилищах отражает высокий уровень антропогенной нагрузки на их водосборную площадь вследствие значительной концентрации населения и предприятий различных отраслей промышленности.

Материалом для работы послужили 14 проб фитопланктона Черноисточинского водохранилища (сборы в мае—октябре 2012 г.), 46 проб Нижнетагильского водохранилища (сборы 2006, 2012, 2016, 2017 гг.), 126 проб Белоярского водохранилища (сборы 2001—2007 гг., 2012—2020 гг.). Пробы



**Рис. 1.** Карта-схема расположения исследуемых водохранилищ. 1 – Черноисточинское водохранилище, 2 – Нижнетагильское водохранилище, 3 – Белоярское водохранилище. Кругами обозначены станции наблюдений.

отбирали в течение вегетационного сезона на постоянных станциях наблюдений (рис. 1).

Створки диатомей освобождали от органических веществ методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в сканирующем электронном микроскопе JSM-6510 LV.

При определении водорослей использовали современные систематические сводки и определители (Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; Lange-Bertalot et al., 1994, 2011, 2017; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Lange-Bertalot, Genkal, 1999;

Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2002; Levkov, 2009, 2016; Levkov et al., 2013; Куликовский и др., 2016).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследованном материале (1 – Нижнетагильское водохранилище, 2 – Белоярское, 3 – Черноисточинское) выявлено 216 видов, разновидностей и форм из 63 родов: *Acanthoceras zachariasii* (Brun) Simonsen – 3; *Achnantidium catenatum* (Bily et Marvan) Lange-Bertalot – 1, 2; *A. dolomiticum* Cantonati et Lange-Bertalot – 1; *A. eutrophilum* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot – 1, 2, 3; *A. exiguum* (Grunow) Czarnecki – 1, 3; *A. jackii* Rabenhorst – 1;

**Таблица 2.** Качество воды в исследуемых водохранилищах (констатированный многолетний min–max за вегетационный сезон) (фондовые данные Уральского филиала ВНИРО)

| Показатель                                           | Водохранилище    |                   |                                                                                                                  |
|------------------------------------------------------|------------------|-------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                      | Черноисточинское | Нижнетагильское   | Белоярское                                                                                                       |
| Температура, °C                                      | 8.0–27.0         | 7.0–22.0          | 9.9–27.4                                                                                                         |
| Прозрачность, м                                      | 0.3–0.4          | 1.0–1.8           | 0.5–2.2                                                                                                          |
| pH                                                   | 6.7–8.9          | 6.5–7.4           | 6.6–9.6                                                                                                          |
| Cl <sup>–</sup> , мг/дм <sup>3</sup>                 | 2.8–4.6          | 30.0–40.0         | 3.4–108                                                                                                          |
| SO <sub>4</sub> <sup>2–</sup> , мг/дм <sup>3</sup>   | 20.7–25.5        | 35.0–42.0         | 14.0–89.9                                                                                                        |
| Жесткость общая, град                                | 0.7–1.3          | 2.5–3.0           | 2.5–5.6                                                                                                          |
| Сумма ионов<br>(минерализация), мг/дм <sup>3</sup>   | 110–120          | 148–224           | 158–530                                                                                                          |
| БПК <sub>5</sub> , мгО <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup> | 4.8–5.3          | 0.6–4.8           | 0.32–10.40                                                                                                       |
| NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг/дм <sup>3</sup>    | 0.19–0.58        | от <0.006 до 0.67 | от <0.006 до 3.53                                                                                                |
| NO <sub>2</sub> <sup>–</sup> , мг/дм <sup>3</sup>    | <0.003           | <0.003 до 0.20    | от <0.003 до 0.88                                                                                                |
| NO <sub>3</sub> <sup>–</sup> , мг/дм <sup>3</sup>    | <0.20            | 0.80–3.68         | 0.29–7.44                                                                                                        |
| PO <sub>4</sub> <sup>3–</sup> , мг/дм <sup>3</sup>   | 0.05–0.08        | 0.02–0.05         | 0.01–1.31                                                                                                        |
| Класс воды                                           | C <sup>Ca</sup>  | C <sup>Ca</sup>   | C <sup>Ca, Ca, Mg</sup> , C <sup>Mg</sup><br>C <sup>Ca, Mg</sup> , C <sup>Na</sup> , C <sup>S<sup>Mg</sup></sup> |
| TSI-индекс (Carlson R.E., 1977)                      | 73.0–77.0        | 51.5–60.0         | 51.0–70.0                                                                                                        |

*A. minutissimum* (Kützing) Czarnecki – 1; *A. saprophilum* (Kobayasi et Mayama) Round et Bukhtiyarova – 1, 2, 3; *Adlafia detenta* (Hustedt) Heudre, C.E. Wetzel et Ector – 1; *A. minuscula* (Grunow) Lange-Bertalot – 1; *A. sp.* – 3; *Amphora copulata* (Kützing) Schoeman et Archibald – 1, 2; *A. meridionali* Levkov – 1; *A. sp.* – 2; *Anomoeoneis sphaerophora* (Ehrenberg) Pfitzer – 1; *Asterionella formosa* Hassal – 1, 2, 3; *Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen – 1, 2, 3; *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen – 1, 2, 3; *A. islandica* (O. Müller) Simonsen – 1; *A. pusilla* (F. Meister) Tuji et Houki – 1; *Bacillaria* species – 1; *Brachysira brebissonii* Ross – 3; *B. neoexilis* Lange-Bertalot – 1; *Brevilinea kevei* Ács et Ector – 1; *Caloneis lancettula* (Schulz) Lange-Bertalot et Witkowski – 1; *C. silicula* (Ehrenberg) P.T. Cleve var. var.? *silicula* – 1; *C. silicula* var. *elliptica* Frenguelli – 1; *Cocconeis euglypta* (Geitler) Lange-Bertalot – 2; *C. lineate* Ehrenberg – 1, 3; *C. neodiminuta* Krammer – 2; *C. pediculus* Ehrenberg – 1, 2, 3; *C. placentula* Ehrenberg – 1, 2; *Craticula ambigua* (Ehrenberg) D.G. Mann – 1; *C. minusculoides* (Hustedt) Lange-Bertalot – 1; *C. subminuscula* (Manguin) C.E. Wetze et Ector – 2; *Ctenophora pulchella* (Ralfs ex Kützing) D.M. Williams et Round – 1; *Cyclotellus dubius* (Fricke) Round – 1, 3; *C. invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson – 1, 2; *Cyclotella atomus* Hustedt var. *atomus* – 2, 3; *C. atomus* var.

*gracilis* Genkal et Kiss – 2; *C. meneghiniana* Kützing – 1, 2, 3; *Cymatopleura elliptica* (Brébisson) W. Smith – 1; *C. hibernica* W. Smith – 1; *C. solea* (Brébisson) W. Smith – 1, 3; *Diatoma mesodon* Kützing – 1; *D. vulgaris* Bory – 1, 2; *Diploneis oculata* (Brébisson) R.T. Cleve – 1; *D. petersenii* Hustedt – 3; *D. subovalis* R.T. Cleve – 3; *Discostella pseudostelligera* (Hustedt) Houk et Klee – 1; *Encyonema silesiacum* (Bleisch) D.G. Mann – 1; *E. minutum* (Hilse) D.G. Mann – 2; *E. prostratum* (Berkeley) Kützing – 1; *Entomoneis ornata* (Bailey) Reimer – 1; *Epithemia adnata* (Kützing) Brébisson – 1; *Eunotia formicina* Lange-Bertalot – 1; *E. implicata* Nörpel-Schempp, Alles et Lange-Bertalot – 1; *E. minor* (Kützing) Grunow – 3; *E. sarek* A. Berg – 1; *E. solerolii* (Nitzsch) Rebenhorst – 3; *E. subarcuatoides* Alles, Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot – 1; *E. sp.* – 3; *Fallacia pygmaea* (Kützing) Stickle et D.G. Mann – 1; *Fragilaria crotonensis* Kitton – 1, 3; *F. elliptica* Schumann – 1, 3; *F. mesolepta* Rabenhorst – 1; *F. neoproducta* Lange-Bertalot – 3; *F. perminuta* (Grunow) Lange-Bertalot – 1; *F. rumpens* (Kützing) Carlson – 1, 3; *F. saxoplanctonica* Lange-Bertalot et Ulrich – 1, 3; *F. tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot – 3; *F. vaucheriae* (Kützing) Petersen – 1, 2; *Geissleria acceptata* (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin – 1; *G. decussis* (Oestrup) Lange-Bertalot et Metzeltin – 1; *G. similis* (Krasske) Lange-Bertalot et Metzeltin – 1, 3;

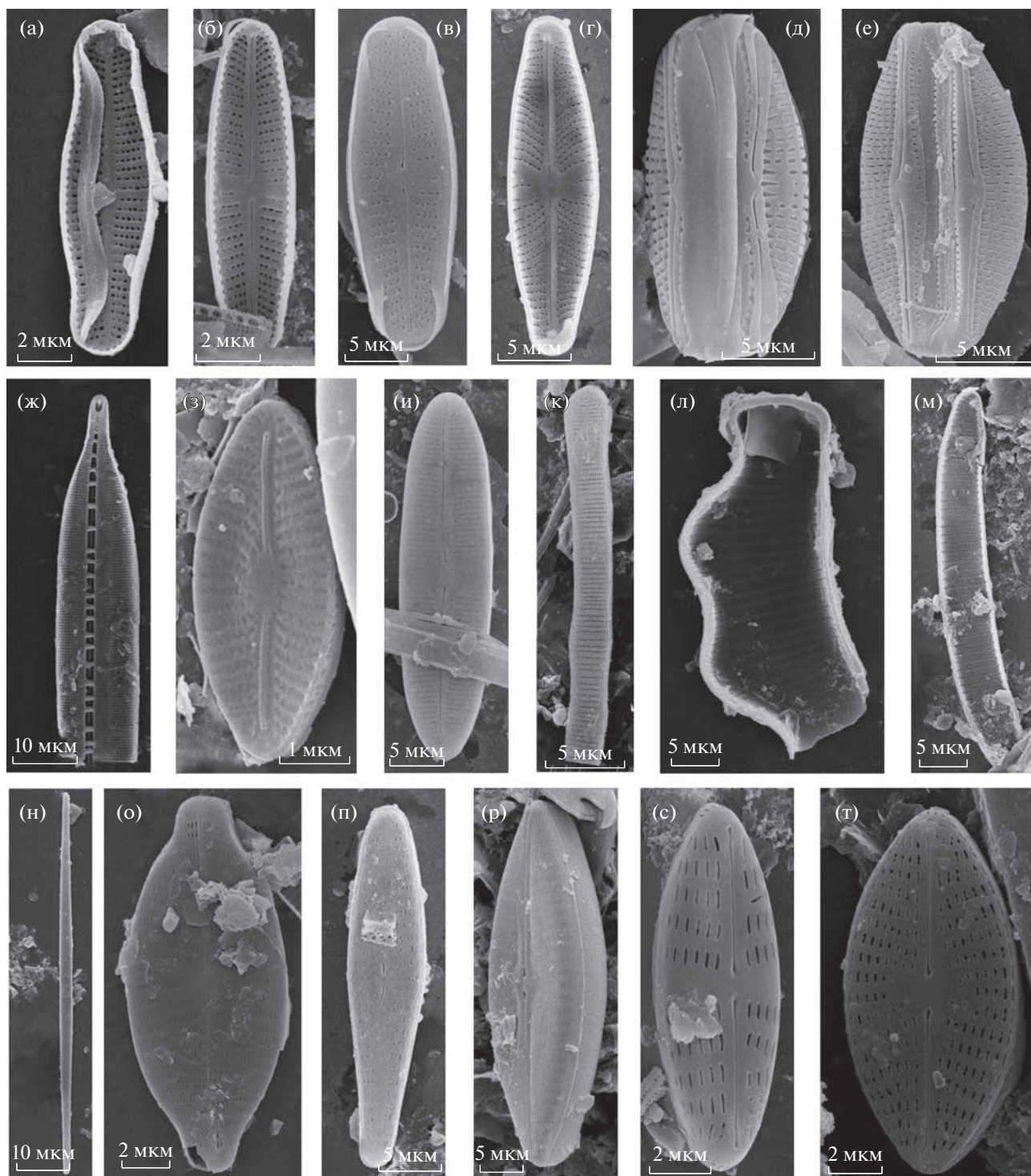
*G. sp.* — 1; *Genkalia digituloides* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot et Kulikovskiy — 1; *G. digitulus* (Hustedt) Lange-Bertalot — 1; *Gomphoneis olivaceum* (Hornemann) P. Dawson ex Ross et Sims — 1, 2, 3; *G. olivaceoides* (Hustedt) Carter — 2; *Gomphonema brebissonii* Kützing — 1; *G. gracile* Ehrenberg — 3; *G. italica* Kützing — 1; *G. micropus* Kützing — 2; *G. olivaceoides* Hustedt — 1; *G. pala* Reichardt — 2, 3; *G. parvulum* (Kützing) Kützing — 1, 2, 3; *G. sp.* — 3; *Gomphosphenia stoerme* Kociolek et Thomas — 3; *Gyrosigma spencerii* (Quekett) Griffith et Henfrey — 3; *Halamphora coffeaeformis* (Agardh) Levkov — 1; *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow — 1; *Humidophila contenta* (Grunow) Love, Kociolek, Van de Vijer, Lange-Bertalot et Kopalova — 1; *Hippodonta capitata* (Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski — 1; *Karayevia ploenensis* (Kolbe) Bukhtiyarova — 3; *Lemnicola hungarica* (Grunow) Round et Basson — 1; *Luticola nivalis* (Ehrenberg) D.G. Mann — 1; *Melosira varians* Agardh — 1, 2, 3; *Meridion circulare* (Greville) C. Agardh — 3; *Navicula antonii* Lange-Bertalot — 1, 3; *N. cryptotenella* Lange-Bertalot — 1; *N. cryptocephala* Kützing — 1, 3; *N. gregaria* Donkin — 1; *N. mediocostata* Reichardt — 1; *N. moskalii* Metzeltin, Witkowski et Lange-Bertalot — 2; *N. oblonga* (Kützing) Kützing — 1; *N. radiosa* Kützing — 1, 3; *N. reichardtiana* Lange-Bertalot — 1; *N. rostellata* Kützing — 1; *N. slesvicensis* Grunow — 1; *N. sp.* 1 — 3; *N. sp.* 2 — 1; *N. sp.* 3 — 1; *N. tripunctata* (O.F. Müller) Bory — 1; *N. trivialis* Lange-Bertalot — 1; *N. venerabilis* Hohn et Hellerman — 1; *N. viridulacalis* Lange-Bertalot — 1; *Neidium affine* var. *longiceps* (Gregory) Cleve — 1; *N. ampliatus* (Ehrenberg) Krammer — 1; *N. bisulcatum* (Lagerstedt) P.T. Cleve — 1, 2; *N. dubium* (Ehrenberg) P.T. Cleve — 1; *N. sp.* — 1; *Nitzschia acicularis* (Kützing) W. Smith — 1, 3; *N. amphibia* Grunow — 1, 2, 3; *N. draveillensis* Coste et Ricard — 1; *N. fonticola* Grunow — 1, 2, 3; *N. frustulum* (Kützing) Grunow — 1; *N. graciliformis* Lange-Bertalot et Simonsen — 1, 3; *N. inconspicua* Grunow — 1, 3; *N. linearis* (Agardh) W. Smith — 1; *N. nana* Grunow — 1, 2; *N. palea* (Kützing) W. Smith — 1; *N. rectirobusta* Lange-Bertalot — 1; *N. vermicularis* (Kützing) Hantzsch — 1, 3; *N. sp.* — 1; *Pinnularia brebissonii* (Kützing) Rabenhorst — 1; *P. divergens* var. *sublinearis* Cleve — 1; *P. gibba* Ehrenberg — 1; *P. ilkaschoenfelderae* Krammer — 1, 3; *P. microstauron* (Ehrenberg) Cleve — 1; *P. neohalophila* Kulikovskiy, Genkal et Mikheeva — 1; *P. neomajor* Krammer — 1; *P. nodosa* (Ehrenberg) W. Smith — 3; *P. parvulissima* Krammer — 1; *P. septentrionalis* Krammer — 1; *P. subgibba* var. *sublinearis* Krammer — 1; *P. subgibba* var. *undulata* Krammer — 1; *P. viridiformis* Krammer — 1; *Placoneis anglica* (Ralfs) Cox — 1; *P. cf. interglacialis* (Hustedt) Cox — 3; *P. paraelginensis* Lange-Bertalot — 3; (?) *P. sp.* — 3; *Planothidium conspicuum* (Mayer) Morales — 1; *P. haynaldii* (Schaarschmidt) Lange-Bertalot — 1; *P. frequentissimum* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot — 1, 2, 3; *P. lanceolatum* (Brébisson) Lange-Bertalot — 1, 2;

*P. reichardtii* Lange-Bertalot et Werum — 1; *P. sp.* 1 — 2; *Planothidium sp.* 2 — 1; *P. wermianum* Lange-Bertalot — 1; *Psammothidium bioretii* (Germain) Bukhtiyarova et Round — 3; *P. subatomoides* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round — 1; *Pseudostaurosira brevistriata* (Grunow) D.M. Williams et Round — 3; *P. parasitica* (W. Smith) Morales — 1; *P. sp.* — 1; *P. subconstricta* (Grunow) Kulikovskiy et Genkal — 1; *Punctastriata ovalis* Williams et Round — 1; *Reimeria sinuata* (Gregory) Kociolek et Stoermer — 1; *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bertalot — 1, 2, 3; *Rossithidium sp.* — 1; *Sellaphora americana* (Ehrenberg) D.G. Mann — 1; *S. auldreekie* Mann et McDonald — 1; *S. atomoides* (Grunow) C.E. Wetzel et Van de Vijver — 1, 3; *S. bacillum* (Ehrenberg) D.G. Mann — 1; *S. elorantana* (Lange-Bertalot) C.E. Wetzel — 1, 2; *S. medioconvexa* (Hustedt) C.E. Wetzel — 1; *S. nigri* (De Not.) C.E. Wetzel et Ector — 1; *S. obesa* D.G. Mann et Bayer — 1, 2, 3; *S. parapupula* Lange-Bertalot — 1; *S. pseudopupula* (Krasske) Lange-Bertalot — 1, 3; *S. pupula* (Kützing) Mereschkowsky — 1; *S. smirnovii* Chudaev et Gololobova — 3; *S. verecundiae* Lange-Bertalot — 3; *S. saprotolerans* Lange-Bertalot, G. Hofmann et Cantonati — 1; *S. sp.* — 1; *Stauroneis amphi-cephala* Kützing — 1; *S. phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg — 1; *S. smithii* Grunow — 3; *Staurosira construens* Ehrenberg — 1; *S. triangoexigua* Kulikovskiy et Genkal — 1; *S. venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller — 1, 3; *Staurosirella alpestris* (Krasske) Le Cohu — 1; *S. pinnata* (Ehrenberg) D.M. Williams et Round — 1, 3; *Stephanodiscus binatus* Håkansson et Kling — 1; *S. delicatus* Genkal — 2; *S. hantzschii* Grunow — 1, 2, 3; *S. hashiensis* H. Tanaka — 1; *S. invisitatus* Hohn et Hellerman — 2; *S. makarovae* Genkal — 1, 2; *S. minutulus* (Kützing) Cleve et Möller — 1, 2, 3; *S. neoastreae* Håkansson et Hickel emend. Casper, Scheffler et Augsten — 1, 2; *Surirella amphioxys* W. Smith — 1; *S. angusta* Kützing — 1; *S. brebissonii* Krammer et Lange-Bertalot — 1, 2; *S. linearis* W. Smith — 1; *S. minuta* Brébisson — 2; *S. tenera* Gregory — 1; *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz. — 1, 3; *Tabularia fasciculata* (Agardh) D.M. Williams et Round — 1; *Thalassiosira faurii* (Gasse) Hasle — 2; *Tryblionella littoralis* (Grunow) Mann — 1; *T. levidensis* W. Smith — 1; *T. salinarum* (Grunow) Pelletan — 1; *T. tryblionella* (Hantzsch) Cantonati et Lange-Bertalot — 1; *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal — 1, 3; *U. cf. grunowii* (Lange-Bertalot et S. Ulrich) Cantoati et Lange-Bertalot — 1; *U. ulna* (Nitzsch) Comperè — 1, 2.

Среди них — новые для флоры России и водоросли, определенные только до рода. Ниже приведены их краткие диагнозы и иллюстрации.

*Achnantidium catenatum* (рис. 2а). Створки длиной 11.6–12 мкм, шириной 3 мкм, штрихов 30 в 10 мкм. *A. dolomiticum* (рис. 2б). Створка длиной 10.3 мкм, шириной 2.7 мкм, штрихов 33 в 10 мкм. *A. saprophilum* (рис. 2в). Створки длиной 8.6–11.1 мкм, шириной 2.9–3.2 мкм, штрихов 28–32 в 10 мкм.

*Adlafia sp.* (рис. 2г). Створка длиной 21.5 мкм, шириной 5.3 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.



**Рис. 2.** Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Achnanidium catenatum*, б – *A. dolomiticum*, в – *A. saprophilum*, г – *Adlafia* species, д – *Amphora meridionalis*, е – *A. sp.*, ж – *Bacillaria* sp., з – *Brevilinea kevei*, и – *Caloneis silicula* var. *elliptica*, к – *Eunotia formicina*, л – *E. sarek*, м – *Eunotia* sp., н – *Navicula* sp. 1 – *Fragilaria saxoplanctonica*, о – *Geisleria* sp., п – *Gomphonema* sp., р – *Navicula* sp. 1, с – *Navicula* sp. 2, т – *Navicula* sp. 3. а, б, г, ж, л, м – створки с внутренней поверхности; в, д, е, з, и, к, н, о, п, р, с, т – с наружной.

*Amphora meridionalis* (рис. 2д). Створка длиной 18.4 мкм, шириной 4 мкм, штрихов 16 в 10 мкм. *A. sp.* (рис. 2е). Створка длиной 18.2 мкм, шириной 3.5 мкм, штрихов 30 в 10 мкм.

*Bacillaria sp.* (рис. 2ж). Створка шириной 4 мкм, фибул 12 в 10 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

*Brevilinea kevei* (рис. 2з). Створка длиной 4.8 мкм, шириной 2 мкм, штрихов 40 в 10 мкм.

*Caloneis silicula* var. *elliptica* (рис. 2и). Створка длиной 35.5 мкм, шириной 8.9 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

*Eunotia formicina* (рис. 2к). Створка длиной 100 мкм, шириной 8 мкм, штрихов 9 в 10 мкм. *E. sarek* (рис. 2л). Створка длиной 39 мкм, шириной 12.5 мкм, штрихов 10 в 10 мкм. *E. sp.* (рис. 2м). Створка длиной 39 мкм, шириной 12.5 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

*Fragilaria saxoplanctonica* (рис. 2н). Створки длиной 74–100 мкм, шириной 1.8–3.3 мкм, штрихов 22–30 в 10 мкм.

*Geisleria sp.* (рис. 2о). Створка длиной 16 мкм, шириной 6.8 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.

*Gomphonema sp.* (рис. 2п). Створка длиной 25.6 мкм, шириной 5.4 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

*Navicula sp.* 1 (рис. 2р). Створка длиной 39 мкм, шириной 9 мкм, штрихов 8 в 10 мкм, ареол 40 в 10 мкм. *N. sp.* 2 (рис. 2с). Створка длиной 11.7 мкм, шириной 3.9 мкм, штрихов 22 в 10 мкм, ареол 40 в 10 мкм. *N. sp.* 3 (рис. 2т). Створка длиной 13 мкм, шириной 6 мкм, штрихов 14 в 10 мкм, ареол 35 в 10 мкм.

*Neidium sp.* (рис. 3а). Створка длиной 30 мкм, шириной 4 мкм, штрихов 26 в 10 мкм.

*Nitzschia sp.* (рис. 3б). Створка длиной 200 мкм, шириной 11 мкм, фибул 10 в 10 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

(?) *Placoneis sp.* (рис. 3в). Створка длиной 14 мкм, шириной 4.6 мкм, штрихов 24 в 10 мкм.

*Planothidium reichardtii* (рис. 3г, 3ж). Створки длиной 9.5–10 мкм, шириной 5–5.2 мкм, штрихов 14 в 10 мкм. *P. sp.* 1 (рис. 3д). Створка длиной 15.2 мкм, шириной 6 мкм, штрихов 13 в 10 мкм. *P. sp.* 2 (рис. 3е). Створка длиной 8.2 мкм, шириной 4.1 мкм, штрихов 25 в 10 мкм. *P. wermianum* (рис. 3з). Створка длиной 6.8 мкм, шириной 3.1 мкм, штрихов 15 в 10 мкм.

*Sellaphora auldreekie* (рис. 3и). Створка длиной 18.9 мкм, шириной 6.7 мкм, штрихов 19 в 10 мкм. *S. medioconvexa* (рис. 3к). Створка длиной 17.3 мкм, шириной 4.6 мкм, штрихов 24 в 10 мкм. *S. nigri* (рис. 3л). Створка длиной 13 мкм, шириной 4.3 мкм, штрихов 24 в 10 мкм. *S. saprotolerans* (рис. 3м). Створка длиной 18.7 мкм, шириной 6.8 мкм, штрихов 20 в 10 мкм. *S. sp.* (рис. 3н). Створка длиной 16 мкм, шириной 5 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

*Stephanodiscus hashiensis* (рис. 3о). Створка диаметром 7.5 мкм, штрихов 17 в 10 мкм.

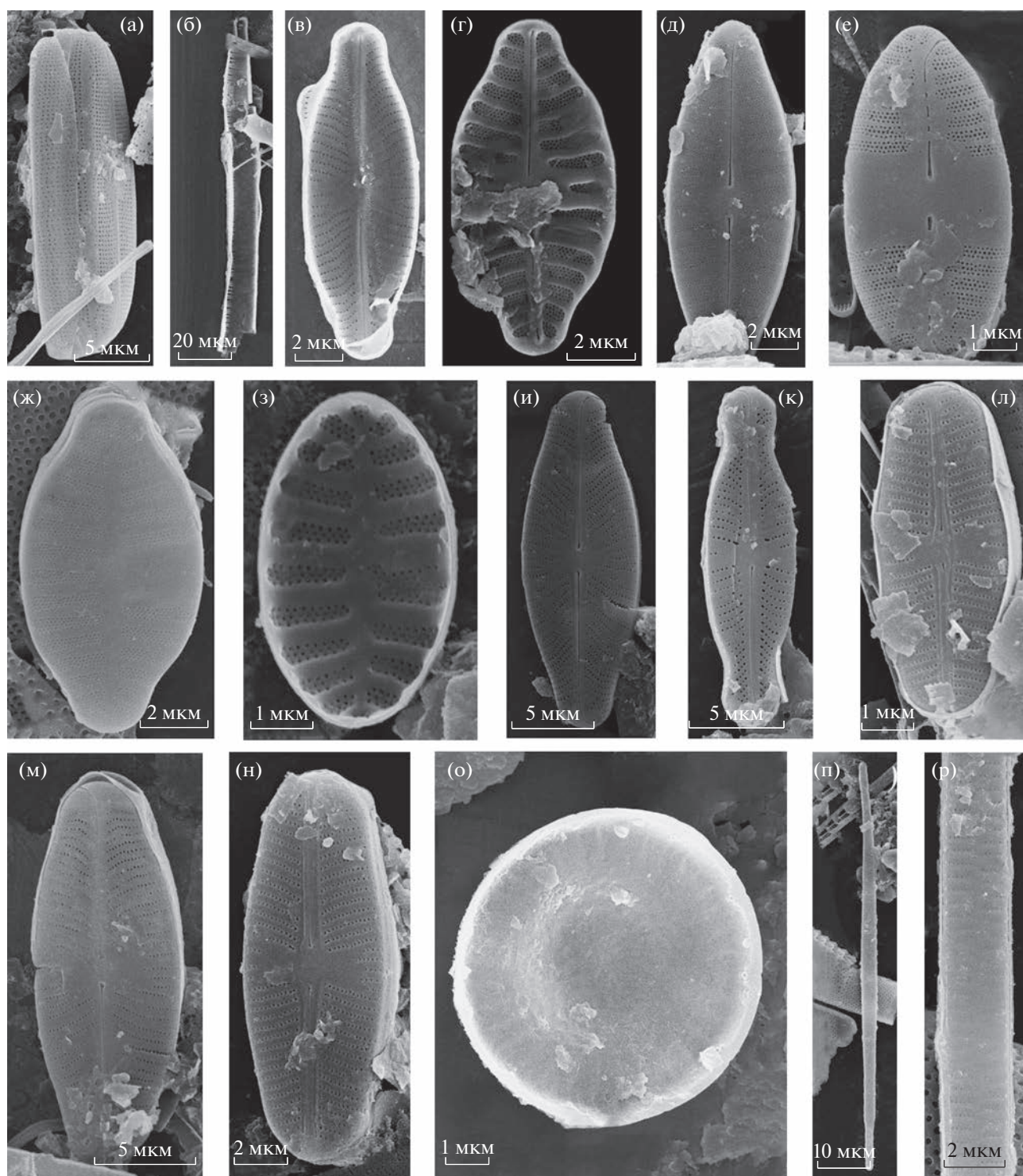
*Ulnaria cf. grunowii* (рис. 3п, 3р). Створка длиной 178 мкм, шириной 2.7 мкм, штрихов 17 в 10 мкм.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

К настоящему времени с учетом литературных и собственных данных общий таксономический список фитопланктона Черноисточинского водохранилища включает 180 ВВТ (видов и внутривидовых таксонов) из девяти отделов. Основу таксономической структуры (32.2% общего видового богатства) формируют диатомовые водоросли. Видовой состав фитопланктона Нижнетагильского водохранилища представляют 332 вида и внутривидовых таксона из девяти отделов, вклад диатомовых водорослей, занимающих ведущие позиции, достигает 34.3% общего разнообразия. В Белоярском водохранилище Bacillariophyta находятся на втором месте в структуре альгофлоры фитопланктона, включающей 610 видов и внутривидовых таксонов из 10 отделов. Доля Bacillariophyta в общем таксономическом разнообразии достигает 27.2%, первое место занимают представители Chlorophyta (29.1%).

В наиболее изученном Белоярском водохранилище по данным световой микроскопии обнаружено 165 видов и разновидностей Bacillariophyta из 60 родов, включая 12 форм, определенных только до рода. Наибольшее таксономическое разнообразие отмечено в родах *Gomphonema* (10 видов и разновидностей), *Navicula* (13) и *Nitzschia* (20) (Ярушина и др., 2003; Мухутдинов, Попов, 2004; Еремкина, 2014; Биломар, Кульнев, 2014; неопубликованные данные Т.В. Еремкиной). По нашим данным электронно-микроскопического исследования, выявлено 46 видов и разновидностей из 23 родов (две формы определены только до рода), из них 30 – новые для флоры этого водохранилища. Также зафиксированы новые роды (*Craticula* и *Gomphoneis*), наиболее насыщенные родами оказались *Cocconeis* (4 таксона), *Gomphonema* (5) и *Stephanodiscus* (5).

Для Нижнетагильского водохранилища известно 80 видов и разновидностей из 23 родов (Марченко и др., 2018; неопубликованные данные Т.В. Еремкиной). Наибольшее богатство зафиксировано в родах *Navicula* и *Stauroneis* (по 4 вида), *Surirella* (6) и *Nitzschia* (10). Наше исследование выявило 174 таксона диатомовых водорослей из 59 родов, включая 9 форм, определенных только до рода. Видовой состав этого водохранилища расширен в значительной степени за счет 142 видов и разновидностей, новых для флоры этого водоема. Кроме того, обнаружены представители родов, неизвестных ранее для водохранилища (*Anomoeoneis*, *Bacillaria*, *Brachysira*, *Brevilinea*, *Caloneis*, *Cocconeis*, *Craticula*, *Ctenophora*, *Cyclostepha-*



**Рис. 3.** Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Neidium* sp., б – *Nitzschia* sp., в – (?) *Placoneis* sp., г, ж – *Planothidium reichardtii*, д – *P. sp. 1*, е – *P. sp. 2*, з – *P. wermianum*, и – *Sellaphora auldreekie*, к – *S. medioconvexa*, л – *S. nigri*, м – *S. saprotolerans*, н – *S. sp.*, о – *Stephanodiscus hashiensis*, п, р – *Ulnaria* cf. *grunowii*. а, д, е, ж, и, к, л, м, н, п, р – створки с наружной поверхности; б, в, г, з, о – с внутренней.

*nos*, *Diploneis*, *Discostella*, *Eolimna*, *Fallacia*, *Geissleria*, *Genkalia*, *Halamphora*, *Humidophila*, *Hantzschia*, *Lemnicola*, *Luticola*, *Placoneis*, *Psammothidium*, *Punctastriata*, *Reimeria*, *Rhoicosphenia*, *Rosithidium*, *Tabulata*,

*Thalassiosira*, *Tryblionella*). Наиболее насыщенными в таксономическом плане были роды *Nitzschia* и *Pinnularia* (по 12 видов), *Sellaphora* (13) и *Navicula* (16).

В Черноисточинском водохранилище при изучении центрических диатомовых водорослей с помощью электронной микроскопии выявлено четыре таксона: *Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella dubius*, *Stephanodiscus makarova*, *S. minutulus* (Генкал, Ярушина, 2012). По неопубликованным данным Т.В. Еремкиной, в результатах светомикроскопических исследований зафиксировано 54 вида и разновидности из 34 родов (включая два вида, определенных только до рода). Наибольшее богатство зафиксировано в родах *Aulacoseira* и *Navicula* (по три вида) и *Fragilaria* и *Nitzschia* (по четыре вида). Согласно результатам нашего исследования, в этом водохранилище обнаружено 68 таксонов видового ранга из 35 родов, в том числе 52 новых для флоры этого водохранилища; зафиксированы новые роды *Adlafia*, *Brachysira*, *Cyclotella*, *Cymatopleura*, *Diploneis*, *Eunotia*, *Geissleria*, *Gomphosphenia*, *Karayevia*, *Melosira*, *Pinnularia*, *Placoneis*, *Psammothidium*, *Pseudostaurosira*, *Rhoicosphenia*, *Surirella*. Наиболее насыщенные в таксономическом плане — роды *Gomphonema*, *Nitzschia* и *Sellaphora* (по 5 видов), *Fragillaria* (6).

**Выводы.** В Белоярском, Нижнетагильском и Черноисточинском водохранилищах обнаружено 216 видов и разновидностей Bacillariophyta, включая водоросли, определенные только до рода. Зафиксировано 17 таксонов, новых для флоры России из родов *Achnanidium*, *Amphora*, *Brevilinea*, *Caloneis*, *Eunotia*, *Fragilaria*, *Planothidium*, *Sellaphora*, *Stephanodiscus*, *Ulnaria*. Наибольшее таксономическое разнообразие (179) отмечено в Нижнетагильском водохранилище.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания по теме № 121051100099-5.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонев И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. Москва: Наука. С. 87.
- Биломар Е.Е., Кульнев В.В. 2014. Биологическая реабилитация Белоярского водохранилища методом коррекции альгоценоза // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 23. № 2. С. 22.
- Водные ресурсы Свердловской области. 2004. Екатеринбург: Издательство АМБ.
- Водохранилища мира. 1979. Москва: Наука.
- Генкал С.И., Ярушина М.И. 2002. Материалы к флоре центрических (Centrophyceae) диатомовых водорослей водоемов Среднего Урала // Биология внутр. вод. № 2. С. 27.
- Еремкина Т.В. 2014. Фитопланктон водохранилищ Среднего Урала в современных условиях // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге. Сборник материалов докладов III Международной научной конференции, 24–29 августа 2014 года. Ярославль: Филигрань. С. 143.
- Куликовский М.С., Глуценко А.Н., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань.
- Марченко Е.А., Анциферова Г.А. 2018. Фитопланктон Нижнетагильского городского пруда и Леневого водохранилища // Глобальные экологические проблемы: локальное решение: Матер. Всеросс. с между. участием науч.-практ. конф. Борисоглебск: ООО «Кристина и К». С. 74.
- Мухомудин В.Ф., Попов А.Н. 2004. Продукционные характеристики фитопланктона Белоярского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технол., управ. Т. 6. № 3. С. 243.
- Ярушина М.И., Гусева В.П., Чеботина М.Я. 2003. Видовой состав и экологическая характеристика водорослей водоема-охладителя Белоярской АЭС // Экология. № 1. С. 23.
- Carlson R. E. 1977. A trophic state index for lake // Limnol., Oceanogr. V. 22. № 2. P. 361.
- Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und Encyonema part. // Bibl. Diatomologica. Bd 36.
- Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. Encyonema part., Encyonopsis und Cymbellopsis // Bibl. Diatomologica. Bd 37.
- Krammer K. 2000. Diatoms of Europe. Pinnularia. V. 1.
- Krammer K. 2002. Diatoms of Europe. Cymbella. V. 3.
- Krammer K. 2003. Diatoms of Europe. Cymbopora, Delicatula, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocybella. V. 4.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Teil 1. Naviculaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/1. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/2. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. Teil 4. Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/4. S. 1.
- Lange-Bertalot H. 2001. Diatoms of Europe. Navicula sensu stricto, 10 genera separated from Navicula sensu lato. V. 2. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I. 1999. Diatoms of Siberia. I // Iconographia Diatomologica. V. 6. S. 7.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A. 2011. Diatoms of Europe. Eunotia and some related genera. V. 6. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Metzeltin D. 1996. Indicators of oligotrophy // Iconographia Diatomologica. Bd 2. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Moser G. 1994. Brachysira-Monographie der Gattung. Wichtige indicator-species für das gewässer-monitoring und Naviculadicta nov. gen. Ein-

- lösungsvorschlagzudem problem. *Navicula* sensu lato onhe *Navicula* sensu strict // Bibliotheca Diatomologica. Bd 29. 1 s.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books.
- Levkov Z. 2009. Diatoms of Europe. Amphora sensu lato. V. 5. Ruggell: Gantner Verlag. P. 5.
- Levkov Z., Mitić-Kopanja D., Reichardt E. 2016. Diatoms of Europe. The diatom genus *Gomphonema* from the Republik of Macedonia. V. 8.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A. 2013. Diatoms of Europe. *Luticola, Luticolopsis*. V. 7.
- Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema* // Iconographia Diatomologica. Bd. 8.

## Diatom Algae of Different Types of Middle Ural Reservoirs (Sverdlovsk Region, Russia)

S. I. Genkal<sup>1</sup>, \* and T. V. Eremkina<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>*Ural Branch of the Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography", Ekaterinburg, Russia*

\*e-mail: genkal47@mail.ru

For the first time, diatoms from the Beloyarskoe, Chernostochinskoe and Nizhnetagilskoe reservoirs of the Sverdlovsk region are studies using electron microscopy. The data on the species composition of Bacillariophyta of the Chernostochinskoe Reservoir are significantly supplemented. A total of 216 taxa of species and intraspecific rank from 63 genera are identified in these three reservoirs. Among them 17 taxa are new to the flora of Russia, 14 forms from 11 genera are identified only to the genus. The maximum taxonomic diversity is recorded in the Nizhnetagilskoe reservoir (179).

**Keywords:** Sverdlovsk region, Middle Ural, Beloyarskoe, Nizhnetagilskoe, Chernostochinskoe reservoirs, phytoplankton, Bacillariophyta, electron microscopy

## ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 574.5

# ДИАТОМОВЫЕ КОМПЛЕКСЫ ИЗ СЕДИМЕНТАЦИОННЫХ ЛОВУШЕК В ОНЕЖСКОМ ОЗЕРЕ

© 2023 г. А. В. Лудикова\*

<sup>a</sup>Институт озерадения Российской академии наук — Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: ellerbeckia@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.05.2022 г.

После доработки 10.11.2022 г.

Принята к публикации 14.11.2022 г.

Впервые исследованы состав и структура диатомовых комплексов из седиментационных ловушек, установленных в разных частях акватории Онежского озера. Обнаружен 171 вид и внутривидовой таксон диатомовых водорослей из 59 родов. Преобладанию планктонных диатомей способствуют большие глубины водоема при незначительной площади литорали. Доминируют *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica*, в массе развивающиеся весеннем фитопланктоне Онежского озера. В заливах, подверженных антропогенному воздействию, отмечена высокая численность *Aulacoseira ambigua*. Численности субдоминантов на отдельных станциях достигают *Lindavia radiosa* и *Pantocsekiella tripartita*, менее многочисленны *P. schumannii*, *Stephanodiscus neoastraea* и *Stephanodiscus* sp. В пробах из заливов, характеризующихся наибольшими площадями зарастания макрофитами, отмечено повышенное содержание перифитонной *Tabellaria fenestrata*. Для изученных станций характерно преобладание видов-нейтрофилов, олиго-мезотрофных и олиго-эвтрофных диатомей. Доминирование двух-трех таксонов в составе диатомовых комплексов обуславливает низкие значения индекса флористического разнообразия. Более разнообразный состав диатомовых комплексов характерен для относительно изолированных от основной акватории заливов. Рассчитано количественное содержание створок диатомовых и цист золотистых водорослей в осадочном материале седиментационных ловушек.

**Ключевые слова:** диатомовые водоросли, седиментационные ловушки, Онежское озеро

**DOI:** 10.31857/S0320965223030142, **EDN:** PNDJJG

## ВВЕДЕНИЕ

Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) вносят значительный вклад в сообщества фитопланктона и фитобентоса континентальных водоемов умеренных широт (Давыдова, 1985; The Diatoms..., 2010). В Онежском озере, втором по величине озере Европы, диатомовые водоросли доминируют в течение всего сезона вегетации, почти целиком (в среднем 75–96%) определяя биомассу фитопланктона (Чекрыжева, 2015). При этом неоднородность термических и гидродинамических условий обуславливает пространственные и сезонные различия состава диатомового планктона. В свою очередь, большое разнообразие бентосных местообитаний обеспечивает высокое видовое разнообразие перифитонных и донных диатомей.

Начало изучению диатомовых водорослей Онежского озера было положено в первой трети

XX в. (Вислоух, Кольбе, 1927). Масштабные исследования планктонных и бентосных сообществ этого водоема, включая диатомовые водоросли, проведены в 1970-х гг. (Петрова, 1971, 1975; Рычкова, 1971, 1975). Также исследованы танатоценозы диатомовых водорослей Онежского озера. Получены сведения о “современном” (к началу 1970-х гг.) систематическом составе диатомовых водорослей из поверхностного слоя донных осадков, их экологической и фитогеографической характеристике (Давыдова, 1971, 1975). Изменения состава диатомовых комплексов в колонках донных отложений позволили проследить развитие диатомовой флоры Онежского озера на протяжении последних 10 тыс. лет (Давыдова, 1976), включая ее недавние изменения под воздействием антропогенного фактора (Давыдова, 1985; Davydova et al., 1993). Ряд исследований посвящен современному составу фитопланктонных сообществ Онежского озера, включая диатомовые водоросли (Чекрыжева, 2008, 2012, 2015), и их изменениям в результате антропогенного эвтрофирования

**Сокращения:** ИФР — индекс флористического разнообразия, СЛ — седиментационные ловушки.

**Таблица 1.** Характеристика станций пробоотбора и диатомовых комплексов

| Район озера         | Станция | Глубина,<br>м | Число<br>створок<br>в пробе | Число<br>видов<br>в пробе | ИФР  | Концентрация, млн экз./г<br>сухого осадка |                                  |
|---------------------|---------|---------------|-----------------------------|---------------------------|------|-------------------------------------------|----------------------------------|
|                     |         |               |                             |                           |      | створок<br>диатомовых<br>водорослей       | цист<br>золотистых<br>водорослей |
| Южное Онего         | 19–08   | 29            | 526                         | 40                        | 0.08 | 101.68                                    | 5.80                             |
| Петрозаводская губа | 19–10   | 29            | 602                         | 46                        | 0.08 | 115.02                                    | 5.54                             |
|                     | 19–11   | 27            | 575                         | 47                        | 0.08 | 88.86                                     | 2.94                             |
|                     | 19–04   | 77            | 608                         | 45                        | 0.07 | 171.02                                    | 4.50                             |
| Кондопожская губа   | 19–02   | 34            | 572                         | 31                        | 0.05 | 117.18                                    | 2.87                             |
|                     | 19–03   | 12            | 556                         | 30                        | 0.05 | 107.91                                    | 4.08                             |
|                     | 19–15   | 90            | 564                         | 44                        | 0.08 | 125.42                                    | 8.67                             |
| Залив Большое Онего | 19–06   | 65            | 571                         | 44                        | 0.08 | 259.13                                    | 7.71                             |
| Лижемская губа      | 19–07   | 30            | 568                         | 67                        | 0.12 | 171.54                                    | 15.40                            |
| Уницкая губа        | 19–25   | 39            | 532                         | 54                        | 0.10 | 74.26                                     | 5.86                             |
| Залив Малое Онего   | 19–19   | 20            | 582                         | 58                        | 0.10 | 124.84                                    | 8.37                             |
| Заонежский залив    | 19–17   | 96            | 627                         | 81                        | 0.13 | 111.79                                    | 20.33                            |
| Повенецкий залив    |         |               |                             |                           |      |                                           |                                  |

(Вислянская, 1999; Тимакова и др., 2014). Результаты многолетних исследований структуры створок диатомовых водорослей Онежского озера с использованием электронной микроскопии отражены в монографии “Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии” (Генкал и др., 2015).

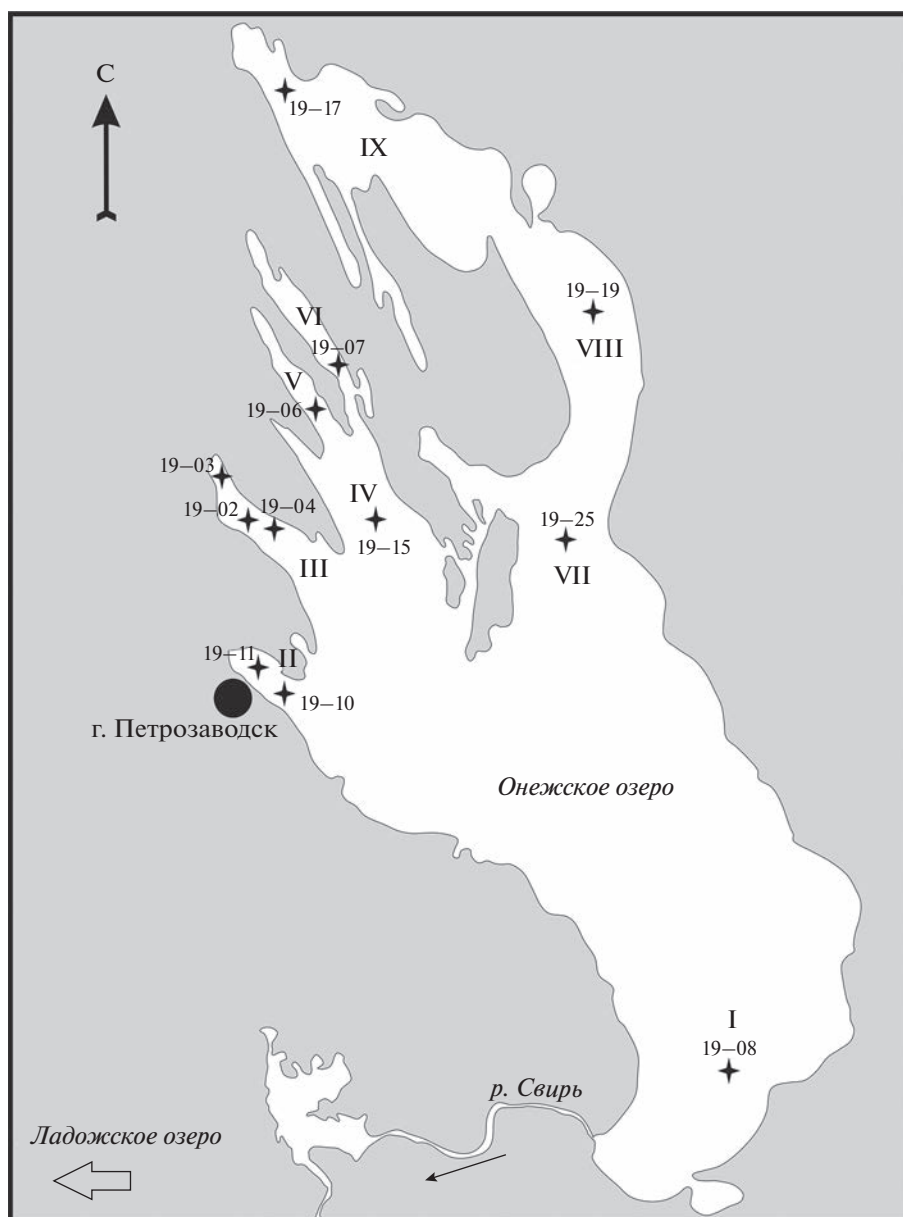
Цель работы – изучить современный состав и структуру диатомовых комплексов Онежского озера на основе материала из СЛ.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Онежское озеро – крупный холодноводный и глубоководный димиктический водоем, второе по величине, после Ладожского, пресноводное озеро Европы. Площадь водной поверхности озера 9720 км<sup>2</sup>, максимальная глубина 120 м, средняя – 30 м, объем водной массы 295 м<sup>3</sup>, общая минерализация 39–46 мкг/л. Средняя концентрация биогенных элементов варьирует в пределах: Р 10–14 мкг/л, N 0.52–0.65 мг/л, Si 0.3–0.5 мг/л. Современное состояние экосистемы Онежского озера определяют природно-климатические и антропогенные факторы. В настоящее время озеро в целом характеризуется как олиготрофное, низкопродуктивное. Однако отдельные заливы (Петрозаводская и Кондопожская губы) подвержены антропогенному эвтрофированию (Онежское..., 2010).

Для сбора взвешенного вещества, оседающего на дно, использовали седиментационные ловушки УСЛ-100 (Страховенко и др. 2022), установленные в аккумуляционных зонах основных районов озера на глубине 1 м от поверхности дна. Время экспозиции – 1 год (сентябрь 2018 г.–сентябрь 2019 г.).

В работе использовали материал, собранный на 12 станциях, расположенных преимущественно в заливах и различающихся по характеру сообщения с основной акваторией, гидродинамическому, гидрохимическому режимам, степени освоенности побережий и антропогенного воздействия (рис. 1, табл. 1). Пробоподготовку для диатомового анализа проводили по стандартной методике с применением 30% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Давыдова, 1985). Для идентификации диатомей использовали определители (Krammer, Lange-Bertalot, 1986–1991), номенклатуру приводили в соответствие с электронной базой данных “Algae-Base” (Guiry M.D., Guiry G.M., 2022). В каждом образце подсчитывали ≥500 створок. Виды с процентным содержанием створок <1% относили к единичным, 1–5% – к обычным, 5–10% – к субдоминантам, >10% – к доминантам (Давыдова, 1985). Параллельно со створками диатомей подсчитывали цисты золотистых водорослей без определения видовой принадлежности, которое в световом микроскопе весьма затруднительно. Концентрацию створок диатомовых и цист золотистых водорослей в сухом осадке рассчитывали по формуле Н.Н. Давыдовой (Давыдова, 1985). ИФР вычисляли через отношение числа видов, идентифицированных в пробе, к общему количеству створок, подсчитанных в этой пробе (Ben-pion, 1995). Выделены экологические группировки видов по местообитанию, отношению к pH среды и трофности (Давыдова, 1985; Van Dam et al., 1994). Построение диаграмм выполнено в программе C2 version 1.5 (Juggins, 2007).



**Рис. 1.** Схема расположения седиментационных ловушек в Онежском озере. Здесь и на рис. 2 и 3 районы озера: I — Южное Онего, II — Петрозаводская губа, III — Кондопожская губа, IV — залив Большое Онего, V — Лижемская губа, VI — Уницкая губа, VII — залив Малое Онего, VIII — Заонежский залив, IX — Повенецкий залив. Арабскими цифрами даны номера станций.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В пробах из 12 СЛ обнаружен 171 таксон рангом ниже рода (включая таксоны, не определенные достоверно (cf. и sp.)) из 59 родов (доп. мат. табл. S1). Хотя планктонные диатомеи таксономически менее разнообразны, чем бентосные (33 вида и внутривидовых таксонов против 138), количественно они преобладают на всех 12 станциях (62–92%) (рис. 2). Их минимальное содержание отмечено в глубоководной части Повенецкого залива (ст. 19–17), максимальное — в Кондо-

пожской губе (станции от 19–02 до 19–04). В основном это центрические диатомеи, из которых наибольшей численности достигают представители рода *Aulacoseira*, в первую очередь *A. islandica* (15–44%) и *A. subarctica* (13–41%), доминирующие в составе диатомовых комплексов на всех станциях (рис. 1). В зал. Большое Онего (ст. 19–15) и Лижемской губе (ст. 19–06) *A. subarctica* заметно превосходит по численности *A. islandica*. В Кондопожской губе в доминирующий комплекс входит также *A. ambigua* (23–31%). В Петрозаводской губе она присутствует среди субдоми-

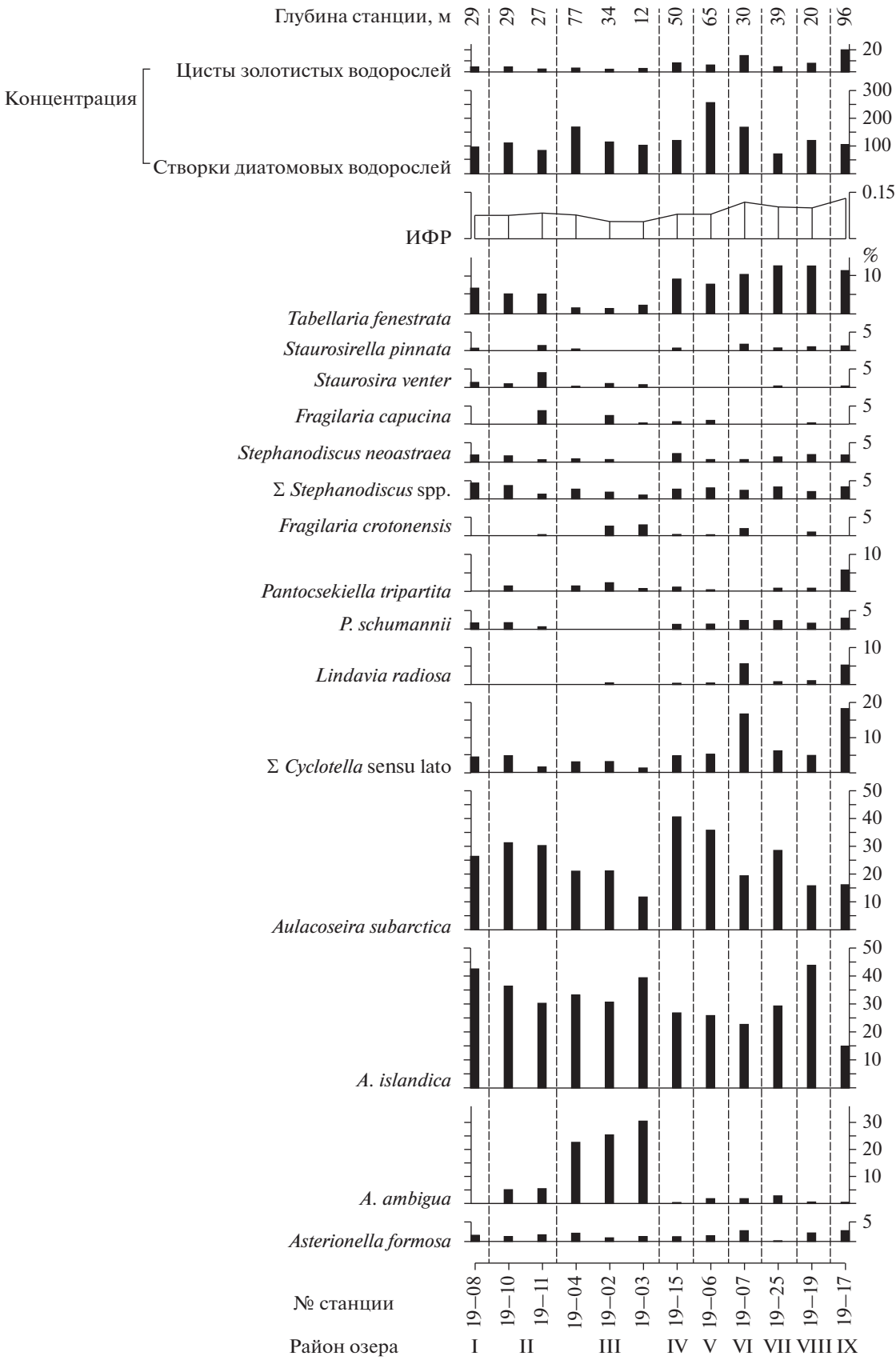


Рис. 2. Относительное содержание (%) основных видов диатомей, ИФР, концентрация створок диатомовых и цист золотистых водорослей (млн экз./г сухого осадка) в пробах из СЛ в Онежском озере.

нантов (5–6%), на остальных станциях отмечается с численностью “обычных” или “единичных” видов. На большинстве станций на долю этих трех представителей рода *Aulacoseira* приходится от 33% (Повенецкий залив) до 83% (Кондопожская губа) общей суммы диатомей. Другие виды *Aulacoseira* отмечены единично.

Во всех изученных пробах среди “обычных” видов встречены центрические *Stephanodiscus neoastraea* (<3%) и *Stephanodiscus* sp. (<2%). В большинстве проб единично отмечены *S. minutulus* и *S. hantzschii*. Повсеместно присутствуют представители рода *Cyclotella* sensu lato (рис. 2), максимальное суммарное содержание которых зарегистрировано в пробах из Уницкой губы (ст. 19–07) и Повенецкого залива (ст. 19–17) – 17 и 19% соответственно. Из них наиболее многочисленны *Lindavia radiosa* (до 6%), *Pantocsekiella tripartita* (до 6%), *Cyclotella* cf. *iris* (до 4.5%) и *Pantocsekiella schumannii* (<3.5%).

Пеннатные планктонные диатомеи *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis* достигают численности обычных видов (1–3.5%) на 11-ти и четырех станциях соответственно (рис. 2). *Diatoma tenuis* присутствует в пробах семи станций, в основном с численностью <1%.

На долю бентосных диатомей приходится 8–39% общего числа створок (рис. 3). Наиболее многочисленны виды, обитающие в перифитоне, на долю донных диатомей приходится лишь 0.4–6%. Минимальное содержание бентосных диатомей (8–11.5%) отмечено в пробах из Кондопожской губы, максимальное (25–39%) – в заливах Большое и Малое Онего, Лижемской губе, Заонежском и Повенецком заливах. Наиболее характерный вид – *Tabellaria fenestrata*, присутствующая в статистически значимых количествах (>1%) на всех станциях (рис. 2). В Кондопожской губе ее численность минимальна (1.5–2.5%), на остальных станциях она выступает субдоминантом или содоминантом (Уницкая губа, Малое Онего, Заонежский и Повенецкий заливы). На 9 станциях отмечен *Achnantheidium minutissimum* с численностью 1–4%. На 10 станциях среди “единичных” и “обычных” видов присутствуют *Fragilaria capucina*, *Staurosira venter* и *Staurosirella pinnata*. Обитатели донного субстрата – представители родов *Diploneis*, *Navicula* sensu lato, *Nitzschia*, *Pinnularia*, отмечены в составе диатомовых комплексов единично.

По отношению к активной реакции среды преобладают нейтрофилы (58–84%), предпочитающие водоемы с pH ~ 7 (рис. 3). Из них наиболее многочисленны планктонные *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica* и бентосная *Tabellaria fenestrata*. Вторая по численности группа – алкалифилы (6–39%), предпочитающие pH > 7. Высокое содержание алкалифилов достигается преимуще-

ственно за счет планктонных *Aulacoseira ambigua* и *Lindavia radiosa*. Доли ацидофилов и алкалибионтов незначительны (<2 и <5% соответственно).

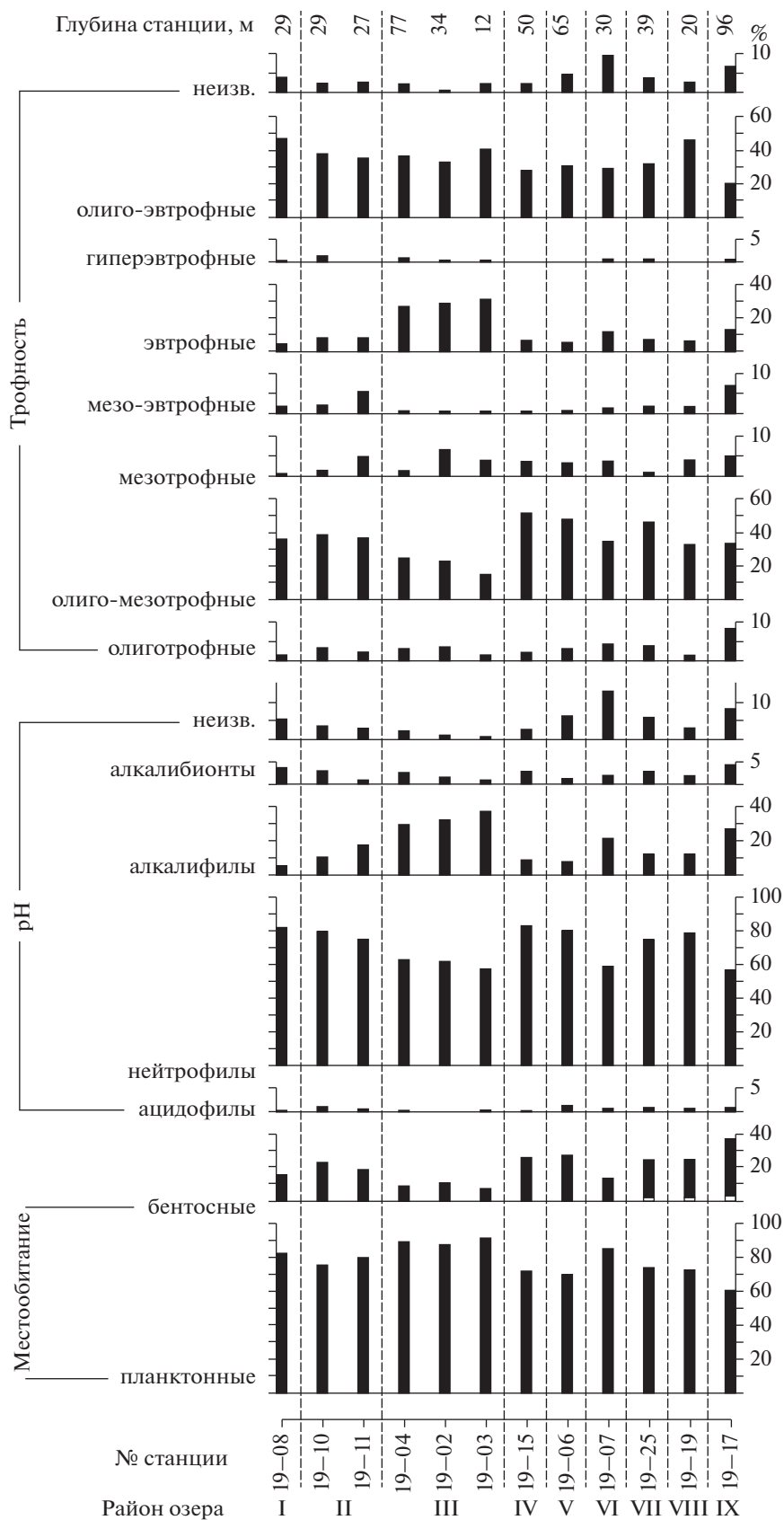
По отношению к трофности наиболее многочисленны олиго-мезотрофные (16–53%) и олиго-эвтрофные (21–47%) диатомеи (рис. 3). Наиболее характерные представители первой группы – *Aulacoseira subarctica* и *Tabellaria fenestrata*, в меньшей степени *Pantocsekiella schumannii*. Основной вклад в состав второй группы вносит *Aulacoseira islandica*. На отдельных станциях в число “обычных” видов входят также олиго-эвтрофные *Achnantheidium minutissimum* и *Staurosirella pinnata*, остальные представители этой группы отмечены единично. Эвтрофные диатомеи на большинстве станций сравнительно немногочисленны (5–14%), однако, в Кондопожской губе, их доля достигает 27–32% за счет высокого содержания *Aulacoseira ambigua*. Олиготрофные, мезотрофные и мезо-эвтрофные виды менее характерны для диатомовых комплексов Онежского озера (максимальная суммарная численность – 9, 7 и 7.5% соответственно). На долю гиперэвтрофных диатомей в основном приходится <1% общего числа створок.

Количество видов, определенных в изученных пробах варьирует от 30 (Кондопожская губа, ст. 19–03) до 81 (Повенецкий залив, ст. 19–17) (табл. 1). Для большинства станций характерны низкие значения ИФР (0.05–0.08). Наибольшие значения ИФР (0.10–0.13) получены для станций, расположенных в изолированных от основной акватории заливах (Повенецкий, Уницкая губа), и для заливов Заонежского и Малое Онего (рис. 2).

На 10 из 12 станций концентрации створок диатомей превышают 100 млн экз./г сухого осадка (рис. 2). Наибольшее значение (259 млн экз.) зарегистрировано в Лижемской губе (ст. 19–06), наименьшие – 89 и 74 млн соответственно, в Петрозаводской губе (ст. 19–11) и зал. Малое Онего (ст. 19–25). Концентрации цист хризифитов варьируют от 2.9 до 20.3 млн цист/г сухого осадка. Минимальные их значения отмечены на отдельных станциях Петрозаводской (ст. 19–11) и Кондопожской (ст. 19–02) губ, более высокие – в Лижемской губе, заливах Большое Онего и Заонежском, максимальные – в Уницкой губе (ст. 19–07) и Повенецком заливе (ст. 19–17).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Диатомовые комплексы из СЛ представляют интегрированную пространственно-временную характеристику диатомовой флоры водоема или отдельных его районов за период экспозиции. Увеличение продолжительности времени экспозиции способствует сглаживанию и усреднению сезонных различий и эффектов от краткосрочных



**Рис. 3.** Относительное содержание (%) представителей различных экологических групп в пробах из СЛ в Онежском озере.

или “точечных” внешних воздействий. Помимо доминирующих таксонов, диатомовые комплексы из СЛ включают также виды менее многочисленные или имеющие ограниченное распространение.

В пробах из СЛ обнаружен 171 таксон рангом ниже рода. Однако в пробах из поверхностного слоя донных отложений определено 434 вида и внутривидовых таксона диатомей (Давыдова, 1985). Такие различия, очевидно, обусловлены разным территориальным охватом исследований: пробы наилка (жидкого неконсолидированного осадка) были собраны со 138 станций по всей площади Онежского озера (Давыдова, 1985), тогда как в настоящей работе изучен материал лишь 12 станций, расположенных преимущественно в его северной части (рис. 1). Кроме того, в результате различия скоростей осадконакопления в разных частях онежской котловины, временной интервал, охватываемый пробами из поверхностного слоя донных отложений, может в несколько раз превышать время экспонирования СЛ.

Преобладание планктонных диатомей во всех изученных пробах отражает вклад данной экологической группы в состав живых сообществ диатомовых водорослей Онежского озера. Массовому развитию планктонных водорослей здесь благоприятствуют большие глубины водоема при незначительной площади литорали (Онежское..., 2010).

Во всех изученных пробах в доминирующий комплекс входят представители рода *Aulacoseira*. Это соответствует их роли в составе весеннего фитопланктона Онежского озера, где на их долю приходится до 98% общей биомассы (Теканова, Сярки, 2015). Из наиболее многочисленных видов, встреченных в пробах из СЛ — *A. islandica*, массовый вид весенне-осеннего комплекса онежского фитопланктона (Чекрыжева, 2012). Холодолюбивая природа этого вида и адаптация к широкому диапазону трофических условий дают ему конкурентные преимущества, благодаря которым его массовое развитие начинается еще в период ледостава (Петрова, 1971). Этот вид доминирует также в весенне-осеннем фитопланктоне Ладожского озера (Петрова, 1968, 1990).

Второй доминант диатомовых комплексов из СЛ — *A. subarctica*, в отдельных случаях превосходящая по численности *A. islandica*. На долю этих двух видов приходится в среднем >50% общей суммы диатомей в пробах из СЛ. Ранее в составе планктонных сообществ и диатомовых комплексов из донных отложений Онежского озера среди наиболее многочисленных диатомей, помимо *A. islandica* и *A. subarctica* (ранее *A. italica* ssp. *subarctica*), указывали также *Aulacoseira* (*distans* var.) *alpigena* и *A. italica* (Давыдова, 1971, 1976, 1985; Петрова, 1971, 1990; Вислянская, 1999; Чекрыже-

ва, 2012, 2015; Теканова, Сярки, 2015). Эти же виды упоминались среди доминирующих таксонов диатомового планктона и танатоценозов Ладожского озера (Петрова, 1968; Давыдова, 1968, 1985). Однако результаты изучения проб из СЛ в Онежском озере и поверхностного слоя донных отложений Ладожского озера (Ludikova, 2021) показали, что численность *A. alpigena* в осадочном материале редко превышает 1%, а *A. italica* полностью отсутствует. Применение электронной микроскопии также не выявило представителей указанных видов в составе живых водорослевых сообществ Онежского и Ладожского озер (Генкал, Трифонова, 2009; Генкал и др., 2015). Исследования колонок донных отложений Ладожского и Онежского озер (Лудикова, Кузнецов, 2021 и неопубликованные данные автора) показали, что в прошлом данные таксоны также не были характерны для диатомовой флоры этих водоемов. Отмеченное противоречие с результатами предыдущих исследований объясняется высокой морфологической изменчивостью *Aulacoseira subarctica* (Gibson et al., 2003). Из-за этого ее морфотипы, различающиеся соотношением диаметра и высоты створки, ранее определяли как три разных таксона: *Aulacoseira* (*distans* var.) *alpigena*, *A. italica* и *A. italica* ssp. *subarctica* (= *A. subarctica*) (Генкал, 1996). Таким образом, второй массовый вид диатомового планктона в Онежском озере — именно *A. subarctica*.

В изученных пробах из СЛ наиболее высокое содержание *A. subarctica* отмечено в Петрозаводской и Лижемской губах и зал. Большое Онего. Этот вид широко распространен в олиго-мезотрофных водоемах умеренных и субарктических широт северного полушария (Gibson et al., 2003). При повышении трофности ее, как правило, вытесняют другие виды *Aulacoseira*, более адаптированные к таким условиям — *A. islandica*, *A. granulata* или *A. ambigua* (Lund, 1954). По-видимому, это произошло в ходе антропогенного эвтрофирования в Кондопожской губе. В настоящее время эвтрофная *A. ambigua* заметно превосходит здесь *A. subarctica* по численности, в особенности в кутовой части залива, характеризующейся наиболее высокой фосфорной нагрузкой (Онежское..., 2010). Следствием антропогенного эвтрофирования является также присутствие *A. ambigua* в качестве субдоминанта диатомовых комплексов Петрозаводской губы, находящейся под влиянием сточных вод Петрозаводского промышленного узла (Онежское..., 2010). Таким образом, высокая численность этого вида в пробах из наиболее подверженных антропогенному воздействию заливов соответствует их высокому трофическому статусу.

По данным (Чекрыжева, 2012), в Петрозаводской и Кондопожской губах в составе фитопланктона отмечали повышенное содержание *Diatoma*

*tenuis* и *Fragilaria crotonensis*, массовому развитию которых также способствует антропогенное эвтрофирование. Однако во всех изученных пробах из СЛ эти виды весьма малочисленны, их доля в диатомовых комплексах редко превышает 2.5–3%. Также низка в пробах из СЛ доля *Asterionella formosa*, массового вида поздневесеннего и летнего фитопланктона Онежского озера. Это связано с плохой сохранностью тонких, легко разрушающихся створок этих диатомей. Кроме того, стратификация водной толщи, существующая в период массового развития *A. formosa*, а также хорошая плавучесть ее колоний замедляют погружение створок на дно. В результате растворение створок начинается еще в воде (Давыдова, 1971). Таким образом, низкое содержание створок этих видов в осадочном материале, по-видимому, не отражает их истинной роли в составе фитопланктонных сообществ.

По данным изучения диатомовых комплексов поверхностного слоя донных отложений (Давыдова, 1971), виды *Cyclotella sensu lato* и *Stephanodiscus* spp. к началу 1970-х гг. были широко распространены, но, как правило, не входили в число массовых видов. Та же ситуация характерна для диатомовых комплексов из СЛ. Максимальная суммарная численность *Cyclotella sensu lato* характерна для Повенецкого залива, где ранее в поверхностном слое донных осадков фиксировали наибольшее содержание и видовое разнообразие этих диатомей (Давыдова, 1971).

Также отмечено возрастание роли *Cyclotella sensu lato* и *Stephanodiscus* spp. в танатоценозах по сравнению с живыми фитопланктонными сообществами Онежского озера. Это позволило предположить, что, не будучи массовыми видами, они, тем не менее, вегетируют в течение довольно продолжительного времени (Давыдова, 1971).

В составе диатомей бентоса в изученных пробах преобладает перифитонная *Tabellaria fenestrata*, один из самых многочисленных видов в сообществах диатомей-обрастателей Онежского озера (Рычкова, 1971, 1975). Она также считается характерным компонентом летнего и осеннего фитопланктона вследствие разноразмерности ее лентовидных колоний по акватории озера из мелководных районов, где она обитает в сообществах макрофитов (Петрова, 1971). Наиболее высокое содержание обрастателей (>20%) характерно для проб из Лижемской и Уницкой губ, заливов Малое Онего, Заонежского и Повенецкого (рис. 1). Для данных районов характерны также наибольшие площади зарастания макрофитами (Онежское..., 2010).

Следует отметить, что максимальная численность обрастателей и донных диатомей (33 и 6% соответственно) зарегистрирована на самой глубоководной станции (96 м) — в вершинной части Повенецкого залива. Очевидно, массовому развитию бентосных диатомей на мелководьях благоприятствует здесь высокая прозрачность водной толщи (Онежское..., 2010). Вследствие разноразмерности придонными течениями их створки в дальнейшем аккумулируются в наиболее глубоководной части залива.

Минимальное содержание бентосных диатомей, отмечаемое в Кондопожской губе, особенно в ее мелководной (12 м) кутовой части, по-видимому, отражает состояние экосистемы залива, характеризующееся угнетением бентосных сообществ в результате антропогенного загрязнения (Тимакова и др., 2014). Кроме того, воды в верховьях Кондопожской губы имеют низкую прозрачность (Онежское..., 2010), что создает дополнительные неблагоприятные условия для развития бентосных диатомей.

Преобладание видов-нейтрофилов в пробах из СЛ связано с рН воды Онежского озера, которая в течение вегетационного периода меняется в диапазоне 7.1–7.8 (Онежское..., 2010). Наибольшая доля диатомей-алкалифилов, массово развивающихся при рН > 7, зарегистрирована в пробах из Кондопожской губы за счет высокой численности *A. ambigua*. На остальных станциях их содержание распределено неравномерно. Низкое содержание ацидофилов и алкалибионтов объясняется ограниченностью местообитаний с соответствующими условиями среды. Следует отметить, что к ацидофилам, предпочитающим рН < 7, иногда относят *Aulacoseira subarctica* (Van Dam et al., 1994). Однако в Онежском и Ладожском озерах, характеризующихся в среднем нейтральной реакцией среды, она является одним из массовых видов фитопланктона, что позволяет отнести ее к нейтрофилам. Так, в Ладожском озере пик численности *A. subarctica* в весеннем фитопланктоне соответствует значениям рН 7.3–7.7 (Ладожское..., 2015).

Доминирование олиго-мезотрофных и олиго-эвтрофных диатомей обусловлено высоким содержанием *A. subarctica* и *A. islandica*, наиболее многочисленных представителей этих экологических групп. Их массовое развитие приурочено к стадии биологической весны, когда за счет активного перемешивания водных масс происходит обогащение водной толщи биогенными элементами из придонных слоев (Петрова, 1971). Высокое суммарное содержание эвтрофных диатомей в Кондопожской губе обусловлено доминирую-

щей ролью планктонной *A. ambigua* и отражает экологическое состояние этого залива.

Низкие значения ИФР характеризуют структуру диатомовых комплексов, в которых доминируют два-три таксона, в несколько раз превосходящие по численности остальные виды. К таким таксонам отнесены планктонные *A. islandica* и *A. subarctica*, на станциях Кондопожской губы к ним присоединяется *A. ambigua*. Возрастание значений ИФР отмечено в Уницкой губе, отделенной от основной акватории мелководным порогом, и Повенецком заливе, почти изолированном от основной водной массы озера. Очевидно, формированию здесь более разнообразных по составу диатомовых комплексов способствуют затрудненное сообщение этих заливов с основной акваторией и локальные условия среды.

Концентрации створок диатомовых и цист золотистых водорослей в осадочном материале определяются такими факторами, как их количественное развитие в озере (или в данном районе озера), эффективность транспортировки в осадок, растворение в водной толще или осадочном материале и скорость осадконакопления (Давыдова, 1971; Battarbee et al., 2001).

В Онежском озере диатомовые водоросли преобладают в планктоне в течение всего периода вегетации (Петрова, 1971; Чекрыжева, 2012). Динамические процессы (плотностные и ветровые течения) способствуют разносу живых и отмерших клеток по акватории и распределению их в осадочном материале. При этом тонкие створки некоторых видов начинают растворяться уже в водной толще (Давыдова, 1971).

В изученных пробах из СЛ концентрации створок диатомей распределены неравномерно. Для Петрозаводской и Кондопожской губ можно предположить существование зависимости абсолютного содержания створок от глубины станции, поскольку с уменьшением последней уменьшаются и их количество (рис. 2). Однако в целом для изученных проб эта связь не прослеживается. Например, сопоставимые значения содержания створок в материале СЛ (108 и 112 млн в 1 г сухого осадка (рис. 2) отмечены на самой мелководной станции (№ 19–03) в Кондопожской губе и на самой глубоководной станции (№ 19–17) в Повенецком заливе. Также на станциях с одинаковыми глубинами (29 м в открытом Южном Онеге и 30 м в изолированной Уницкой губе) концентрации заметно различаются (102 и 171 млн соответственно). Существенные различия в содержании створок на близких глубинах отмечены ранее в поверхностном слое донных отложений (Давыдо-

ва, 1971). Вероятно, помимо глубины станции, различия в значениях концентраций створок могут быть обусловлены ее близостью или удаленностью от берега, а также гидродинамическими условиями данного района озера.

Золотистые водоросли (Chrysophyta) в Онежском озере представлены семью семействами, наибольшее число видов принадлежит родам *Dinobryon* и *Mallomonas* (Чекрыжева, 2012). В отличие от диатомовых, массово развивающихся в фитопланктоне Онежского озера в течение всего периода вегетации, начиная с ранней весны, золотистые водоросли входят в летний фитопланктонный комплекс (Петрова, 1971). Формирование цист зачастую происходит в результате изменений химических или физических параметров водной среды, однако, факторы, способствующие инцистированию у золотистых водорослей, исследованы недостаточно. Представители рода *Dinobryon* и некоторые виды *Mallomonas* образуют цисты после максимума развития и в конце вегетационного периода, тогда как у некоторых других родов цисты встречаются в течение всего периода вегетации (Волошко, 2016).

Содержание цист золотистых водорослей, как и содержание створок диатомей, в осадочном материале СЛ не демонстрирует связи с глубиной станции. Их наибольшие значения отмечены в Уницкой и Лижемской губах, заливах Большое Онего и Повенецком. По данным гидробиологических исследований, для этих районов характерно интенсивное развитие золотистых водорослей рода *Dinobryon*, вносящих существенный вклад в биомассу мелкоразмерного литорального фитопланктона (Чекрыжева, 2008). По-видимому, высокое содержание цист в осадочном материале отражает здесь высокую продуктивность живых сообществ золотистых водорослей. Кроме того, значения концентраций цист в осадках, как и створок диатомовых водорослей, вероятно, во многом определяются местоположением станции и гидродинамическими условиями.

Концентрации створок диатомовых и цист золотистых водорослей традиционно используют в палеоэкологических исследованиях, (например, Elner et al., 1978; Wolfe et al., 2013), поскольку они косвенно отражают продуктивность альгологических сообществ и особенности условий осадконакопления в прошлом. Исследования колонки донных отложений из Уницкой губы показали, что значения концентраций створок и цист, сопоставимые с современными, характерны для данного района, начиная со второй половины голоцена (Ludikova et al., 2022). Таким образом, можно говорить о том, что в это время в данном

районе установились лимнологические условия и состав гидробиологических сообществ, близкие к современным.

**Выводы.** Преобладание планктонных диатомей в пробах из СЛ отражает существенный вклад данной экологической группы в состав живых сообществ диатомовых водорослей Онежского озера. В число доминантов на всех станциях входят *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica*, массовые виды весеннего онежского фитопланктона. Высокая численность *Aulacoseira ambigua*, отмечаемая в Кондопожской и Петрозаводской губах, является результатом антропогенного воздействия. Численности субдоминантов на отдельных станциях достигают *Lindavia radiosa* и *Pantocsekiella tripartita*. Низкое содержание планктонных пенистых диатомей в СЛ не отражает истинной роли данной группы в составе фитопланктонных сообществ из-за плохой сохранности в осадках их тонких створок, частично растворяющихся еще при погружении на дно. Наиболее высокая численность перифитонных диатомей (в первую очередь, *Tabellaria fenestrata*) отмечена в пробах из заливов с наибольшими площадями зарастания макрофитами. Преобладание видов-нейтрофилов в СЛ соответствует рН вод Онежского озера в течение сезона вегетации. Доминирование олиго-мезотрофных и олиго-эвтрофных диатомей обусловлено высоким содержанием *Aulacoseira subarctica* и *A. islandica*, массовое развитие которых происходит на стадии биологической весны, когда активное перемешивание водных масс способствует обогащению водной толщи биогенными элементами из придонных слоев. Низкие значения ИФР характеризуют структуру диатомовых комплексов, в которых доминируют два–три таксона, в несколько раз превосходящие по численности остальные виды. Более разнообразный состав диатомовых комплексов характерен для относительно изолированных от основной акватории заливов. Концентрации створок диатомей и цист золотистых водорослей в изученных пробах распределены неравномерно. Их значения определяются комплексом факторов, роль каждого из которых в разных районах озера может быть различной. Можно предположить, что повышенное содержание цист в осадочном материале некоторых заливов отражает высокую продуктивность живых сообществ золотистых водорослей.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность анонимному рецензенту за критическое прочтение статьи и конструктивные замечания.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института озероведения РАН — Санкт-Петербургского Федерального исследовательского центра РАН по теме № 0154-2019-0001 при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований 19-05-50014 “Микромир”.

#### ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

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

Табл. S1. Таксономический состав диатомовых водорослей и процентное содержание в пробах из седиментационных ловушек в Онежском озере.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вислоух С.М., Кольбе Р.Р. 1927. Материалы по диатомовым Онежского и Лососинского озер // Тр. Онеж. науч. экспед. Ч. 5 (Ботаника). Вып. 1.
- Вислянская И.Г. 1999. Структура и динамика биомассы фитопланктона // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск. С. 146.
- Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) водоемов северо-запада России. Разнообразие стоматоцист // Ботан. журн. Т. 101. № 11. С. 1257.
- Генкал С.И. 1996. О морфологической изменчивости диатомовой водоросли *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: без изд-ва С. 19.
- Генкал С.И., Трифонова И.С. 2009. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск: Рыбинский Дом печати.
- Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М.: Науч. мир.
- Давыдова Н.Н. 1968. Состав и условия формирования диатомовых комплексов в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л.: Наука. С. 131.
- Давыдова Н.Н. 1971. Диатомовые водоросли в поверхностном слое донных отложений Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука. С. 140.
- Давыдова Н.Н. 1975. Диатомей донных отложений литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука. С. 192.
- Давыдова Н.Н. 1976. Комплексы диатомей в донных отложениях Онежского озера. // Палеолимнология Онежского озера. Л.: Наука. С. 130.
- Давыдова Н.Н. 1985. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л.: Наука.

- Ладожское озеро и достопримечательности его побережья. Атлас. 2015. Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Лудикова А.В., Кузнецов Д.Д. 2021. Кремнистые микроводоросли в донных отложениях Ладожского озера и их роль в палеолимнологических реконструкциях // Изв. Рус. географ. об-ва. Т. 153. № 6. С. 46.
- Онежское озеро. Атлас. 2010. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Петрова Н.А. 1968. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. С. 73.
- Петрова Н.А. 1971. Фитопланктон Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука. С. 88.
- Петрова Н.А. 1975. Фитопланктон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука. С. 138.
- Петрова Н.А. 1990. Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании озер. Л.: Наука.
- Рычкова М.А. 1971. Некоторые данные о перифитоне Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука. С. 130.
- Рычкова М.А. 1975. Перифитон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Ленинград: Наука. С. 123.
- Страховенко В.Д., Белкина Н.А., Ефременко Н.А. и др. 2022. Первые данные по минералогии и геохимии взвеси Онежского озера // Геология и геофизика. Т. 63. № 1. С. 68. <https://doi.org/10.15372/GiG2020198> (Strakhovenko V.D., Belkina N.A., Efremenko N.A. et al. 2022. The First Data on the Mineralogy and Geochemistry of the Suspension of Lake Onego // Russian Geology and Geophysics. V. 63. № 1. P. 55). <https://doi.org/10.2113/RGG20204280>
- Теканова Е.В., Сярки М.Т. 2015. Особенности фенологии первично-продукционного процесса в пелагиали Онежского озера // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 645.
- Тимакова Т.М., Куликова Т.П., Литвинова И.А. и др. 2014. Изменение биоценозов Кондопожской губы Онежского озера под влиянием сточных вод целлюлозно-бумажного комбината // Вод. ресурсы. Т. 41. № 1. С. 74.
- Чекрыжева Т.А. 2008. Фитопланктон как компонент биоресурсной базы озера // Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 24.
- Чекрыжева Т.А. 2012. Таксономическая и экологическая характеристика фитопланктона Онежского озера // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 1. С. 56.
- Чекрыжева Т.А. 2015. Диатомовые водоросли в планктоне Онежского озера // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 110. <https://doi.org/10.17076/bg10>
- Battarbee R.W., Carvalho L., Jones V.J. et al. 2001. Diatoms // Tracking environmental change using lake sediments. V. 3. Terrestrial, algal and siliceous indicators. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 155.
- Bennion H. 1995. Surface-sediment diatom assemblages in shallow, artificial, enriched ponds, and implication for reconstructing trophic status // Diatom Res. V. 10. P. 1.
- Davydova N.N., Kalmykov M., Sandman O. et al. 1993. Recent paleolimnology of Kondopoga Bay, Lake Onega, reflecting pollution by a large pulp mill // Verh. Internat. Verein. Limnol. V. 25. P. 1086.
- Elner J.K., Happey-Wood C.M. 1978. Diatom and chrysophycean cyst profiles in sediment cores from two linked but contrasting Welsh lakes // Brit. Phycol. J. V. 13. P. 341. <https://doi.org/10.1080/00071617800650411>
- Gibson Ch.E., Anderson N.J., Haworth E.Y. 2003. *Aulacoseira subarctica*: taxonomy, physiology, ecology and palaeoecology // Eur. J. Phycol. V. 38. P. 83. <https://doi.org/10.1080/0967026031000094102>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> searched on 6 May 2022.
- Juggins S. 2007. C2 Version 1.5 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. Newcastle upon Tyne: Newcastle Univ.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986–1991. Bacillariophyceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fisher. Bd 2/1–4.
- Ludikova A.V. 2021. Long-term studies of surface-sediment diatom assemblages in assessing the ecological state of Lake Ladoga, the largest European lake // Geogr. Environ. Sustain. V. 14. № 1. P. 251. <https://doi.org/10.24057/2071-9388-2020-174>
- Ludikova A.V., Belkina N.A., Strakhovenko V.D., Subetto D.A. 2022. The evolution of the ecosystem of the Unitskaya Bay (Lake Onega) in the late and postglacial times as inferred from the siliceous microalgae study // Limnol. Fresh. Biol. № 4. P. 1476. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2022-A-4-1476>
- Lund J.W.G. 1954. The seasonal cycle of the plankton diatom, *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. subsp. *subarctica* O. Müll. // J. Ecol. V. 42. P. 151.
- The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences. 2010. Cambridge: Cambridge Univ. Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511763175>
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Netherlands J. of Aquat. Ecol. V. 28. № 1. P. 117.
- Wolfe A.P., Siver P.A. 2013. A hypothesis linking chrysophyte microfossils to lake carbon dynamics on ecological and evolutionary time scales // Glob. Planet. Change. V. 111. P. 189. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2013.09.014>

## Diatom Assemblages in the Sediment Traps in Lake Onega

A. V. Ludikova\*

*Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences – Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,  
St. Petersburg, Russia*

*\*e-mail: ellerbeckia@yandex.ru*

The paper presents the first study of the composition and structure of the diatom assemblages from sediment traps installed in different parts of Lake Onega. 171 species and intraspecific diatom taxa were observed belonging to 59 genera. The predominance of planktonic diatoms is favored by large depths of the lake and a small area of the littoral zone. *Aulacoseira islandica* and *A. subarctica*, the most abundant species in spring phytoplankton in Lake Onega dominate in the sediment-traps diatom assemblages. In the sites subject to anthropogenic eutrophication, *Aulacoseira ambigua* is numerous as well. In a number of sites *Lindavia radiosa* and *Pantocsekiella tripartita* are among the subdominating species, while *P. schumannii*, *Stephanodiscus neoastraea* and *Stephanodiscus* sp. are less common. Higher proportions of periphytic *Tabellaria fenestrata* were recorded in the sites with the largest areas colonized by macrophytes. In all sampling sites, neutrophilous oligo-mesotrophic and oligo-hypereutrophic taxa prevail in the diatom assemblages. The predominance of two or three species in the diatom assemblage results in low values of the floristic diversity index. More diverse diatom assemblages were found in rather isolated bays. Concentrations of diatom valves and chrysophyte cysts in sediment traps material were also calculated.

**Keywords:** diatoms, sediment traps, Lake Onega

## БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

### *Daptonema brzeskii* sp. n. И *D. rivale* sp. n. (Nematoda, Monhysterida, Xyalidae) ИЗ УСТЬЯ р. МЕКОНГ, ВЬЕТНАМ<sup>1</sup>

© 2023 г. В. А. Гусаков<sup>a</sup>, \*, В. Г. Гагарин<sup>a</sup>, Ку Нгуен Динь<sup>b</sup>

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

<sup>b</sup>Южное отделение Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра,  
г. Хошимин, Вьетнам

\*e-mail: gusakov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 07.09.2022 г.

После доработки 19.10.2022 г.

Принята к публикации 20.10.2022 г.

Приведено иллюстрированное описание двух новых видов нематод из рода *Daptonema* — *D. brzeskii* sp. n. и *D. rivale* sp. n., обнаруженных в материале, собранном в дельте р. Меконг (Вьетнам). *Daptonema brzeskii* sp. n. сходна с *D. lutosum* Gagarin, 2021, *D. dihystra* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2005 и *D. hyalocella* Aryuthaka, Kito, 2012 по наличию поствувлярной сумки матки и с *D. paraoxyuroides* Nguyen Dinh Tu, Gagarin, Nguyen Vu Thanh, Nguyen Thi Xuan Phuong, Nguyen Thanh Hien, 2014 по форме спиккулярного аппарата. От первого вида *D. brzeskii* sp. n. отличается более тонким телом, более стройным хвостом, более узкой областью губ, более короткими внешними губными щетинками и спикулами, большей фарингостомой и более дальним расположением вульвы от переднего конца тела. От *D. dihystra* новый вид отличается более коротким телом, более узкой областью губ, более короткими внешними губными щетинками и спикулами и большей фарингостомой, а от *D. hyalocella* — более тонким телом, расположенными ближе к переднему краю тела отверстиями амфидов, более короткими внешними губными щетинками, более длинными спикулами, наличием рулька, большей фарингостомой и более дальним расположением вульвы от переднего конца тела. От *D. paraoxyuroides*, в свою очередь, *D. brzeskii* sp. n. отличается наличием поствувлярной сумки матки, более длинным телом, более стройным хвостом, более короткими внешними губными щетинками и более коротким рульком. Второй новый вид — *D. rivale* sp. n. — близок к *D. setihyalocella* Aryuthaka, Kito, 2012 по форме спиккулярного аппарата и к *D. brzeskii* sp. n. по форме фарингостомы. *D. rivale* sp. n. отличается от *D. setihyalocella* сравнительно более коротким и тонким телом, более короткими внешними губными щетинками, спикулами и рульком, большей фарингостомой и вульвой, расположенной дальше от переднего края тела. От *D. brzeskii* sp. n. он отличается более длинным телом и внешними губными щетинками, менее стройным хвостом и вульвой, расположенной дальше от переднего конца тела.

**Ключевые слова:** дельта реки Меконг, свободноживущие нематоды, новые виды, *Daptonema*, морфология, таксономия

DOI: 10.31857/S0320965223030105, EDN: PMCMRP

### *Daptonema brzeskii* sp. n. and *D. rivale* sp. n. (Nematoda, Monhysterida, Xyalidae) from Mekong River Mouth, Vietnam

V. A. Gusakov<sup>a</sup>, \*, V. G. Gagarin<sup>a</sup>, and Cu Nguyen Dinh<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

<sup>b</sup>Southern Branch, Vietnam–Russia Tropical Center, Ho Chi Minh City, Vietnam

\*e-mail: gusakov@ibiw.ru

<sup>1</sup> Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 3 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>

Two new nematode species of the genus *Daptonema*, *D. brzeskii* sp. n. and *D. rivale* sp. n., are described and illustrated based on the material collected from Mekong River Delta, Vietnam. *Daptonema brzeskii* sp. n. is close to *D. lutosum* Gagarin, 2021, *D. dihystra* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2005 and *D. hyalocella* Aryuthaka, Kito, 2012 in the presence of postvulval uterus sac, and it is close to *D. paraoxyuroides* Nguyen Dinh Tu, Gagarin, Nguyen Vu Thanh, Nguyen Thi Xuan Phuong, Nguyen Thanh Hien, 2014 in the shape of spicular apparatus. From the former species it differs in the thinner body, slenderer tail, narrower labial region, shorter outer labial setae and spicules, larger pharyngostoma, and vulva located farther from the anterior body end. It differs from *D. dihystra* in the shorter body, narrowed labial region, shorter outer labial setae and spicules, and larger pharyngostoma. *Daptonema brzeskii* sp. n. differs from *D. hyalocella* in the thinner body, amphidial fovea located closer to the anterior body end, shorter outer labial setae, longer spicules, presence of gubernaculum, larger pharyngostoma, and vulva located farther from the anterior body end. From *D. paraoxyuroides*, *D. brzeskii* sp. n. differs in the presence of postvulval sac, longer body, slenderer tail, shorter outer labial setae and gubernaculum. *Daptonema rivale* sp. n. is similar to *D. setihyalocella* Aryuthaka, Kito, 2012 in shape of spicular apparatus and to *D. brzeskii* sp. n. in the shape of pharyngostoma. *Daptonema rivale* sp. n. differs from *D. setihyalocella* in the shorter and comparatively thinner body, shorter outer labial setae, spicules, and gubernaculum, bigger pharyngostoma, and vulva located farther from the anterior body end. *Daptonema rivale* sp. n. differs from *D. brzeskii* sp. n. in the longer body and outer labial setae, less slender tail, and vulva located farther from anterior body end.

**Keywords:** Mekong River Delta, free-living nematodes, new species, *Daptonema*, morphology, taxonomy

## ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ БАКТЕРИОБЕНТОСА В МЕЗОТРОФНОМ ОЗЕРЕ ЮЖНОГО ПРИУРАЛЬЯ

© 2023 г. Н. Г. Шерышева<sup>a, b, \*</sup>, И. В. Резникова<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Самарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, Россия

<sup>b</sup>Тольяттинский государственный университет, Тольятти, Россия

\*e-mail: sapfir-sherry@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.06.2021 г.

После доработки 07.11.2022 г.

Принята к публикации 14.11.2022 г.

Впервые определены количественные (численность, биомасса) и структурные (морфологические, размерные) показатели бактериобентоса в разных морфотипах донных отложений оз. Кандры-Куль (Республика Башкортостан). Общая численность бактерий достигала  $1.8 \times 10^9$ – $11.8 \times 10^9$  кл./мл грунта, биомасса – 106–1344 мкг/мл. Выявлены две разновидности сезонных изменений численности и биомассы глубоководных и прибрежных бактериобентосных сообществ. Рассматривается влияние гетерогенности донных отложений на количественные показатели и морфологическую структуру озерного бактериобентоса. Увеличение пелитовых и алевроитовых фракций в механическом составе илов способствует повышению общей численности бактерий и перестройке морфологической структуры бактериобентоса в сторону увеличения численности кокковых форм. Доля кокков увеличивается с повышением процентного содержания сапрофитов в общей численности бактерий.

**Ключевые слова:** бактериобентос, численность, биомасса, размерно-морфологическая структура, сезонная динамика, морфотипы донных отложений

**DOI:** 10.31857/S0320965223030221, **EDN:** PPRYBJ

### ВВЕДЕНИЕ

Функциональная значимость бактериобентоса как компонента водной экосистемы заключается в деструкции органического вещества и осуществлении биогеохимического круговорота веществ между водной толщей и донными отложениями. Определение численности бактерий позволяет оценить состояние бактериобентосного сообщества в целом и раскрывает его потенциальные возможности в процессах распада органического вещества (Дзюбан, 2010; Бардан, 2013; Андреева и др., 2017; Морозова и др., 2022). В настоящее время остаются недостаточно изученными количественная структура и пространственно-временное распределение бактериобентоса в разнотипных грунтах водных объектов, в том числе крупных озер.

Озеро Кандры-Куль имеет категорию гидрохимического памятника природы и заслуживает особого внимания как второй по величине водо-

ем в республике Башкортостан и во всем Южном Приуралье (Мулдашев и др., 2016). Особенность озера – необычайное разнообразие морфотипов донных отложений и сезонная трансформация илов, происходящая в результате сезонной седиментации детритного материала. Гетерогенность донных отложений обусловлена древним происхождением, большой площадью и глубиной водоема, развитием плотных зарослей погруженных макрофитов, различными видами деятельности вблизи водоема (близость автотрассы, населенных пунктов и сельскохозяйственных полей, организация курортной зоны). Берега озера сложены песками, делювиальными суглинками, мергелями и песчаниками Пермского возраста. Впервые бактериобентос рассматривали в составе комплексного исследования абиотических и биотических (фито-, зоо-, бактериопланктон, инфузории) компонентов экосистемы оз. Кандры-Куль в 2010, 2012 гг. (Жариков и др., 2018).

Цель работы – определить влияние гетерогенности донных отложений оз. Кандры-Куль на количественное развитие и формирование размер-

**Сокращения:** ОВ – органическое вещество, ОЧБ – общая численность бактерий, ЧСБ – численность сапрофитных бактерий.



**Рис. 1.** Схема расположения станций отбора проб бактериобентоса в оз. Кандры-Куль в 2012 г. Пелагические станции: ст. 2, 4, 7, 15 (глубина 8–9 м), ст. 3 (глубина 14,5–16 м). Станции открытой литорали с глубиной 2–3 м: ст. 1, 5, 6, 8–14, 16, 17. Дополнительные шесть станций (5А, 13А, 16А, 17А, 10А, 12А) расположены в зарослях макрофитов соответствующих станций и в районе стока ст. 5. Распределение донных отложений по ложу озера: I – серые и черные маслянистые илы; II – серые илы; III – алевритовые и песчаные илы; IV – песчаные илы, заиленные пески, макрофитные илы, локальные участки черных илов; V – пески; VI – неисследованная зона.

но-морфологической структуры бактериобентоса в течение весенне-осеннего сезона.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Кандры-Куль расположено в западной части республики Башкортостан в одной из котловин Белебеевской возвышенности. Озеро карстового происхождения, овальной формы, размерами ~8 × 3,6 км, со средней глубиной 7,2 м и максимальной – 16,5 м (Жариков и др., 2018).

Исследования проводили в мае, июле и сентябре 2012 г. в составе комплексной экспедиции Института экологии Волжского бассейна РАН. Пробы бактериобентоса отбирали лотом, имеющим объем захвата 100 см<sup>3</sup>, с поверхностных горизонтов донных отложений (0–5 см) на 23 станциях (рис. 1).

Для учета общей численности и биомассы бактериобентоса пробы грунта фиксировали 25%-ным раствором глутаральдегида до конечной концентрации в пробе 2,5%. Фиксированную пробу ила суспензировали на шейкере в 0,01 М растворе пирофосфата натрия (Косолапов и др., 2005; Rylkova et al., 2019). Аликвоту суспензии из разведения 1000 фильтровали через окрашенные суданом черным ядерные фильтры с диаметром 0,2 мкм (производство Объединенного института ядерных исследований, г. Дубна). В качестве реакционно-способного флуоресцирующего красителя при-

меняли флуоресцеинизотиационат (FITC), который реагирует с аминогруппами белков на поверхности бактериальных клеток и имеет низкий уровень связывания с неклеточными структурами, что является необходимым условием для определения численности микроорганизмов в суспензиях донных осадков (Семенов, 2004). Раствор красителя FITC готовили в карбонатном буфере с последующим добавлением фосфатного буфера и 0,85%-ного раствора NaCl (Гальченко, 2001; Семенов, 2004). Подсчет клеток проводили с помощью микроскопа Leica DM5500B при увеличении ×1000 в 20 полях зрения. Учитывали морфологические группы бактерий (по соотношению длины к ширине –  $L/d$ ): кокки (<1,2), коккобациллы (1,2–1,8), палочки (>1,8–10), нити (>10) (Нетрусов и др., 2005) и размерные классы: 0,2–1 мкм, >1–2 мкм, >2–5 мкм, >5–10 мкм, >10 мкм. Объемы бактериальных клеток определяли на основании измерений их длины и ширины по формулам объема геометрических фигур. Показатель экологического состояния водоема ЧСБ/ОЧБ определяли по шкале экологических модификаций как процентное отношение численности сапрофитных бактерий (ЧСБ) к общей численности бактерий (ОЧБ) (Дзюбан и др., 2005). Статистическую обработку результатов проводили с помощью компьютерной программы “Excel” 2007.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

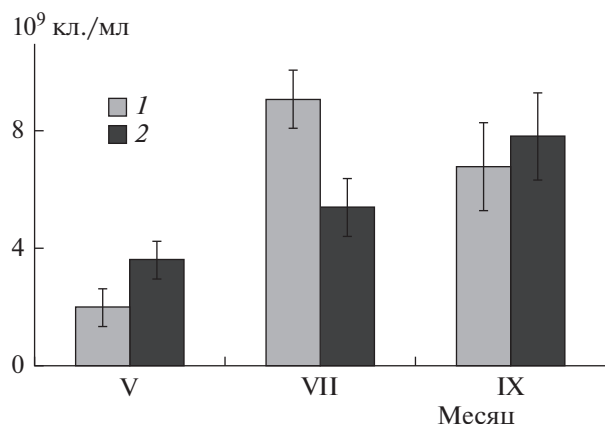
**Донные отложения.** На основе гранулометрического анализа (Шерышева, Ракитина, 2015) в оз. Кандры-Куль выявлено четыре морфотипа (разновидностей основных типов) донных отложений (табл. 1): 1 – пески, 2 – песчаные и макрофитные илы, 3 – макрофитные илы и илы с дрейссеной, 4 – тонкодисперсные серые и черные илы. Морфотип 1 включает серые и охристые мелкозернистые и глинистые пески разной плотности с дрейссеной и ракушей, распространенные на северном и северо-западном побережьях озера. Морфотип 2 представлен гетерогенными песчанистыми и макрофитными илами, которые содержат фрагменты разложившейся водной растительности, грубый детрит, осколки ракушки и формируются на западном, северо-западном и восточном мелководьях в зарослях макрофитов. В состав морфотипа 3 включены мелкоалевритовые серые илы с дрейссеной и фрагментами растительности, которые распространены в основном в открытой литорали и пелагиали. Морфотип 3 дополняют локальные участки с массовым развитием дрейссены, сероводородный ил, газированные илы с запахом ацетилена или с гнилостным запахом на западном и восточном побережьях. Морфотип 4 представлен однородными тонкодисперсными профундальными, сублиторальными черными и серыми илами, а также трансформиру-

**Таблица 1.** Средние значения численности ( $N \times 10^9$  кл./мл влажного грунта) и биомассы ( $B$ , мкг/мл) бактерий в морфотипах донных отложений оз. Кандры-Куль в мае–сентябре 2012 г.

| Станция                                                   | $H$ , м | Биотоп                                                                                    | Тип донных отложений                                         | $N$                               | $B$                               |
|-----------------------------------------------------------|---------|-------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| <b>Морфотип 1. Пески</b>                                  |         |                                                                                           |                                                              | <b><math>2.6 \pm 0.4^*</math></b> | <b><math>241 \pm 42^*</math></b>  |
| 5                                                         | 2.4     | Открытая литораль, дно покрыто пузырьчаткой                                               | Темно-серый мелкозернистый песок                             | $2.8 \pm 0.2$                     | $226 \pm 25$                      |
| 5A                                                        | 2.4     | Открытая литораль, участок сельскохозяйственного стока                                    | Серый мелкозернистый песок с дрейссеной                      | $2.7 \pm 0.7$                     | $226 \pm 77$                      |
| 8                                                         | 2.1     | Открытая литораль с зарослями хары на дне                                                 | Серый глинистый мелкий песок с запахом ацетилена             | $3.2 \pm 0.6$                     | $287 \pm 89$                      |
| 17                                                        | 2.1     | Открытая литораль, вегетируют роголистник и водяная сосенка                               | Темно-серый мелкозернистый песок с ракушей                   | 1.82                              | 142                               |
| 16A                                                       | 0.5     | Прибрежье, заросли тростника                                                              | Плотный охристый мелкозернистый песок                        | $2.4 \pm 0.9$                     | $239 \pm 119$                     |
| 17A                                                       | 1.0     | Прибрежье, заросли тростника                                                              | Серый мелкозернистый песок с дрейссеной                      | 2.82                              | 286                               |
| <b>Морфотип 2. Песчанистые и макрофитные илы</b>          |         |                                                                                           |                                                              | <b><math>4.7 \pm 1.0^*</math></b> | <b><math>570 \pm 122^*</math></b> |
| 10                                                        | 2.2     | Открытая литораль, на дне — заросли урути, пузырьчатки, нитчатки, дрейссена               | Макрофитный алевритовый ил                                   | $4.7 \pm 2.1$                     | $598 \pm 282$                     |
| 10 A                                                      | 1.5     | Литораль, заросли тростника, водяной сосенки, рдеста, роголистника                        | Темно-серый песчанистый ил с фрагментами макрофитов          | $4.8 \pm 3.9$                     | $529 \pm 414$                     |
| 11                                                        | 2.4     | Открытая литораль, на дне — заросли водяной сосенки, ракуша                               | Серый мелкопесчанистый ил с полужидким наилом зеленого цвета | $5.1 \pm 0.3$                     | $623 \pm 95$                      |
| 13                                                        | 2.1     | Открытая литораль, на дне заросли хары                                                    | Серый мелкопесчанистый ил с фрагментами хары                 | 2.6                               | 342                               |
| <b>Морфотип 3. Мелкоалевритовые илы, илы с дрейссеной</b> |         |                                                                                           |                                                              | <b><math>5.5 \pm 0.6^*</math></b> | <b><math>589 \pm 99^*</math></b>  |
| 4                                                         | 8       | Пелагиаль                                                                                 | Серый алевритовый ил                                         | $5.7 \pm 1.6$                     | $553 \pm 173$                     |
| 6                                                         | 3       | Открытая литораль, на дне остатки макрофитов, дрейссена                                   | Темно-серый мелкоалевритовый ил с дрейссеной                 | $5.7 \pm 1.9$                     | $522 \pm 243$                     |
| 7                                                         | 9.2     | Пелагиаль, на дне массовое развитие дрейссены                                             | Серый ил с дрейссеной                                        | $5.1 \pm 1.1$                     | $507 \pm 91$                      |
| 9                                                         | 1.9     | Открытая литораль, заросли хары, рогоза, нитчатки; в июле обильно развивается пузырьчатка | Серый пелитово-алевритовый газирующий ил с запахом ацетилена | $5.9 \pm 1.6$                     | $763 \pm 323$                     |
| 13A                                                       | 0.8     | Мелководье, заросли тростника, дно покрыто дрейссеной                                     | Серый ил с дрейссеной, (“дрейсеновый” ил)                    | $4.1 \pm 0.6$                     | $475 \pm 33$                      |
| 14                                                        | 2.2     | Открытая литораль, на дне — заросли хары, дрейссена                                       | Серый ил с гнилостным запахом                                | $4.9 \pm 3.1$                     | $658 \pm 374$                     |
| <b>Морфотип 4. Тонкодисперсные серые и черные илы</b>     |         |                                                                                           |                                                              | <b><math>7.6 \pm 1.2^*</math></b> | <b><math>732 \pm 143^*</math></b> |
| 1                                                         | 2.3     | Открытая литораль, подводные заросли рдеста                                               | Черный блестящий мелкоалевритовый ил                         | $7.2 \pm 4.5$                     | $568 \pm 345$                     |
| 2                                                         | 8.8     | Открытая литораль                                                                         | Черный ил с дрейссеной                                       | $6.5 \pm 2.5$                     | $658 \pm 278$                     |
| 3                                                         | 15      | Пелагиаль, центральная часть озера                                                        | Серые и черные маслянистые илы                               | $7.4 \pm 2.6$                     | $733 \pm 291$                     |
| 12                                                        | 2.6     | Открытая литораль, на дне вегетирует водяная сосенка                                      | Черный сероводородный ил                                     | $7.2 \pm 5.3$                     | $615 \pm 563$                     |
| 12A                                                       | 1.8     | Литораль, заросли водяной сосенки                                                         | Черный ил                                                    | 11.8                              | 1200                              |
| 15                                                        | 7.7     | Пелагиаль                                                                                 | Серый ил с фрагментами дрейссены                             | $7.4 \pm 1.5$                     | $707 \pm 150$                     |
| 16                                                        | 2.8     | Открытая литораль, погруженная водная растительность                                      | Черный пелитовый ил (в сентябре), песчанистый ил (в мае)     | $8.3 \pm 2.7$                     | $1279 \pm 405$                    |

Примечание.  $H$  — глубина, м; “ $\pm$ ” — доверительный интервал. Буквой “A” обозначены дополнительные станции (рис. 1);

\* — средние значения количественных показателей для разных морфотипов илов.



**Рис. 2.** Сезонные изменения ОЧБ в глубоководной зоне (1) и на мелководье (2) оз. Кандры-Куль в 2012 г. Вертикальные линии на столбцах показывают доверительный интервал.

ющимися литоральными илами (илами, которые в течение вегетативного сезона обогащаются иловыми фракциями и существенно меняют свою структуру).

**Количественные показатели бактериобентоса.** За исследованный период с мая по сентябрь ОЧБ в донных отложениях озера изменялась от  $1.2 \times 10^9$  до  $11.8 \times 10^9$  кл./мл влажного грунта, биомасса — от 106 до 1279 мкг/мл грунта. Наибольшие значения ОЧБ и биомассы бактерий зарегистрированы в черных илах с погруженной водной растительностью: ст. 1 —  $11.1 \times 10^9$  кл./мл и 856 мкг/мл, ст. 12А —  $11.8 \times 10^9$  кл./мл и 1200 мкг/мл, ст. 16 —  $9.7 \times 10^9$  кл./мл и 1279 мкг/мл соответственно. Минимальные значения ОЧБ и биомассы бактерий отмечены в песчанистых отложениях в зарослях тростника: ст. 16А —  $1.2 \times 10^9$  кл./мл и 106 мкг/мл, ст. 17А —  $2.62 \times 10^9$  кл./мл и 286 мкг/мл соответственно.

В донных отложениях морфотипа 1 средняя ОЧБ была  $2.6 \times 10^9 \pm 0.4 \times 10^9$  кл./мл, средняя биомасса —  $241 \pm 42$  мкг/мл, морфотипа 2 —  $4.0 \times 10^9 \pm 1.0 \times 10^9$  кл./мл и  $570 \pm 122$  мкг/мл, морфотипа 3 —  $5.5 \times 10^9 \pm 0.6 \times 10^9$  кл./мл и  $589 \pm 99$  мкг/мл, морфотипа 4 —  $7.6 \times 10^9 \pm 1.2 \times 10^9$  кл./мл и  $732 \pm 143$  мкг/мл соответственно (табл. 1). Средняя общая численность бактериобентоса по озеру за период исследования достигала  $5.3 \times 10^9 \pm 0.6 \times 10^9$  кл./мл, средняя биомасса —  $549 \pm 72$  мкг/мл.

Выявлено резкое увеличение численности и биомассы бактерий летом в районе спасательной станции на пляже (ст. 1, 2) и на северном побережье в близости от автомагистрали и сельскохозяйственных стоков (ст. 5) — на участках интенсивной антропогенной нагрузки и рекреации.

**Сезонное развитие бактериобентоса.** Среднестатистические показатели сезонного развития бактериобентоса в донных отложениях разного типа, приуроченных к различным биотопам озера, представлены в табл. 2. В мае минимальную ОЧБ ( $2.0 \times 10^9$ – $3.3 \times 10^9$  кл./мл) отмечали в песках северного побережья озера, где регистрировали минимальные значения содержания ОВ — 2–4% (Шерышева, Ракитина, 2015). Плотность бактериобентоса увеличивалась от периферии к центральной части водоема, т.е. от литоральных илов ( $3.1 \times 10^9$  кл./мл влажного грунта) к тонкодисперсным профундальным илам ( $6.1 \times 10^9$  кл./мл). В июле вектор увеличения численности бактерий перемещался в направлении от северо-восточных участков и от профундали к юго-западному побережью, достигая максимальных значений в литоральных илах и в заросшем макрофитами мелководье ( $3.7 \times 10^9$ – $11.1 \times 10^9$  кл./мл), где регистрировали наибольшие значения ОВ в илах — 17–21% (Шерышева, Ракитина, 2015). В сентябре максимальную численность бактериобентоса ( $5.5 \times 10^9$ – $8.5 \times 10^9$  кл./мл) наблюдали локально на западном мелководье в зарослях высшей водной растительности. В целом по озеру в сезонном (с мая по сентябрь) развитии бактериобентоса отмечена тенденция увеличения численности и биомассы бактерий (табл. 2).

В глубоководных гомогенных серых и черных илах максимум численности бактерий зарегистрирован в июле с последующим его снижением в сентябре (рис. 2). На мелководьях в гетерогенных илах: макрофитных, трансформирующихся, черных сероводородных илах и в илах с дрейссеной максимум численности бактерий отмечен в сентябре. При микроскопическом анализе илов, отобранных в зарослях водной растительности в сентябре, обнаружено большое количество растительного и зоопланктонного детрита, обогащающего илы ОВ. Характер сезонных изменений биомассы бактерий в целом повторял характер сезонного развития численности бактериобентосных сообществ.

Сезонный коэффициент варьирования численности бактерий (Савичев и др., 2008), определенный за период с мая по сентябрь, в профундальных тонкодисперсных илах был наименьшим — 0.7–1.9. Максимальные его значения характерны для открытой литорали с глубинами до 2–3 м и для зарослей макрофитов — 1.1–3.6. В песках этот показатель находился в пределах 1.1–1.2.

**Морфологическая структура** бактериобентоса представлена различными по форме группами: кокками, коккобациллами, палочками, нитевидными клетками различной длины, реже — стебельковыми формами и спиралями. С мая по сентябрь средняя доля палочковидных бактерий в ОЧБ достигала  $73.9 \pm 3.4\%$ , коккобацилл —  $22.1 \pm 2.9\%$ ,

**Таблица 2.** Средние показатели сезонного количественного развития бактериобентоса в разных морфотипах донных отложений оз. Кандры-Куль в мае–сентябре 2012 г.

| Участок                         | Морфотип донных отложений                                        | Май                        | Июль                        | Сентябрь                   |
|---------------------------------|------------------------------------------------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|
| <b>Морфотип 1</b>               |                                                                  |                            |                             |                            |
| Северное побережье              | Серые пески, глинистые пески, пески с дрейссеной, охристые пески | $3.1 \pm 0.4$<br>247 ± 60  | $2.6 \pm 0.8$<br>224 ± 97   | $2.8 \pm 0.2$<br>241 ± 51  |
| <b>Морфотип 2</b>               |                                                                  |                            |                             |                            |
| Восточное побережье, мелководье | Песчанистые илы, макрофитные, гетерогенные илы                   | $4.2 \pm 0.6$<br>465 ± 94  | $5.2 \pm 1.7$<br>767 ± 285  | $6.4 \pm 0.9$<br>753 ± 148 |
| Западное побережье, мелководье  | Серые илы с дрейссеной, черные песчанистые илы                   | $3.1 \pm 0.5$<br>407 ± 117 | $5.3 \pm 0.2$<br>786 ± 185  | $9.69$<br>1279             |
| <b>Морфотип 3</b>               |                                                                  |                            |                             |                            |
| Южный берег, открытая литораль  | Серые, черные пелитовые и алевроитовые илы                       | $3.7 \pm 1.6$<br>285 ± 46  | $9.12 \pm 2.7$<br>786 ± 185 | $7.2 \pm 0.2$<br>645 ± 87  |
| <b>Морфотип 4</b>               |                                                                  |                            |                             |                            |
| Профундаль, сублитораль         | Серые и черные тонкодисперсные маслянистые илы                   | $5.0 \pm 0.6$<br>460 ± 59  | $8.0 \pm 1.2$<br>750 ± 130  | $7.2 \pm 0.2$<br>645 ± 87  |
|                                 | По всему озеру                                                   | $4.0 \pm 0.4$<br>381 ± 54  | $5.8 \pm 1.3$<br>612 ± 131  | $5.7 \pm 0.9$<br>623 ± 130 |

Примечание. Над чертой — ОЧБ,  $10^9$  кл./мл; под чертой — биомасса бактерий, мкг/мл влажного грунта; “±” — доверительный интервал.

кокков —  $3.1 \pm 0.5\%$ , нитевидных бактерий (в зависимости от биотопа и месяца отбора проб) —  $1.0 \pm 0.7\%$ .

В сезонном развитии морфологической структуры происходило увеличение доли палочек с  $65.9 \pm 6.8\%$  в мае до  $80.7 \pm 7.0\%$  в сентябре за счет уменьшения количества кокков и коккобацилл. Вклад кокков снижался от  $4.3 \pm 1.1\%$  до  $2.4 \pm 1.4\%$ , коккобацилл — от  $26.5 \pm 6.4\%$  до  $15.1 \pm 4.4\%$ . Доля нитевидных клеток была в мае  $1.3 \pm 1.21\%$ , в июле —  $0.4 \pm 0.25\%$ , в сентябре —  $1.8 \pm 2.4\%$ .

В разновидностях грунтов обнаружены особенности в морфологическом составе бактериобентоса. Так, в песках в течение всего сезона преобладали палочки —  $82.4 \pm 7.6\%$ , при этом в мелкозернистых песках (ст. 5) в сентябре зарегистрировано ~100%-ное доминирование палочковидных форм бактерий. В профундальных тонкодисперсных илах при доминировании палочковидных форм ( $70.4 \pm 10.7\%$ ) отмечен минимальный вклад ( $0.3 \pm$

$\pm 0.2\%$ ) нитевидных клеток в ОЧБ или даже их отсутствие (ст. 3 в мае).

В разнотипных илах восточного, южного и западного мелководий зарегистрирован наибольший вклад коккобацилл —  $33.0 \pm 3.2\%$ , максимальное развитие которых наблюдали в мае. В зарослях прибрежно-водной растительности активно развивались кокковые формы, достигая  $6.2 \pm 0.4\%$  ОЧБ. В илах с активными деструкционными процессами (ст. 2, 9, 16) регистрировали максимальный вклад кокков — 6–11% ОЧБ. В газифицируемых илах с резким запахом ацетилена (ст. 8, 9) и в черных илах с сапропелем (ст. 2) отмечена наибольшая доля нитевидных клеток — 7–9%. В трансформирующихся илах (ст. 16) доля нитевидного бактериобентоса увеличилась от 0.2 в мае до 22% в сентябре. Морфологическая структура бактериобентоса на исследованных станциях показана на рис. 3. Получены положительные корреляции (при  $p < 0.05$ ) численности кокков и коккобацилл с алевроитопелитовой фракцией ( $r = 0.74$  и  $r = 0.65$  соответ-

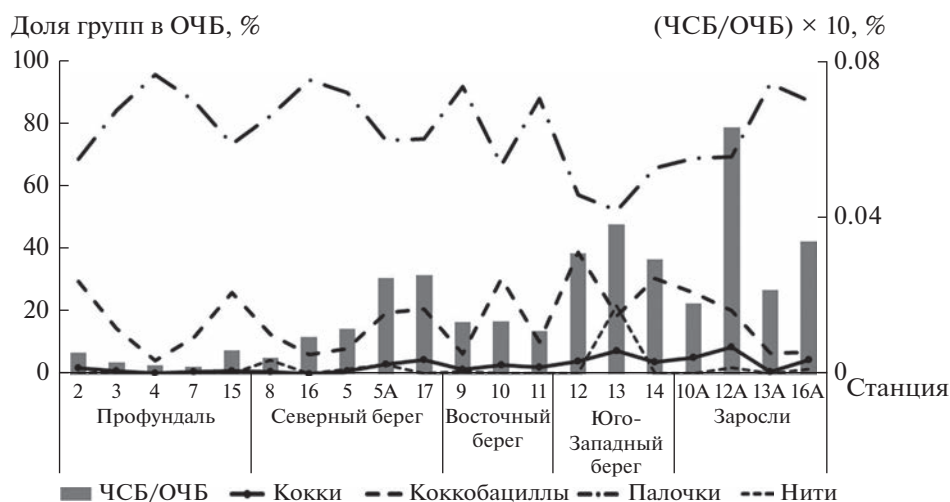


Рис. 3. Показатель ЧСБ/ОЧБ и морфологическая структура бактериобентоса в июле 2012 г. в донных отложениях оз. Кандры-Куль.

ственно), а также палочек ( $r = 0.53$ ) и нитевидных клеток ( $r = 0.54$ ) с мелкозернистой песчанистой фракцией механического состава грунтов.

Показатель ЧСБ/ОЧБ на различных биотопах изменялся от 0.002 до 0.063. Максимальные значения ЧСБ/ОЧБ (0.029–0.063) обнаружены на мелководьях с погруженной водной растительностью (ст. 12–14) и в зарослях прибрежно-водных макрофитов (ст. 12А, 16А). Наименьшие значения ЧСБ/ОЧБ (0.002–0.005) характерны для профундальных илов (ст. 2, 3, 4, 7, 15). Увеличение доли кокковых форм бактерий сопровождалось повышением значений ЧСБ/ОЧБ (рис. 3). Получены достоверные корреляционные связи между долей кокков ОЧБ и показателем ЧСБ/ОЧБ ( $r = 0.89$ ,  $p < 0.05$ ).

**В размерной структуре** бактериобентоса доминировали клетки двух размерных классов 0.2–1 и >1–2 мкм. Их доля в ОЧБ в среднем по озеру достигала  $56.6 \pm 6.7$  и  $41.1 \pm 6.1\%$  соответственно. При этом максимальная доля (до 90%) была у клеток с линейными размерами 0.2–1 мкм в илах, обогащенных ОВ (ст. 2, 9, 16). В зарослях не обнаружены нитевидные клетки длиной >5 мкм. С увеличением длины крупных клеток размерных классов 2–5, >5–10 и >10 мкм снижался их вклад в ОЧБ:  $2.1 \pm 1.2$ ,  $0.2 \pm 0.1$ ,  $0.09 \pm 0.08\%$  соответственно.

Средний объем клеток бактериобентоса по озеру за весь период исследования составил  $0.18 \pm 0.008$  мкм<sup>3</sup>. Наиболее многочисленными были бактериальные клетки объемами 0.11–0.5 мкм<sup>3</sup>. Доля мелких клеток размерных классов 0.01–0.05 и >0.05–0.1 мкм<sup>3</sup> была  $25.1 \pm 7.9$  и  $29.5 \pm 4.8\%$  ОЧБ соответственно. На средние и крупные палочки (0.1–0.5 мкм<sup>3</sup>) приходилось в среднем  $42.3 \pm 7.7\%$  ОЧБ. Объемы нитевидных клеток варьировали от

0.2 до 3 мкм<sup>3</sup>. В мае объемы клеток были 0.01–5.31 мкм<sup>3</sup> (в среднем  $1.19 \pm 0.01$  мкм<sup>3</sup>), в июле – 0.01–6.31 мкм<sup>3</sup> ( $0.18 \pm 0.02$  мкм<sup>3</sup>), в сентябре 0.01–5.73 мкм<sup>3</sup> ( $0.16 \pm 0.01$  мкм<sup>3</sup>).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многообразие донных отложений в разнотипных внутренних водоемах и существенные различия физико-химических условий обуславливают значительные колебания в них численности бактериобентоса (Дзюбан, 2010; Zhang et al., 2019; Гаретова и др., 2020). В оз. Кандры-Куль необычайное разнообразие морфотипов донных отложений обуславливает значительную неравномерность пространственно-сезонного развития количественных, морфологических и размерных показателей бактериобентосного сообществ в пределах одной озерной экосистемы. При этом подтверждается известная закономерность – повышение плотности бактерий с увеличением доли тонкодисперсных частиц в механическом составе грунта. Так, численность и биомасса бактерий закономерно возрастали в ряду морфотипов: пески – песчанистые и макрофитные илы – мелкоалевритовые илы и илы с дрейссеной – тонкодисперсные серые и черные илы. На основе анализа сезонных коэффициентов варьирования численности бактерий следует вывод, что бактериобентосные сообщества профундальных тонкодисперсных илов более стабильны по сравнению с гетерогенными илами и песками мелководья. Стабильность глубоководных бактериоценозов обусловлена рядом факторов: однородной структурой илов, более равномерным, по сравнению с прибрежьем, поступлением ОВ в глубоководные илы, темпера-

турным и гидрологическим режимами (Sala, Güde, 2006; Савичев и др., 2008; Дзюбан, 2010).

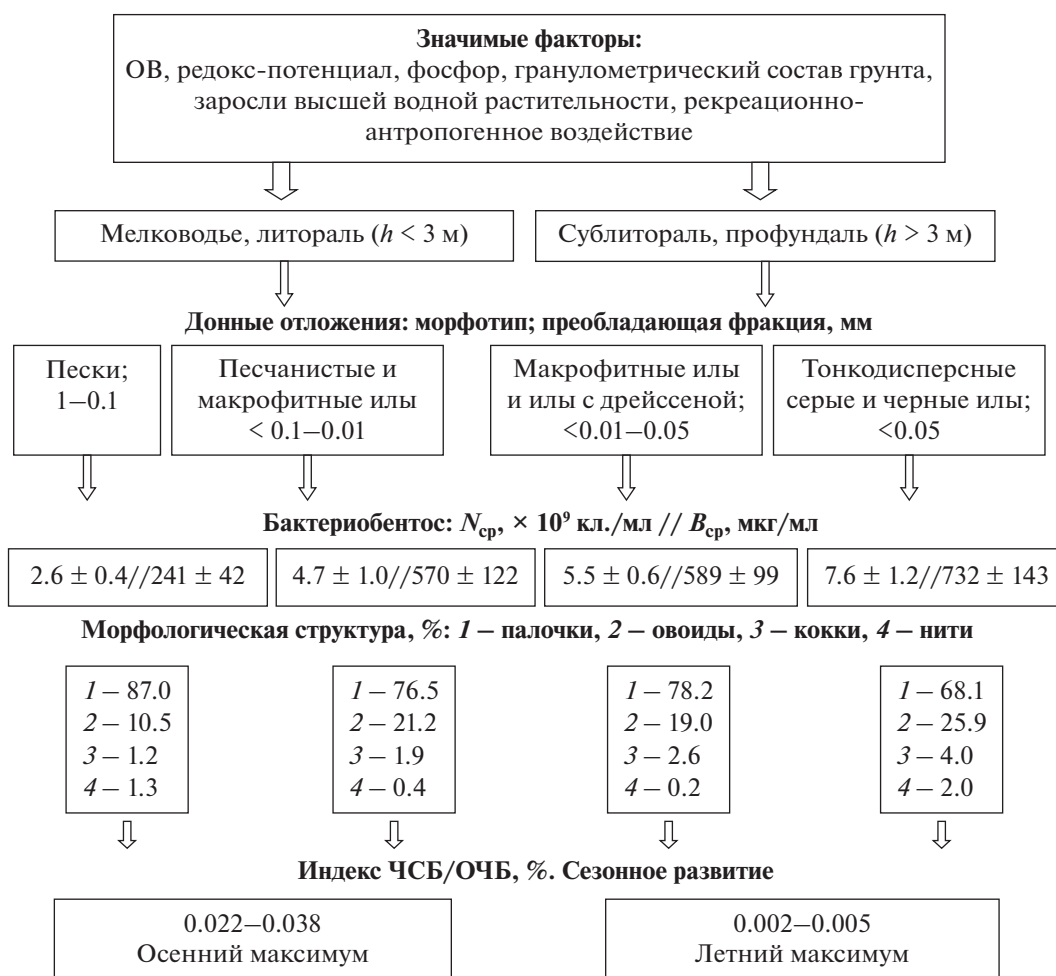
Проведенный нами ранее корреляционный анализ выявил значимые факторы, участвующие в пространственно-временном распределении бактериобентоса по донному ложу оз. Кандры-Куль (Жариков и др., 2018). К ним относятся содержание ОВ, определенного по потерям при прокаливании, содержание минерального и общего фосфора, доля пелитовых фракций размером  $<0.005$  мм. Редокс – потенциал ( $rH_2$ ) обратно коррелирует с содержанием органического вещества в глубоководных тонкодисперсных серых илах ( $r = -0.88$ ) и в газифицируемых илах ( $r = -0.92$ ), что свидетельствует об активном развитии анаэробной микрофлоры, за счет которой, по-видимому, образуются летние пики численности в сезонном развитии бактериобентоса. Значимым средообразующим фактором следует считать развитие плотных зарослей воздушно-водных и погруженных макрофитов, которые покрывают большую часть литоральной зоны озера до глубины 3–5 м. При отмирании основная часть растительности аккумулируется донными осадками и разлагается, поставляя в них ОВ и биогенные элементы, что способствует локальному образованию сероводородного ила (ст. 12).

В характере сезонных изменений численности и биомассы бактериобентоса обнаружены две биотопические разновидности. Первая имеет летний пик развития бактерий с последующим снижением к осени и формируется в глубоководных профундальных и литоральных илах на глубинах  $>3$  м, для которых характерна гомогенная структура с преобладанием пелитовых фракций. Вторая разновидность сезонного развития бактерий отличается отсутствием летнего пика и максимальными значениями численности и биомассы осенью, отмечена для гетерогенных илов зарослей и мелководной с глубинами  $\leq 3$  м. Аналогичный характер сезонной динамики бактерий обнаружен в грунтах сублиторали и профунда оз. Плещеево (Дзюбан, 2010). Сезонная динамика бактерий регулируется в основном поступлением лабильного ОВ, сезонными колебаниями редокс-потенциала и температуры (Дулов, 2002; Дзюбан, 2010). На основании исследований, проведенных указанными авторами, и полученных нами корреляций, следует, что в профундальных илах летние пики обусловлены в значительной степени поступлением в глубоководные участки ОВ и фосфора, низкими значениями редокс-потенциала, тонкодисперсностью илов, развитием анаэробной микрофлоры. На мелководных и в зарослях макрофитов осенние максимумы количественного развития бактерий вызваны, в основном, интенсивным поступлением в грунты лабильного ОВ в результате массового осеннего распада водной растительности и разложения микроорганизмами мортмассы рас-

тений. Микроорганизмы мелководной активно используют продукцию альгоперифитона и обладают более высокой метаболической активностью (Sala, Güde, 2006; Рыбакова, 2010; Румянцева, 2013). Другим фактором служит изменение механической структуры грунтов на мелководных – накопление тонкодисперсных алевритопелитовых фракций к осени в результате сезонной седиментации детрита различного генезиса.

Форма бактериальных клеток рассматривается как физиологическая адаптация организма к выживанию и получению питательных ресурсов (Young, 2006). Пространственное распределение клеточных форм бактериобентоса характеризовалось ярко выраженной неравномерностью, обусловленной механической структурой грунтов и обеспеченностью ОВ. Соотношение между формами бактериальных клеток менялось на различных биотопах озера в разные месяцы, но в целом для озера характерно преобладание палочковидных клеток. Доминирование палочковых форм во всех морфотипах донных отложений озера объясняется их высокой степенью “морфологической пластичности”, а также свойством данной формы увеличивать отношение поверхности клетки к объему, что делает палочковидную форму наиболее конкурентно способной (Young, 2006). Выявлены некоторые особенности морфологической композиции бактериобентоса в разнотипных грунтах озера. Так, палочковидные формы наиболее многочисленно представлены в песчаных отложениях и в тонкодетритных профундальных илах. Нитевидные бактерии предпочитают песчаное дно и макрофитные илы. Кокковые бактериальные формы в большей степени приурочены к прибрежной береговой полосе озера, испытывающей высокую антропогенную нагрузку, и особенно к зарослевым биотопам, где илы обогащены растительным детритом. Значимый фактор в территориальном распределении кокков и коккобацилл – содержание алевритовой и пелитовой фракций в илах. Максимальные численности кокков зарегистрированы в илах с наибольшими концентрациями ОВ. Обнаруженную топическую особенность кокков можно объяснить свойством клетки образовывать сферическую форму при высоких концентрациях питательных веществ (Young, 2006). Показатель ЧСБ/ОЧБ, используемый нами как индикатор загрязнения биотопа легкоокисляемым ОВ, свидетельствует о приуроченности кокков к мелководью. На основании полученных показателей ЧСБ/ОЧБ и общей численности бактерий, в соответствии со шкалой экологических модификаций (Дзюбан и др., 2005) и с соотношением типов грунтов к трофическому состоянию водоема (Сигарева и др., 2021), озеро Кандры-Куль имеет мезотрофный статус.

В размерной структуре донного бактериально-го сообщества наиболее многочисленны мелкие и



**Рис. 4.** Механизм формирования количественно-морфологической структуры и сезонного развития бактериобентоса в гетерогенных донных отложениях оз. Кандры-Куль:  $h$  – глубина;  $N_{\text{ср}}$ ,  $B_{\text{ср}}$  – средние значения численности и биомассы бактерий по морфотипам донных отложений озера.

средние клетки  $< 2$  мкм. Вклад в ОЧБ численность бактерий размерных классов  $> 2$  мкм снижается.

В целом, механизм развития бактериобентоса в экосистеме оз. Кандры-Куль можно представить схемой, данной на рис. 4.

**Выводы.** В результате проведенного исследования выявлен ряд причинно-следственных аспектов формирования бактериобентоса в донных отложениях разного типа оз. Кандры-Куль. Количественная структура и сезонное развитие бактериобентоса регулируются дисперсностью донных отложений, редокс-потенциалом, содержанием ОВ, фосфора. Особенность сезонного развития – образование летнего и осеннего максимумов численности и биомассы глубоководного и мелководного бактериальных сообществ. Существенными факторами формирования размерно-морфологической структуры бактериобентоса выступают гетерогенность донных отложений, биотопическая приуро-

ченность и антропогенное воздействие. Для прибрежных гетерогенных илов характерна пространственно-временная изменчивость соотношения морфологических групп бактерий, для профундальных тонкодисперсных илов – более стабильная морфологическая структура бактериобентоса. При повышении процентного содержания сапрофитов в общей численности бактериобентоса увеличивается доля кокков. С позиции причинно-следственной организации количественное развитие и размерно-морфологическую структуру бактериального сообщества можно рассматривать как адаптационную жизненную стратегию в условиях гетерогенности донных отложений экосистемы оз. Кандры-Куль.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны администрации и сотрудникам Природного парка “Кандры-Куль” за помощь в орга-

низации и проведении полевых работ, сотрудникам Института экологии Волжского бассейна РАН филиала Самарского научного центра РАН Т.А. Ракитиной и Л.П. Поветкиной за участие в обработке проб.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания по теме № 122032500063-0 и при частичной финансовой поддержке Природного парка “Кандры-Куль” (договор № 01/12 от 01.12.2011 г. и № 08/12 от 20.12.2011 г.).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева М.Г., Буторова Л.Е., Любин П.А. 2017. Бактериопланктон и бактериобентос озера Большое Голубое (Татарстан) // Устойчивое развитие регионов: опыт, проблемы, перспективы. Казань: Академия наук республики Татарстан. С. 3.
- Бардан С.И. 2013. Размерная структура и морфологический состав зимнего бактериопланктона Печорского моря и условия формирования // Микробиология. Т. 82. № 6. С. 741.
- Гальченко В.Ф. 2001. Метанотрофные бактерии. Москва: ГЕОС.
- Гаретова Л.А., Фишер Н.К., Климин М.А. 2020. Источники органического вещества в донных отложениях эстуариев малых рек бассейна Татарского пролива // Биология внутр. вод. № 3. С. 211.  
<https://doi.org/10.31857/S032096522003005>
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. 2005. Микробиологические процессы в донных отложениях Рыбинского водохранилища и озера Плещеево как факторы формирования качества водной среды // Гидробиол. журн. Т. 41. № 4. С. 82.
- Дзюбан А.Н. 2010. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Ярославль: Принтхаус.
- Дулов Л.Е. 2002. Сезонные изменения бактериальных процессов разложения органических веществ в литоральных осадках евтрофного озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 24 с.
- Жариков В.В., Горбунов М.Ю., Уманская М.В. и др. 2018. Современное состояние экосистемы озера Кандры-Куль. Тольятти: Анна.
- Косолапов Д.Б., Крылова И.Н., Копылов А.И. 2005. Распределение и активность бактериобентоса в водохранилищах Верхней Волги // Вод. ресурсы. Т. 32. № 4. С. 489.
- Морозова О.В., Токинова Р.П., Любарский Д.С. 2022. Микробные сообщества воды и донных отложений озера Большое Голубое (Республика Татарстан) // Рос. журн. прикладной экологии. № 3 (31). С. 12.  
<https://doi.org/10.24852/2411-7374.2022.3.13.20>
- Мулдашев А.А., Позднякова Э.П., Едренкина Л.А. 2016. Реестр особо охраняемых природных территорий республиканского значения. Уфа: Белая река.
- Нетрусов А.И., Егорова М.А., Захарчук Л.М. 2005. Практикум по микробиологии. М.: Издат. центр “Академия”.
- Румянцева Е.В., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Кулаков Д.В. 2013. Динамика планктонных микроорганизмов и вирусов в литорали Рыбинского водохранилища: влияние поселений птиц // Биология внутр. вод. № 4. С. 21.  
<https://doi.org/10.7868/S0320965213040141>
- Рыбакова И.В. 2010. Численность, биомасса и активность бактерий в воде зарослей и обрастаний высших водных растений // Биология внутр. вод. № 4. С. 15.  
<https://doi.org/10.31857/S0321-059646135-42>
- Савичев А.С., Русанов И.И., Захарова Е.Е. и др. 2008. Микробные процессы циклов углерода и серы в Белом море // Микробиология. Т. 77. № 6. С. 823.
- Семенов А.М. 2004. Люминесцентно-микроскопические методы исследования в микробной экологии // Экология микроорганизмов. М.: Издат. центр “Академия”. С. 240.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Ложкина Р.А. 2021. Современное трофическое состояние бентали Иваньковского и Угличского водохранилищ по содержанию осадочных пигментов // Биология внутр. вод. № 2. С. 151.  
<https://doi.org/S0320965221020145>
- Шерышева Н.Г., Ракитина Т.А. 2015. Состояние донных отложений озера Кандры-Куль (Республика Башкортостан) в 2010 и 2012 гг. // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 17. № 4(5). С. 962.
- Sala M.M., Güde H. 2006. Seasonal dynamics of pelagic and benthic (littoral and profundal) bacterial abundances and activities in a deep prealpine lake (L. Constance) // Arch. Hydrobiol. V. 167. № 1–4. P. 351.  
<https://doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0167-0351>
- Rylkova O.A., Gulin S.B., Pimenov N.V. 2019. Determination of the total microbial abundance in black sea bottom sediments using flow cytometry // Microbiology. V. 88. № 6. P. 700.
- Young K.D. 2006. The Selective Value of Bacterial Shape // Microbiol. Mol. Biol. Rev. V. 70. № 3. P. 660.  
<https://doi.org/10.1128/MMBR.00001-06>
- Zhang M., Wu Z., Sun Q., Ding Y. et al. 2019. The spatial and seasonal variations of bacterial community structure and influencing factors in river sediments // J. Environ. Management. V. 248. P. 109293.  
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109293>

## **Influence of Heterogeneity of Bottom Sediments on the Formation of Bacteriobenthos in the Lake of Southern Urals**

**N. G. Sherysheva<sup>1, 2, \*</sup> and I. V. Reznikova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Samara Federal Research Scientific Center Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of Volga River Basin Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia*

<sup>2</sup>*Togliatti State University, Togliatti, Russia*

*\*e-mail: sappfir-sherry@yandex.ru*

For the first time general quantitative (number, biomass) and structural (morphological, dimensional) indicators of bacteriobenthos in different morphotypes of bottom sediments of the lake Kandry-Kul (Republic of Bashkortostan) were determined. The total number of bacteria was  $1.8\text{--}11.8 \times 10^9$  cl./ml, and the biomass was 106–1344 mcg/mL. Two types of seasonal dynamics of abundance and biomass of deep-water and coastal bacteriobenthic communities were identified. The influence of heterogeneity of bottom sediments on quantitative indicators and morphological structure of lake bacteriobenthos is considered. The increase in pelitic and aleritic fractions in the mechanical composition of silts contributes to an increase in the total number of bacteria and the restructuring of the morphological structure of bacteriobenthos towards an increase in the number of coccous forms. The proportion of cocci increases with an increase in the percentage of saprophytes in the total number of bacteria.

**Keywords:** bacteriobenthos, number, biomass, size-morphological structure, seasonal dynamics, morphotypes of bottom sediments

## РОД *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ, ТОЛЕРАНТНОСТЬ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

© 2023 г. А. Н. Ефремов<sup>a, \*</sup>, Б. Ф. Свириденко<sup>b</sup>, Чжи Чжун Ли<sup>c</sup>, А. Местерхази<sup>d</sup>,  
Э. Нгансон Чатчуанг<sup>e</sup>, Ц. Тома<sup>f</sup>, В. С. Гришина<sup>b</sup>, Ю. А. Мурашко<sup>g</sup>

<sup>a</sup>Научный центр фундаментальных и прикладных проблем биоэкологии и биотехнологии Ульяновского государственного педагогического университета, Ульяновск, Россия

<sup>b</sup>Омский государственный педагогический университет, Омск, Россия

<sup>c</sup>Ключевая лаборатория водной ботаники и экологии водоразделов, Уханьский ботанический сад Китайской академии наук, Ухань, Китай

<sup>d</sup>Национальный парк Хортобадь, Дебрецен, Венгрия

<sup>e</sup>Национальный гербарий Камеруна Института сельскохозяйственных исследований, Яунде, Камерун

<sup>f</sup>Независимый исследователь, Катовице, Польша

<sup>g</sup>Сургутский государственный университет, Сургут, Россия

\*e-mail: stratiotes@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.

После доработки 28.10.2022 г.

Принята к публикации 31.10.2022 г.

Род *Hydrocharis* L. объединяет свободноплавающие, изредка укореняющиеся облигатные плейстофиты и укореняющийся гидрогеллофит, являющиеся эдификаторами и субэдификаторами в сообществах пресноводной растительности. Насколько экологически сходны близкородственные виды? Установлено, что *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer. и *H. morsus-ranae* L. — условно-пресноводные алкалофильные мезоевтрофные, орто-, мезоаллювиофильные детрито-, псаммопелофилы. Экологически обособлен *H. chevalieri* (De Wild.) — пресноводный ацидо-нейтрофильный мезо-, мезоевтрофный, орто-мезоаллювиофильный индифферентный к механическому составу донных отложений вид. Ценокомплекс *H. chevalieri* отличается обилием геллофитных группировок, в составе ценокомплекса двух других видов ключевое значение играют гидатофитные и плейстофитные группировки. Сообщества с участием видов рода *Hydrocharis* характеризуются простой синморфологией, относительно высокой видовой насыщенностью и высокой долей малообильных видов.

**Ключевые слова:** *Hydrocharis*, Hydrocharitaceae, ценокомплекс, экология, абиотические факторы, сообщества

**DOI:** 10.31857/S0320965223030051, **EDN:** PHAWZY

### ВВЕДЕНИЕ

Настоящая статья — продолжение серии публикаций, посвященных экологии (Efremov et al., 2020) и морфологии (Efremov et al., 2021) видов рода *Hydrocharis* L. Этот род объединяет укореняющийся гидрогеллофит (гвинео-конголезский *H. chevalieri* (De Wild.)) и свободноплавающие или факультативно укореняющиеся плейстофиты: евразийско-североамериканский *Hydrocharis morsus-ranae* L. и юго-восточно-азиатско-австралийский *H. dubia* (Blume) Backer. Эти виды нередко являются эдификаторами и субэдификаторами в сообществах пресноводной растительности

(Zutshi, Vass, 1971; Cook, Lüönd, 1982; Lubini, 1983; Efremov et al., 2021) (рис. 1).

Отдельные вопросы экологии видов рода *Hydrocharis* рассмотрены ранее в ревизии рода (Cook, Lüönd, 1982). Традиционно основное внимание исследователи уделяют типовому виду *H. morsus-ranae*, для которого изучены экология сообществ (Ямалов и др., 2014; Vegetace, 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Чепинова, 2015; Киприянова, 2019 и др.) и отношение к отдельным факторам окружающей среды (Toivonen, 1985; Макрофиты..., 1993; Свириденко, 2000; Catling et al., 2003; Свириденко и др., 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Zhu et al., 2018 и др.). Немногочисленные сведения по экологии *H. dubia* (Zutshi, Vass, 1971; Haynes, 2001; Jacobs, McColl, 2011; Kim et al., 2014 и др.). Сообщества гвинео-конголезского

**Сокращения:** AD — авторские данные; PC — проективное покрытие.



**Рис. 1.** Сообщества с участием видов рода *Hydrocharis*: а – фрагмент фитоценоза ассоциации *Hydrocharis chevalieri* (Габон, Воле-Нтем провинция, долина р. Умба, фотография J.-P. Ghogue); б – фрагмент фитоценоза ассоциации *Fuirena umbellata* – *Hydrocharis chevalieri* (Камерун, Восточная провинция, бассейн р. Ньонг); в – фрагмент фитоценоза ассоциации *Hydrocharis dubia* (Россия, Хабаровской край, долина р. Амур); г – фрагмент фитоценоза ассоциации *Hydrocharis morsus-ranae* – *Ceratophyllum demersum* (Россия, Омская обл., долина р. Иртыш).

эндемика *H. chevalieri* (область обитания которого не превышает 0.074 млн км<sup>2</sup> (Murphy et al., 2019) изучены Лубини (Lubini, 1983), исследованы отдельные аспекты экологии (Symoens, 2015; Sosef, 2017; Temgoua et al., 2018), однако имеющиеся сведения весьма ограничены.

Водный транспорт и декоративное садоводство стали значительными векторами инвазии, способствовали формированию вторичных ареалов у *H. morsus-ranae* и *H. dubia*. Мигрирующие водоплавающие птицы также участвуют в распространении диаспор на небольшие расстояния (Lobato-de Magalhães et al., 2022), о чем свидетельствует недавняя находка *H. morsus-ranae* на севере Индии, за пределами основного ареала (Ganie et al., 2016). По мнению Као с соавторами (Cao et al., 2017), высокая генетическая вариабельность эн-

томофильного *H. dubia* опосредовано может быть связана с миграциями птиц. Проведенное моделирование с использованием основных климатических показателей позволяет говорить о высоком потенциале инвазии *H. morsus-ranae* и *H. dubia* (Efremov et al., 2020).

В статье рассмотрены сообщества и ценокомплексы видов рода *Hydrocharis*, а также их толерантность к основным абиотическим факторам.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**География исследования.** Основной объем исследований (изучение состава сообществ и особенностей биотопов) выполнен в 2008–2021 гг. в следующих районах: *H. morsus-ranae* – Центральная Европа (Венгрия: Медье Зала), Восточная Ев-

ропа (Россия: Волгоградская, Саратовская, Московская области, Краснодарский, Ставропольский края, Республика Башкортостан; Польша: Малопольское воеводство), Западная Сибирь (Россия: Курганская, Тюменская, Омская, Кемеровская, Новосибирская обл., Ханты-Мансийский автономный округ – Югра; Казахстан: Акмолинская, Восточно-Казахстанская, Костанайская, Кокчетавская, Северо-Казахстанская, Павлодарская области); Средняя Сибирь (Россия: Иркутская обл., Красноярский край); *H. dubia* – Дальний Восток (Россия: Хабаровский край); *H. chevalieri* – Центральная Африка (Камерун: Восточная провинция; Габон: провинция Воле-Нтем). Использованы также опубликованные материалы по экологии сообществ (Zutshi, Vass, 1971; Lubini, 1983; Oki, 1994; Vegetace, 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Ямалов и др., 2014; Kim et al., 2014; Чепинога, 2015; Киприянова, 2019 и др.).

**Исследования сообществ.** Растительные группировки с участием видов *Hydrocharis* описаны с использованием стандартных методов (Катанская, Распопов, 1983). В исследованных ценозах составляли списки видов, отмечали проективное покрытие (РС, %), ярусное строение, проводили измерение глубины воды в биотопе, определение типа грунта и скорости течения, а также отбирали пробы воды для гидрохимического анализа. Константность ассектаторов (СА) оценивали по пятибалльной шкале ( $I = 1-20\%$  частоты ...  $V = 80-100\%$ ) (Хитун, Ребристая, 1998; Свириденко, 2000). Всего авторами выполнено 76 геоботанических описаний и исследовано 124 пробы воды из биотопов с участием видов рода *Hydrocharis*. Классификация растительных группировок проведена в соответствии с доминантно-эдификаторным подходом (Александрова, 1969; Василевич, 1985); наименование и объем синтаксонов даны согласно эколого-морфологическому подходу (Свириденко, 2000) (доп. мат. S1). Для оценки сходства ассоциаций использовали следующие показатели: видовой состав, общее количество видов, количество малообильных видов ( $PC \leq 5\%$ ) в ассоциации, среднее количество видов в ассоциации, количество ярусов, среднее значение общего РС, среднее значение РС доминантов, тип грунта, глубина воды, географический регион. Оценка сходства ассоциаций выполнена методом кластеризации Уорда с помощью пакета Statistica 6.1.

Латинские названия видов сосудистых гидрофитов приведены без указания авторов согласно Plants of the World Online<sup>1</sup>, макроскопических водорослей – по Algae Base<sup>2</sup>, названия синтаксонов

даны без указания авторов со ссылкой на литературный источник. Для выделенных ассоциаций приведены синтаксоны-аналоги согласно подходу Браун–Бланке, по: (Passarge, 1996; Vegetace..., 2011).

**Исследования воды и донных отложений.** Пробы воды из биотопов *H. morsus-ranae* отбирали в период вегетации, преимущественно в июне–августе. Определяли следующие основные физико-химические показатели: цветность, активную реакцию среды, щелочность, катионный и анионный состав, концентрацию некоторых тяжелых металлов, содержание растворенного кислорода. Лабораторные исследования проводили по стандартным методикам<sup>3–7</sup> в разных испытательных центрах, в связи с этим перечень определяемых показателей отличался. Основной объем исследований выполнен на базе НИИ экологии Севера СурГУ (г. Сургут) и ЗАО “ПИРС” (г. Омск). Визуально определяли механический состав донных отложений, их тип.

Для уточнения диапазонов толерантности к физическим и физико-химическим свойствам воды использовали опубликованные данные (Zutshi, Vass, 1971; Lubini, 1983; Toivonen, 1985; Макрофиты..., 1993; Oki, 1994; Свириденко, 2000; Свириденко и др., 2011; Siraj et al., 2011; Vegetace..., 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Zhu et al., 2018 и др.).

**Анализ данных.** Статистическая обработка результатов с применением пакета Statistica 6.1 включала проверку на нормальность распределения, описательную статистику, однофакторный дисперсионный анализ с использованием критерия Тьюки. В качестве показателей описательной статистики приведены средние значения и стандартные отклонения.

Полученные базы данных (AD), содержащие сведения по экологии сообществ с участием видов

<sup>3</sup> ГОСТ 3351-74. 2003. Вода питьевая. Методы определения вкуса, запаха, цветности и мутности. М.: ИПК Изд. стандартов. С. 322.

<sup>4</sup> Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений pH в водах потенциометрическим методом. ПНД Ф 14.1:2.3:4.121-97. 2004. М.: Минприроды России.

<sup>5</sup> Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовой концентрации алюминия, бария, бериллия, ванадия, железа, кадмия, кобальта, лития, марганца, меди, молибдена, мышьяка, никеля, свинца, селена, серебра, стронция, титана, хрома, цинка в пробах природных и сточных вод атомно-абсорбционным методом с электротермической атомизацией с использованием атомно-абсорбционного спектрометра модификаций МГА-915, МГА-915М, МГА-915МД. ПНД Ф 14.1:2.253-09. 2013. М.: ООО “Люмекс-маркетинг”.

<sup>6</sup> Методы количественного химического анализа. Сборник методик выполнения измерений. 2012. М.: ЗАО “Аквилон”.

<sup>7</sup> Унифицированные методы анализа вод СССР. 1978. Л.: Гидрометеиздат.

<sup>1</sup> Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <https://www.plantsoftheworldonline.org> (дата обращения: 12.02.2022).

<sup>2</sup> Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (дата обращения: 12.02.2022).

**Таблица 1.** Сравнительная характеристика ценокомплексов и сообществ видов рода *Hydrocharis*

| Показатель                                                    | Вид                    |                 |                      |
|---------------------------------------------------------------|------------------------|-----------------|----------------------|
|                                                               | <i>H. morsus-ranae</i> | <i>H. dubia</i> | <i>H. chevalieri</i> |
| Общее число выявленных ассоциаций в классах:                  | 36                     | 4               | 4                    |
| Helophytetosa (сообщества гелофитов)                          | 12                     | 1               | 4                    |
| Pleustophytetosa (сообщества плейстофитов)                    | 11                     | 3               | 0                    |
| Hydatophytetosa (сообщества гидатофитов)                      | 13                     | 0               | 0                    |
| Видовая насыщенность ассоциации, видов                        | 21 ± 14                | 13 ± 4          | 17 ± 13              |
| Доля малообильных (PC < 5%) видов в ассоциации, %             | 34 ± 27                | 58 ± 13         | 73 ± 14              |
| Фитоценотическая роль как суб(ко)эдификатора и эдификатора, % | 36                     | 100             | 100                  |
| Фитоценотическая роль как ассектатора, %                      | 64                     | 0               | 0                    |
| Число видов в сообществах:                                    |                        |                 |                      |
| Magnoliophyta                                                 | 218                    | 42              | 46                   |
| Pteridophyta                                                  | 6                      | 2               | 7                    |
| Bryophyta                                                     | 8                      | —               | —                    |
| Marchantiophyta                                               | 4                      | —               | —                    |
| Charophyta                                                    | 2                      | —               | —                    |
| Chlorophyta                                                   | 33                     | 2               | —                    |
| Ochrophyta                                                    | 4                      | —               | —                    |
| Rhodophyta                                                    | 1                      | —               | —                    |
| Общее число видов в составе ценокомплекса                     | 276                    | 46              | 53                   |

Примечание. “—” — отсутствие достоверных сведений.

рода *Hydrocharis* (доп. мат. S1) и значения основных абиотических факторов (доп. мат. S2–S4), представляют полезный ресурс для дальнейших исследований.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

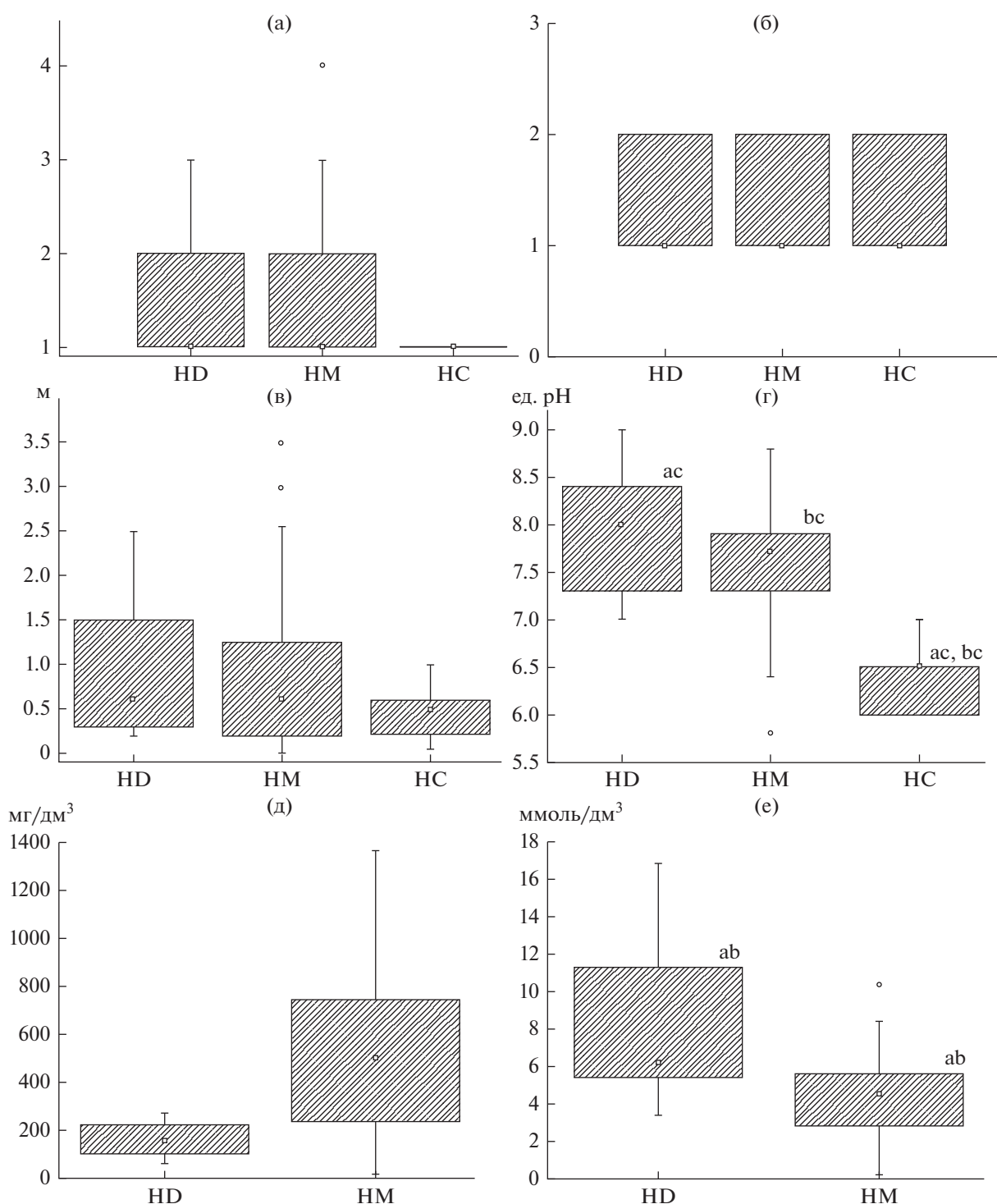
**Ценокомплекс и экология сообществ.** Состав ценокомплекса видов рода *Hydrocharis* установлен преимущественно на основании материалов, полученных при выполнении полевых исследований авторами настоящей статьи. Учтены также опубликованные материалы (Папченков, 2001; Бобров, Чемерис, 2006; Ямалов и др., 2014; Vegetace, 2011; Skwierawski, Skwierawska, 2013; Чепинова, 2015; Киприянова, 2019 и др.).

Сравнительная характеристика ценокомплексов видов рода *Hydrocharis* приведена в табл. 1, описание ассоциаций — в приложении (доп. мат. S1). С учетом ограниченности материалов по *H. dubia* и *H. chevalieri* предполагается, что их ценокомплексы несколько шире, с большим числом малообильных видов сосудистых гидрофитов, а также мохообразных и макроводорослей (не изучавшихся специально).

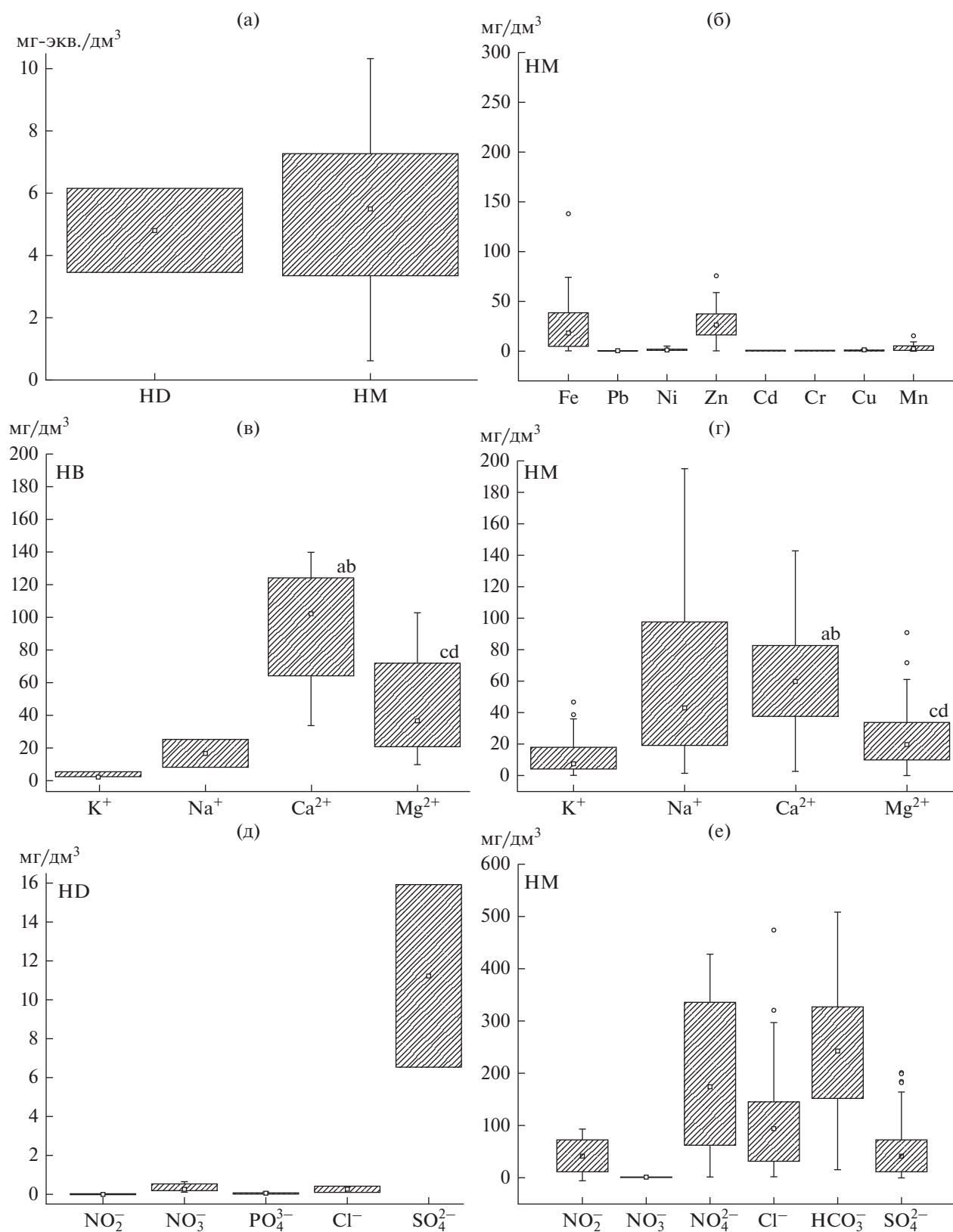
**Экология местообитаний и толерантность к основным абиотическим факторам.** Диапазоны толерантности видов рода *Hydrocharis* к основным абиотическим факторам и их оптимальные значения приведены на рис. 2 и рис. 3.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Ценокомплекс и экология сообществ.** Вид *H. morsus-ranae* имеет обширный ареал — 0.785 млн км<sup>2</sup> (Murphy et al., 2019) и отличается сложным ценокомплексом, который в Евразии включает ≥36 ассоциаций. В сообществах *H. morsus-ranae* преимущественно выступает как ассектатор, реже как (суб)эдификатор (табл. 1). В составе ценокомплекса отмечено 13 ассоциаций (36%), относящихся к классу Hydatophytetosa, 11 ассоциаций класса Pleustophytetosa (31%) и 12 ассоциаций класса Helophytetosa (33%). В исследованных сообществах к константным видам (встречаются в >40% случаев) относятся: *Alisma plantago-aquatica*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor* (включая *L. turionifera*), *L. trisulca*, *Phragmites australis*, *Spirodela polyrrhiza*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Utricularia vulgaris* (вероятно, и *U. × neglecta*), в меньшей степени (>20% случаев) — *Agrostis stolonifera*, *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Cicuta virosa*,



**Рис. 2.** Диапазоны толерантности видов *Hydrocharis* к абиотическим факторам: а – тип грунта (1 – ил органический, 2 – илесто-глинистый, 3 – илесто-песчаный, 4 – песчаный); б – группа скорости течения (1 – 0 м/с, 2 – 0.1–0.2 м/с, 3 – 0.3–0.4 м/с, 4 – >0.5 м/с); в – глубина; г – pH; д – сумма ионов; е – общая щелочность. Заштрихованные “контуры” показывают 25–75%-ные значения вероятного отклонения, белые “контуры” – размах без выбросов, квадраты соответствуют медиане, окружности – выбросам. HC – *Hydrocharis chevalieri*; HD – *H. dubia*; HM – *H. morsus-ranae*. Величины, статистически достоверно различающиеся при попарном сравнении с использованием критерия Тьюки ( $p \geq 0.95$ ), отмечены буквами “a, b, c, d”.



**Рис. 3.** Диапазоны толерантности видов *Hydrocharis* к абиотическим факторам: а – общая жесткость; б – содержание растворенных форм тяжелых металлов; в, г – содержание основных катионов; д, е – содержание основных анионов. Обозначения HD и HM, как на рис. 2.

*Eleocharis palustris*, *Myriophyllum verticillatum*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton lucens* (реже в Европе), *P. perfoliatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Stratiotes aloides*, *Stuckenia pectinata*.

В ценозах Европы сопутствующими видами часто бывают *Chara vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *L. gibba*, *Myriophyllum spicatum*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton natans*, *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Spirodela polyrhiza*, *Stratiotes aloides*, *Sparganium erectum* и др. (Макрофиты..., 1993; Skwierawski, Skwierawska, 2013). В ценозах Северной Америки (Восточное Онтарио, вторичный ареал) наиболее часто встречаются *Lemna minor*, *Myriophyllum sibiricum*, *M. spicatum*, *Potamogeton pusillus*, *P. vaseyi*, *Spirodela polyrhiza*, *Typha latifolia* и *Utricularia vulgaris* (Zhu et al., 2018).

Видовая насыщенность группировок составляет от  $5 \pm 2$  до  $12 \pm 5$  видов. Наиболее распространены ассоциации: *Phragmites australis* – *Stratiotes aloides*; *Typha angustifolia* – *Stratiotes aloides*; *Nuphar lutea* + *Stratiotes aloides*; *Stratiotes aloides*; *Stratiotes aloides* + *Ceratophyllum demersum*; *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae*; *Stratiotes aloides aquihersa*; *Hydrocharis morsus-ranae* – *Ceratophyllum demersum* (рис. 1г).

В различных частях ареала как ассектатор *H. morsus-ranae* участвует с небольшим обилием и невысокой константностью в сообществах с доминированием *Carex acuta*, *Ceratophyllum demersum*, *Equisetum fluviatile*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Menyanthes trifoliata*, *Myriophyllum verticillatum*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Trapa natans*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scolochloa festuacea*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sparganium emersum*, *Spirodela polyrhiza*, *Stratiotes aloides*, *Stuckenia pectinata*, *S. macrocarpa*, *Utricularia australis* (Passarge, 1996; Vegetace..., 2011; Чепинога, 2015; Киприянова, 2019; AD). Обычен в сообществах *Utricularion vulgaris*, *Nymphaeion albae*, *Potametalia*, *Lemnetalia*, *Magnocaricetalia*, *Phragmitetalia* (Макрофиты..., 1993), встречается в составе синтаксонов: *Myriophyllo-Nupharetum*, *Hottonietum*, *Sparganieto-Sagittarietum*, влажных фазах *Phragmitetalia* (Cook, Löönd, 1982).

Сообщества с доминированием гелофитов и плейстофитов, обеспечивающие защиту от ветровых течений, предпочтительнее для *H. morsus-ranae* (Catling, Dore, 1982; Zhu et al., 2018). Этот вид не может конкурировать с крупнолистными видами родов *Nymphaea* и *Nuphar*, однако на оптимальных глубинах конкурирует с более мелкими плейстофитами из родов *Lemna*, *Spirodela*, *Salvinia*. Этот вид считается индикаторным для союза *Hydrocharition* (=Stratiotion), диагностическим для ассоциации *Hydrocharito-Stratiotetum* (Cook,

Löönd, 1982), характерным для класса *Lemnetea* (Vegetace, 2011; Ямалов и др., 2014).

Продуктивность *H. morsus-ranae* варьирует в значительной степени: 150 г/м<sup>2</sup> (бывшая Чехословакия); 120–170 (Украина, Полесье); 220–240 (Украина, лесостепь, Средний Днепр); 160–180 г/м<sup>2</sup> (Украина, степь) (Макрофиты..., 1993), 300–900 г сухой массы/м<sup>2</sup> (Одинцовский район Московской обл. (Кривохарченко, 1995)). Продуктивность фитоценозов с участием *H. morsus-ranae* в бассейне Среднего Иртыша известна для следующих ассоциаций: *Acorus calamus* – *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae* –  $3800 \pm 1000$  г сырой массы /м<sup>2</sup>, *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae* + *Hydrilla verticillata* + *Elodea canadensis* –  $3600 \pm 600$ , *Stratiotes aloides* + *Hydrocharis morsus-ranae* –  $3100 \pm 400$  г сырой массы /м<sup>2</sup> (Ефремов, Свириденко, 2012).

В составе ценокомплекса *H. dubia* выявлено четыре ассоциации, из которых одна (25%) относится к классу *Helophytetosa* и три (75%) – к классу *Pleustophytetosa*. В сообществах ценокомплекса константными видами (встречаются >40% случаев) являются: *Ceratophyllum demersum*, *Hydrilla verticillata*, *Lemna minor* (включая *L. turionifera*), *L. trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Ricciocarpos natans*, *Salvinia natans*, *Spirodela polyrhiza*. В сообществах этот вид преимущественно выступает в роли эдификатора. Видовая насыщенность группировок с участием *H. dubia* сравнительно низкая: от  $6 \pm 4$  до  $7 \pm 5$  видов. Широкий географический ареал имеют ассоциации *Salvinia natans* + *Hydrocharis dubia* – *Ceratophyllum demersum* (Индия; вероятно, Дальний Восток) и *Hydrocharis dubia* (в пределах всего ареала) (рис. 1в).

Этот вид также отмечен в сообществах с доминированием *Phragmites australis*, *Potamogeton natans*, *Sparganium erectum*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Typha domingensis*, видов рода *Trapa* (Zutshi, Vass, 1971; Kim et al., 2014). В водоемах Японии наблюдается высокая ассоциированность *H. dubia* с *Cabomba caroliniana*, *Pontederia crassipes*, *Spirodela polyrhiza* (Oki, 1994).

Продуктивность сухой массы *H. dubia* в Корее варьирует от  $96.1 \pm 20.0$  до  $172.6 \pm 76.1$  г/м<sup>2</sup> (Kim et al., 2014), в Индии (штат Кашмир) – от 3.43 до 54.12 г/м<sup>2</sup> (Lolu et al., 2016).

Ценокомплекс *H. chevalieri* включает четыре ассоциации класса *Helophytetosa*. К константным видам (встречаются в >40% ценозов) относятся: *Commelina clavata*, *Cyperus albescens*, *C. difformis*, *C. haspan*, *Fuirena umbellata*, *Isachne albens* var. *buettneri*, *Ludwigia abyssinica*, *L. leptocarpa*, *Nephrolepis biserrata*, *Nymphaea lotus*, *Paspalum conjugatum*, *Persicaria lanigera*, *Rhynchospora corymbosa*, *Scleria gaertneri*, *Thelypteris striata*, *Urochloa mutica* (Lubini, 1983; AD). В национальном парке Лобеке (Lobéké

National Park, Камерун) на заболоченных участках встречается совместно с *Acmela caulirhiza*, *Acroceras amplexans*, *Desmodium adscendens*, *Pentodon pentandrus* (Temgoua et al., 2018).

В сообществах *H. chevalieri* выступает эдификатором, видовая насыщенность группировок варьирует от  $2 \pm 1$  до  $14 \pm 3$  видов. Наиболее обычны ассоциации: *Lasimorpha senegalensis* + *Urochloa mutica* — *Hydrocharis chevalieri*; *Fuirena umbellata* — *Hydrocharis chevalieri*; *Hydrocharis chevalieri* (рис. 1а, 1б). Сведения о продуктивности отсутствуют.

Типовую ассоциацию *Hydrocharitetum chevalieri* (Lubini, 1983) включает в состав союза *Nymphaeion loti*. В рамках доминантно-эдификаторного подхода эта ассоциация может быть рассмотрена как две ассоциации: *Fuirena umbellata* — *Hydrocharis chevalieri* и *Paspalum conjugatum* + *Hydrocharis chevalieri* — *Commelina clavata*. Ассоциация включает 41 вид, в том числе характерные — *H. chevalieri* и *Isachne buettneri*, сопутствующие — *Commelina diffusa* и *Paspalum conjugatum*. В группировках выделяются один или два яруса, верхний сомкнутый, состоит из *Hydrocharis chevalieri*, *Commelina diffusa*, *C. benghalensis*, *Fuirena umbellata*; нижний слабосомкнутый — из *Nymphaea lotus*, *Utricularia gibba*, *Pontederia natans*, *Trichantheum parvifolium* и *Cyperus haspan* (Lubini, 1983). Сообщества данного ценокомплекса приурочены к мелководным участкам непроточных и слабопроточных водоемов Экваториальной Африки. *Hydrocharis chevalieri* также отмечен в культуре *Colocasia esculenta* (Lubini, 1983).

**Экология местообитаний и толерантность к основным абиотическим факторам.** Среднегодовая температура — основной абиотический фактор, ограничивающий распространение видов *Hydrocharis* (Efremov et al., 2022). К существенным факторам также относятся глубина воды в биотопе, тип донного грунта и химический состав воды. Распространение на севере ограничено не только среднегодовыми температурами (для *H. morsus-ranae* —  $-9.9...+20.0^{\circ}\text{C}$ ), но и ультрапресными, олиготрофными водоемами, непригодными для *H. morsus-ranae* и *H. dubia*. *Hydrocharis dubia* и *H. chevalieri* более теплолюбивы, чем *H. morsus-ranae*, средняя годовая температура в пределах ареала *H. chevalieri* достигает  $+20.1...+25.0^{\circ}\text{C}$ , *H. dubia* —  $+1.0...+30.0$  (Efremov et al., 2022).

*Hydrocharis morsus-ranae* обычно встречается в стоячих или слабо проточных водах (скорость течения  $\leq 0.2$  м/с) (рис. 2б), в небольших водных объектах, защищенных от ветра и воздействия волн — в заливах озер, старицах (часто), заводях медленно текущих рек и ручьев, пресноводных лиманах, внутриболотных озерах, дренажных и оросительных каналах (часто), канавах, затопленных торфяных выработках, карьерах, прудах, эфемерных водоемах (Cook, Löönd, 1982; Макро-

фиты..., 1993; Catling et al., 2003; Ямалов и др., 2014; Kaplan et al., 2018; Киприянова, 2019; AD). Вид приурочен к равнинам, высотам 0–1600 м над у.м. (в среднем 0–500) (Cook, Löönd, 1982; Efremov et al., 2020). Это факультативный гелофит, заселяет как хорошо освещенные, так и несколько затененные местообитания (Кривохарченко и др., 1995; Vegetace, 2011).

*Hydrocharis morsus-ranae* встречается в изобатном диапазоне 0.0–3.5 м (в среднем 0.8) (Cook, Löönd, 1982; Свириденко, 2000; Ямалов и др., 2014; Efremov et al., 2020; AD), может некоторое время проживать на обводненных грунтах (рис. 2в). Предпочитает мезо-, мезоевтрофные (реже встречается в евтрофных) местообитания, в оптимальных условиях быстро растет, нередко занимая обширную акваторию. Активная реакция воды от слабокислой до щелочной: pH 5.8–8.8 (в среднем 7.6), предпочитает вид нейтро-алкалофил. Предпочитает среднежесткие воды 0.6–10.3 (в среднем 5.3) мг-экв./дм<sup>3</sup>, с диапазоном общей щелочности 0.2–10.1 (в среднем 4.2) мг-экв./дм<sup>3</sup>, в то время как *H. dubia* — воды с большей щелочностью (достоверно при  $p \geq 0.95$ , рис. 2е). По сравнению с *H. dubia*, в биотопах *H. morsus-ranae* содержание основных ионов выше; преобладают ионы натрия, кальция (достоверно при  $p \geq 0.95$ ), магния (достоверно при  $p \geq 0.95$ ) (рис. 3в, 3г) (Cook, Löönd, 1982; Toivonen, 1985; Кривохарченко и др., 1995; Свириденко, 2000; Catling et al., 2003; Kaplan et al., 2018; Zhu et al., 2018; Schweingruber et al., 2020; AD). Удельная электропроводность обычно  $< 0.30$  мСм/см, величины 0.47 и 0.55 мСм/см ограничивают развитие этого вида (Pindel, Wozniak, 1998). Диапазон толерантности по сумме основных ионов варьирует от 100 до 1370 (в среднем 580) мг/дм<sup>3</sup> (рис. 2д), что позволяет отнести *H. morsus-ranae* к условно-пресноводным. Повышенная мутность, вызванная поверхностным стоком, может ограничивать необходимое количество света и тормозить рост (Zhu et al., 2018). Наиболее широкие диапазоны толерантности к растворенным формам тяжелых металлов отмечены для железа — 0.01–967 мг/дм<sup>3</sup> и цинка — 0.001–108 мг/дм<sup>3</sup> (AD) (рис. 3б).

Поскольку это укореняющееся в обводненных грунтах или факультативно свободноплавающее растение (Efremov et al., 2022), донные отложения опосредованно влияют на характер распространения *H. morsus-ranae*. Донные грунты, как правило, органические, нередко с толстым слоем сапропелей, органического ила, торфа; встречается на глинистых, песчаных, илистых и илесто-торфянистых грунтах (Cook, Löönd, 1982; Catling et al., 2003; Ямалов и др., 2014; Kaplan et al., 2018; Zhu et al., 2018; Schweingruber et al., 2020; AD) (рис. 2а). В отношении условий аллювиальности и механического состава грунта *H. morsus-ranae* — мезоаллю-

виальный (мощность аллювия 0.2–2.0 см) псаммопеллофил, тяготеет к илисто-глинистым и илисто-песчаным грунтам.

*Hydrocharis morsus-ranae* не переносит чрезмерного осушения водоемов, сильных наводнений, чувствителен к большинству видов загрязнителей, страдает от зарегулирования рек, заиления, излишней эвтрофикации (Cook, Löönd, 1982; Макрофиты..., 1993; Kaplan et al., 2018). Умеренная эвтрофикация в условиях антропогенного стресса может способствовать распространению *H. morsus-ranae* (Вехов, 1994; Макрофиты..., 1993) и *H. dubia*. *Hydrocharis morsus-ranae* рассматривают как индикатор пресноводных замкнутых эвтрофных водоемов, донных отложений, богатых органическими веществами; диагностический вид начальных стадий зарастания водоемов с постоянным уровнем воды (Макрофиты..., 1993).

*Hydrocharis dubia* обитает в озерах и старицах (часто), на участках рек и ручьев, защищенных от волнений и со слабым течением (рис. 2б), водохранилищах, прудах, ирригационных каналах, на рисовых полях, в эфемерных водоемах (Haynes, 2001; Kim et al., 2014; AD). Встречается на высоте 0–2600 (обычно 0–1000) м над у.м. (Den Hartog, 1957; Cook, Löönd, 1982; Efremov et al., 2000; Haynes, 2001). Колонизирует как затененные, так и хорошо освещенные мелководья на глубине 0.1–2.5 (в среднем 1.0) м (рис. 2в) (Zutshi, Vass, 1971; Lim et al., 2016; Efremov et al., 2020; AD). *Hydrocharis dubia* реагирует на внезапные колебания уровня воды, формируя дочерние розеточные побеги на удлинённых плагитропных (Lim et al., 2016), может некоторое время выживать на обводненных грунтах. Тяготеет к мезо-, мезоевтрофным, реже евтрофным водам (Oki, 1994; Haynes, 2001; Kim et al., 2014; AD). В эксперименте (Tsuchiya, 1989) *H. dubia*, выращенный при содержании общего неорганического азота 30 мг/л, давал максимальную плотность рамет (736 экз./м<sup>2</sup>), самую высокую максимальную биомассу (80.4 г сухой массы/м<sup>2</sup>) и самую высокую общую чистую продукцию (185 г сухой массы/м за 82 сут.). Растения в бедных питательными веществами условиях имели относительно большую долю корневой биомассы, небольшую долю листьев и большую продолжительностью жизни (Tsuchiya, 1989). Это алкалофил, приурочен к нейтральным и слабощелочным (pH 7.0–9.0 (в среднем 7.9)) водам, имеет высокий диапазон толерантности по щелочности (3.4–16.8 (в среднем 8.6) мг-экв./дм<sup>3</sup>), общая жесткость ~86.7 мг/дм<sup>3</sup> (рис. 2г, 2е; 3а). Способен выдерживать значительные содержания растворенных форм нитратов, аммония, азота, кальция, магния, натрия, сульфатов, фосфатов (Zutshi, Vass, 1971; Saimeera et al., 2011; Siraj, 2011). В экотопах вода обычно отличается высоким содержанием ионов калия, магния и сульфатов (рис. 3в, 3д). Диапазон

толерантности к минерализации от 60 до 271 (в среднем 159) мг/дм<sup>3</sup>, что позволяет отнести этот вид к типично-пресноводным (Zutshi, Vass, 1971; Siraj, 2011; AD).

*Hydrocharis dubia* растет на грунтах с мощным слоем ила и сапропелей, как правило, илистых, или илисто-глинистых (рис. 2а); величина pH составляет 8.1–8.4, потери при прокаливании 27.2–66.0%, кислотонерастворимый осадок – 20.3–33.0% (Zutshi, Vass, 1971; AD). В отношении условий аллювиальности и механического состава грунта вид является орто-мезоаллювиальным (мощность аллювия 2.0–5.0 см) детритопелофильно-псаммопелофильным.

*Hydrocharis chevalieri* приурочен к водным объектам со слабым течением (до 0.1–0.2 м/с) – к заводам рек, ручьев (часто лесных), небольшим водоемам, болотам с участками открытой воды, заболоченным котловинам по краям периодически затопляемых тальвегов, лощинам, обводненным лугам (Cook, Löönd, 1982; Lubini, 1983; Nowell, Fletcher, 2006; AD).

Этот вид встречается на высоте до 1000 м, в среднем от 100 до 500 м над у.м. (Cook, Löönd, 1982; Efremov et al., 2000). Предпочитает хорошо освещенные участки (Lubini, 1983), вероятно, является факультативным гелиофитом, но при вырубке лесов не выдерживает конкуренции с более светолюбивыми видами. Глубина воды в биотопах составляет от 0.1 до 1.0 (в среднем 0.5) м, на больших глубинах *H. chevalieri* образует плавающие побеги и участвует в формировании сплавин (Lubini, 1983; AD) (рис. 2в). После обсыхания в последующие периоды относительно глубокой воды восстанавливает надземную биомассу, достигая цветения через ~5 мес. (Lubini, 1983).

По отношению к активной реакции воды *H. chevalieri* – условный ацидо-нейтрофил (в отличие от других видов рода, достоверно при  $p \geq 0.95$ , рис. 2г), оптимальный диапазон pH находится в пределах 6.0–7.0 (6.4), предпочитает нейтральные и слабокислые, мезо-, мезоевтрофные, вероятно, типично-пресные воды с большим количеством взвешенных частиц. Заселяет богатые органикой грунты, часто с большой мощностью ила (Lubini, 1983; AD), является орто-мезоаллювиальным псаммопелофилом-детритопелофилом.

Несмотря на некоторую морфологическую обособленность рода *Limnobium* от *Hydrocharis* (Efremov et al., 2021), результаты исследования пластома, филогенетической и биогеографической реконструкций свидетельствуют о чрезвычайной близости *Limnobium* и *Hydrocharis* (Li et al., 2022). Сходство проявляется и в отношении к условиям местообитаний – *Limnobium laevigatum* и *L. spongia* приурочены к периодически затопляемым лугам, болотам (в том числе заболоченным лесам), озерам, заводям, прудам, берегам рек, ка-

налов и канав. Самые крупные растения *L. spongia* укореняющиеся, развиваются на иле и сплавах, более мелкие — неукореняющиеся, свободноплавающие<sup>8</sup> (Cook, Urmi-König, 1983). *Limnobium laevigatum* часто принимает участие в формировании сообществ плейстофитов (*Pontederia azurea*, *P. crassipes*) (Cook, Urmi-König, 1983), подобно видам рода *Hydrocharis*.

**Выводы.** *Hydrocharis morsus-ranae* как вид с наибольшей областью обитания имеет самый обширный ценокомплекс, включающий не менее 36 ассоциаций, в составе которых отмечено не менее 276 видов. Ценокомплекс *H. chevalieri* отличается обилием гелофитов, в то время как в составе ценокомплексов двух других видов ключевое значение играют гидатофиты и плейстофиты. Образуемые видами рода сообщества характеризуются простой синморфологией, средней видовой насыщенностью от  $13 \pm 4$  до  $21 \pm 14$  видов и высокой долей малообильных видов (34–73%). Определены пределы толерантности для видов рода *Hydrocharis* по отношению к основным абиотическим факторам — глубине, типу грунта, скорости течения, активной реакции, содержанию в водной среде основных ионов растворенных солей и растворимых форм тяжелых металлов. Обычно виды рода встречаются в стоячих или слабо проточных водных объектах, в широком эколого-гидрохимическом диапазоне, однако предпочитают мезотрофные и мезоевтрофные местообитания. Виды рода *Hydrocharis* являются пресноводными и условно-пресноводными, выдерживающими слабосолоновато-пресноводные условия обитания. *Hydrocharis chevalieri* условный ацидо-нейтрофил, остальные виды — алкалофилы. Поскольку *H. morsus-ranae* и *H. dubia* — это укореняющееся в обводненных грунтах или факультативно свободноплавающие растения, донные отложения опосредованно влияют на характер распространения, однако они тяготеют к грунтам с большим количеством питательных веществ. В отношении условий аллювиальности и механического состава грунта *H. morsus-ranae* и *H. dubia* — орто-, мезоаллювиальные детрито-псаммопелофилы. *Hydrocharis chevalieri* заселяет богатые органикой грунты, часто с большой мощностью ила (орто-мезоаллювиальный псаммопелофил-детрито-пелофил). В целом, *H. morsus-ranae* и *H. dubia* отличаются широкой толерантностью к качеству вод и донных осадков. Возможными причинами исчезновения популяций *Hydrocharis* в отдельных частях ареала могут быть деградация местообитаний в результате сельскохозяйственной и промышленной деятельности, изменения гидрохимических характеристик и гидрологического режима. Не-

смотря на довольно обильное цветение и плодоношение (кроме северных границ у *H. morsus-ranae* и *H. dubia*), вегетативное размножение играет большую роль в поддержании численности популяции. Характерное для видов рода слабое семенное размножение и половая сегрегация ограничивают возможности полового возобновления.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы считают своим долгом выразить благодарность J.-P. Ghogue (свободный исследователь, Яунде) за помощь в сборе материала.

## ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (S1–S4) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Доп. мат. S1. Характеристика основных сообществ с участием видов рода *Hydrocharis*.

Доп. мат. S2. Значения основных абиотических факторов в местах обитания *H. chevalieri*.

Доп. мат. S3. Значения основных абиотических факторов в местах обитания *H. dubia*.

Доп. мат. S4. Значения основных абиотических факторов в местах обитания *H. morsus-ranae*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности: обзор принципов классификации и классификационных схем в разных геоботанических школах. Л.: Наука.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. 2006. Синтаксономический обзор растительных сообществ ручьев, малых и средних рек Верхнего Поволжья // Матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам “Гидробиотика 2005”. Рыбинск: ОАО Рыбинский Дом печати. С. 116.
- Василевич В.И. 1985. О методах классификации растительности // Ботан. журн. Т. 70(12). С. 1596.
- Вехов Н.В. 1994. Расширение ареалов водных сосудистых растений в связи с антропогенным воздействием в таежной зоне Архангельской области (Россия) // Ботан. журн. Т. 79(5). С. 72.
- Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. 2012. Ресурсы *Stratiotes aloides* (Hydrocharitaceae) в долинах рек бассейна Среднего Иртыша // Раст. ресурсы. № 8(2). С. 202.
- Катанская В.М., Распопов И.М. 1983. Методы изучения высшей водной растительности // Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоиздат. С. 129.
- Киприянова Л.М. 2019. Водная и прибрежно-водная растительность юго-востока Западной Сибири: синтаксономия и эколого-географические закономерности распространения: Дис. ... докт. биол. наук: 03.02.01 — Ботаника. Барнаул.

<sup>8</sup> *Limnobium laevigatum* // Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/115273> (дата обращения: 08.06.2022).

- Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю., Белякова Г.А. 1995. Водокрас лягушачий // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М.: Аргус. С. 56.
- Лихачева Т.В. 2007. Эколого-фитоценологические закономерности распределения растительного покрова водохранилищ Удмуртской Республики: Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.16 — Экология. Ижевск.
- Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. 1993. Киев: Наук. думка.
- Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ.
- Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ.
- Свириденко Б.Ф., Мамонтов Ю.С., Свириденко Т.В. 2011. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины. Омск: Амфора.
- Хитун О.В., Ребристая О.В. 1998. Растительность и эколого-топологическая структура флоры окрестностей мыса Хноросале (арктические тундры Гыданского полуострова) // Бот. журн. № 83 (12). С. 21.
- Чепинога В.В. 2015. Флора и растительность водоемов Байкальской Сибири. Иркутск: Ин-т географии СО РАН.
- Ямалов С.М., Голованов Я.М., Бактыбаева З.Б., Петров С.С. 2014. Водная растительность Южного Урала (Республика Башкортостан). I. Классы Lemnetae и Charitae // Раст. России. № 24. С. 124.
- Cao Q.-J., Mei F.-F., Wang L. 2017. Population genetic structure in six sympatric and widespread aquatic plants inhabiting diverse lake environments in China // Ecol. Evol. V. 7(15). P. 1. <https://doi.org/10.1002/ece3.3141>
- Catling P.M., Dore W.G. 1982. Status and identification of *Hydrocharis morsus-ranae* and *Limnobium spongia* (Hydrocharitaceae) in Northeastern North America // Rhodora. V. 84(840). P. 523.
- Catling P.M., Mitrow G., Haber E. et al. 2003. The biology of Canadian weeds. 124. *Hydrocharis morsus-ranae* L. // Can. J. Plant Sci. V. 83. P. 1001.
- Cook C.D.K., Lüönd R. 1982. A revision of the genus *Hydrocharis* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. V. 14. P. 177. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(82\)90097-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90097-3)
- Cook C.D.K., Urmi-König K. 1983. A revision of the genus *Limnobium* including *Hydromystria* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. V. 17. P. 1.
- Efremov A.N., Grishina V.S., Kislov D.E. et al. 2020. The genus *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): distribution features and conservation status // Botanica Pacifica. A Journal of Plant Science and Conservation. V. 9(2). P. 83. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09215>
- Efremov A.N., Grishina V.S., Toma C. et al. 2021. Comparative morphology of the genus *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae) // Inland Water Biol. V. 14 (6). P. 638. <https://doi.org/10.1134/S1995082921060031>
- Ganie A.H., Bashir A., Khuroo A.A. et al. 2016. A new record of an invasive aquatic plant *Hydrocharis morsus-ranae* (Hydrocharitaceae), reaching to the Kashmir Himalaya // J. Japanese Bot. V. 91. P. 100.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (дата обращения: 12.02.2022).
- Haynes R.R. 2001. Hydrocharitaceae // Flora of Thailand. Bangkok. V. 7. P. 365.
- Jacobs S.W.L., McColl K.A. 2011. Hydrocharitaceae // A. Wilson (ed.) Flora of Australia. V. 39. Alismatales to Arales. Department of Sustainability, Environment, Water, Population and Communities. ABRIS/CSIRO, Melbourne, Australia.
- Kaplan Z., Danihelka J., Chrtek J., Jr. et al. 2018. Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 7 // Preslia. V. 90. P. 425.
- Kim G.-Y., Kim J.Y. 2014. Standing crop distribution of aquatic plants in the west Nakdong River and Riparian Wetlands in the Nakdong River // Korean J. Environ. Ecol. V. 47(1). P. 62. <https://doi.org/10.11614/KSL.2014.47.1.062>
- Li Zh.-Zh., Gichira A.W., Efremov A. et al. 2022. Plastome phylogenomics and historical biogeography of aquatic plant genus *Hydrocharis* (Hydrocharitaceae) // BMC Plant Biology. V. 22. P. 106. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03483-2>
- Lim J.-Ch., An K.-Wh., Lee Ch.-W. et al. 2016. Distribution patterns of hydrophytes by water depth distribution in Mokpo of Upo Wetland // Korean J. Environ. Ecol. V. 30. № 3. P. 308. <https://doi.org/10.13047/KJEE.2016.30.3.308>
- Lobato-de Magalhães T., Murphy K., Efremov A. et al. 2022. How on Earth did that get there? Biogeographic and human influences on the global origins and distribution of aquatic macrophytes // Hydrobiologia. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05107-0>
- Lolu A.J., Shah M.A., Reshi Z.A. et al. 2016. Study on phytosociology and biomass changes (above-ground and below-ground) of emergent macrophytes in Hokersar wetland of Kashmir Himalaya // J. Environ. Sci., Toxicol. Food Technol. V. 10(11). P. 20.
- Lubini A. 1983. Association herbeuse aquatique à *Hydrocharis chevalieri* dans la région de Kisangani (Haut-Zaïre) // Bulletin van de Nationale Plantentuin van België. V. 53 (3/4). P. 331.
- Murphy K., Efremov A., Davidson T.A. et al. 2019. World distribution, diversity and endemism of aquatic macrophytes // Aquat. Bot. V. 158. P. 103.
- Nowell A.A., Fletcher A.W. 2006. Food transfers in immature wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) // Primates. V. 47. P. 294.
- Oki Y. 1994. Integrated management of aquatic weeds in Japan // Integrated management of paddy and aquatic weeds in Asia. Proceedings of an international seminar, Tsukuba, Japan, 19–25 October 1992. P. 96.
- Passarge H. 1996. Pflanzengesellschaften Nordostdeutschlands. 1. Hydro- und Therophytosa. Berlin: J. Cramer.
- Pindel Z., Wozniak L. 1998. Natural conditions for presence of some ornamental water and peatbog plants. Fol Univ Agric Stetin 187 // Agricultura. V. 70. P. 83.
- Schweingruber F.H., KucEROVÁ A., Adamec L., Doležal Ji. 2020. Anatomic atlas of aquatic and wetland plant stems. Cham: Springer Nature.
- Skwierawski A., Skwierawska M. 2013. The role of *Hydrocharitetum morsus-ranae* in shaping the chemical composition of Surface Waters // Pol. J. Environ. Stud. 22 (6). P. 1825.

- Siraj S., Yousuf A.R., Parveen M. 2011. Spatio-temporal dynamics of macrophytes in relation to ecology of a Kashmir Himalayan Wetland // Int. Res. J. Biochem. Bioinform. V. 1(4). P. 084.
- Sosef M.S.M. 2017. Hydrocharitaceae // Flore du Gabon. V. 50: Anacardiaceae, Hydrocharitaceae, Piperaceae. Leiden: Joseph Margraf. P. 52.
- Symoens J.-J. 2015. Hydrocharitaceae // Flore d'Afrique Centrale. Meise: Jardin botanique Meise.
- Temgoua L.F., Momo Solefack M.C., Mevoungou M.-V. et al. 2018. Caractérisation de la végétation des clairières sur sol hydromorphe du Parc National de Lobéké, Est-Cameroun // Int. J. Biol. Chem. Sci. V. 12(3). P. 1364.
- Toivonen H. 1985. Changes in the pleustic macrophyte flora of 54 small Finnish lakes in 30 years // Ann. Bot. Fenn. V. 22(1). P. 37. <http://www.jstor.org/stable/23725290>
- Tsuchiya T. 1989. Growth and biomass turnover of *Hydrocharis dubia* L. cultured under different nutrient conditions // Ecol. Res. V. 4. P. 157.
- Vegetace České republiky. 3, Vodní a mokřadní vegetace = Vegetation of the Czech Republic. 3, Aquatic and wetland vegetation. 2011. Praha: Academia. Vyd. 1.
- Zhu B., Ottaviani C.C., Naddafr R. et al. 2018. Invasive European frogbit (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) in North America: an updated review 2003–2016 // J. Plant Ecol. V. 11(1). P. 17. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx031>
- Zutshi D.P., Vass K.K. 1971. Ecology and Production of *Salvinia natans* Hoffm; in Kashmir // Hydrobiologia. V. 38. № 2. P. 303.

## The Genus *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): Community Ecology, and Tolerance to Abiotic Factors

A. N. Efremov<sup>1, \*</sup>, B. F. Sviridenko<sup>2</sup>, Zhi Zhong Li<sup>3</sup>, A. Mesterhazy<sup>4</sup>, E. Ngansop Chatchuagh<sup>5</sup>, C. Toma<sup>6</sup>, V. S. Grishina<sup>2</sup>, and Yu. A. Murashko<sup>7</sup>

<sup>1</sup>Research Center for Fundamental and Applied Problems of Bioecology and Biotechnology, Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, Russia

<sup>2</sup>Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia

<sup>3</sup>Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan, China

<sup>4</sup>Directorate of Hortobágy National Park, Debrecen, Hungary

<sup>5</sup>National Herbarium of Cameroon, Agricultural Research Institute, Yaounde, Cameroon

<sup>6</sup>Independent researcher, Katowice, Poland

<sup>7</sup>Surgut State University, Surgut, Russia

\*e-mail: stratiotes@yandex.ru

The genus *Hydrocharis* L. combines free-floating, occasionally rooting obligate pleistophytes and rooting hydrohelophyte, which are edificators and subedificators in freshwater vegetation communities. How ecologically similar are these closely related species? It has been found that *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer. and *H. morsus-ranae* L. are conditionally freshwater alkaliphilic mesoeutrophic, ortho-, mesoalluviophilic detrito-, psammopelophiles. Ecologically *H. chevalieri* (De Wild.) is isolated, it is a freshwater acidoneutrophilic meso-, mesoeutrophic, ortho-mesoalluvialophilic species indifferent to the mechanical composition of bottom sediments. The coenocomplex of *H. chevalieri* is characterized by abundance of helophyte communities; in the composition of the coenocomplex of two other species hydrophyte and pleistophyte communities play a key role. Communities with species of the genus *Hydrocharis* are characterized by simple synmorphology, relatively high species richness, and a high proportion of low-abundance species.

**Keywords:** *Hydrocharis*, Hydrocharitaceae, coenocomplex, ecology, abiotic factors, communities

---

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,  
ЗООПЕРИФИТОН

---

УДК 574.587:594(262.5)

ТЕНДЕНЦИЯ ВОЗРАСТАНИЯ ВИДОВОГО БОГАТСТВА  
МАКРОЗООБЕНТОСА В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ (ЧЕРНОЕ МОРЕ)

© 2023 г. Н. Н. Шаловенков\*

Центр экологических исследований, Севастополь, Россия

\*e-mail: shaloven@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.03.2020 г.

После доработки 04.12.2021 г.

Принята к публикации 13.06.2022 г.

Снижение числа видов и исчезновение некоторых сообществ зообентоса в Севастопольской бухте было зарегистрировано еще в 20–30-е годы и сохранялось вплоть до 60–90-х годов прошлого века. В этот период исследователи регулярно отмечали только пять видов макрозообентоса в донных сообществах. С начала XXI в. наблюдается частичное восстановление видового состава, повышение плотности и биомассы донных животных в Севастопольской бухте, по сравнению с предыдущими десятилетиями. Видовой состав макрозообентоса за эти годы пополнился новыми 39 видами, которых раньше здесь не находили. Наибольшее количество новых видов отмечено для моллюсков, полихет и ракообразных. Эти изменения затронули даже те участки бухты, где раньше донные животные отсутствовали в зообентосных пробах или были отмечены в очень малых количествах — условно “мертвая зона”. Возрастание видового состава и количественное обилие макрозообентоса совпадает с изменениями экологической обстановки в бухте: расширение площади морского дна с положительными значениями окислительно-восстановительного потенциала (Eh) поверхностного слоя донных осадков и снижение уровня продукции фитопланктона в летний период. Эти экологические изменения происходили на фоне возрастания среднемесячной температуры воды в бухте в летний период. Тенденции возрастания числа видов, плотности и биомассы зообентоса за последнее десятилетие исследователи регистрируют также на черноморском шельфе у побережья Румынии и Болгарии.

**Ключевые слова:** зообентос, видовой состав, биомасса, численность, среда обитания, климатические изменения, Севастопольская бухта, Черное море

**DOI:** 10.31857/S032096522303021X, **EDN:** PORCTU

## ВВЕДЕНИЕ

В начале XX в. исследователи описывали пять сообществ зообентоса на рыхлых грунтах в Севастопольской бухте (Зернов, 1913). Скопления устриц на ракушечнике и мидий на илах имели высокие величины плотности и биомассы. Прибрежные устричные скопления были вытянуты вдоль берегов в виде прерывистых полос. Значительную часть площади дна бухты (>70%) занимали “мидиевый и меллиновый илы” (Зернов, 1913).

Тенденция снижения числа видов зообентоса в Севастопольской бухте зарегистрирована еще в 20–30-е годы и сохранялась вплоть до 60–90-х годов прошлого века (Миловидова, Кирюхина, 1985). В этот период только несколько видов макрозообентоса (моллюски *Tritia reticulata* (L., 1758), *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778), *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) и полихеты *Nephtys hombergii* (Savigny in Lamarck, 1818), *Alitta succinea* (Leuckart, 1847)) регулярно отмечали в донных со-

обществах бухты (Миловидова, Кирюхина, 1985; Миловидова, Алемов, 1992; Shalovenkov, 1998).

С начала XXI в. наблюдается частичное восстановление видового состава, повышение плотности и биомассы донных животных в Севастопольской бухте по сравнению с предыдущими десятилетиями (Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005). По результатам многомерного статистического анализа видовой состав зообентоса, зарегистрированный в 2002 г., уже имел больше сходства с первоначальным набором видов 1913 г., чем состав видов донных животных 60–90-х годов прошлого столетия (Shalovenkov, 2005). Эти положительные тенденции отмечены, прежде всего, на входе в бухту и у ее основания, т.е. на границах экосистемы (Shalovenkov, 2005). В то же время центральная часть Севастопольской бухты и ее внутренняя бухта Южная оставались условно “мертвой зоной”. Здесь макрозообентос отсутствовал или был зарегистрирован в очень малых количествах, а донный грунт имел наибольший

**Таблица 1.** Численность ( $N$ ) и биомасса ( $B$ ) макрозообентоса на исследованных участках Севастопольской и Южной бухт

| Участки исследования                    | $N$ , экз./м <sup>2</sup> | $B$ , г/м <sup>2</sup> |
|-----------------------------------------|---------------------------|------------------------|
| Центральная часть Севастопольской бухты | 0–385                     | 0–1410.49              |
|                                         | $90 \pm 36$               | $131.62 \pm 116.38$    |
| Вход в Южную бухту                      | 15–1300                   | 0.57–421.03            |
|                                         | $387 \pm 135$             | $41.35 \pm 34.59$      |
| Южная бухта                             | 40–2650                   | 0.23–48.08             |
|                                         | $978 \pm 279$             | $24.12 \pm 4.61$       |

Примечание. Над чертой — диапазон изменчивости показателя, под чертой — среднее значение и его ошибка.

уровень загрязнения в течение нескольких десятилетий (Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005; Алемов и др., 2007). Следует отметить, что область “мертвой зоны” характеризуется пространственной неоднородностью содержания поллютантов в донных осадках. Так, в центральной части Севастопольской бухты отмечен меньший уровень накопления нефтепродуктов и тяжелых металлов в донном грунте по сравнению с бухтой Южная (Миловидова, Кирюхина, 1985; Овсяный и др., 2001; Миронов и др., 2003).

Цель работы — оценить видовой состав и количественное развитие макрозообентоса на сильно загрязненных участках, дать анализ межгодовых изменений видового состава макрозообентоса в Севастопольской бухте.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Макрозообентос исследовали на трех полигонах: один — в центральной части Севастопольской бухты в 2007 г. и два — в бухте Южная в 2011 г. и 2012 г. (рис. 1). Вначале проводили съемку макрозообентоса (2007 г.) на участке бухты с меньшим уровнем накопления поллютантов в донных осадках: медь — 4.39 мг/кг, цинк — 0.79 мг/кг, нефтяные углеводороды — 664 мг/г,  $C_{орг}$  — 3.95% (Миловидова, Кирюхина, 1985; Овсяный и др., 2001; Миронов и др., 2003; Алемов и др., 2007). Заключительную съемку (2012 г.) проводили в Южной бухте на участке с наибольшим уровнем накопления поллютантов: медь — 11.19 мг/кг, цинк — 3.22 мг/кг, нефтяные углеводороды — 1290 мг/г,  $C_{орг}$  — 5.44% (Миловидова, Кирюхина, 1985; Овсяный и др., 2001; Миронов и др., 2003; Алемов и др., 2007). На каждом исследованном участке было по 12 бентосных станций на глубинах от одного до 15 м. Координаты станций определяли по GPS-навигатору. На каждой станции отбирали по три пробы донного грунта с помощью ручного водолазного дночерпателя, площадь облова 0.1 м<sup>2</sup>. Для промывки собранных проб использовали сито с диаметром

ячей 1 мм. После промывки грунт и донные организмы фиксировали 75%-ным этиловым спиртом. Обработку и разбор макрозообентосных проб проводили по стандартной методике (Володkevich, 1980). Для расчета биомассы определяли влажную массу животных. Для идентификации бентосных организмов использовали работы (Определитель..., 1968; Чухчин, 1984; Киселева, 2004). Видовые названия уточняли по Word Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/>. Всего собрано и обработано 108 проб макрозообентоса. Рассчитаны средние значения и ошибка средней численности и биомассы макрозообентоса для отдельных видов и суммарно для исследованных полигонов. Критерий  $t$ -Стьюдента использовали для оценки статистической достоверности различий средних значений численности и биомассы между исследованными полигонами. Встречаемость вида определяли как долю станций (%), на которых он был зарегистрирован, от всех станций полигона.

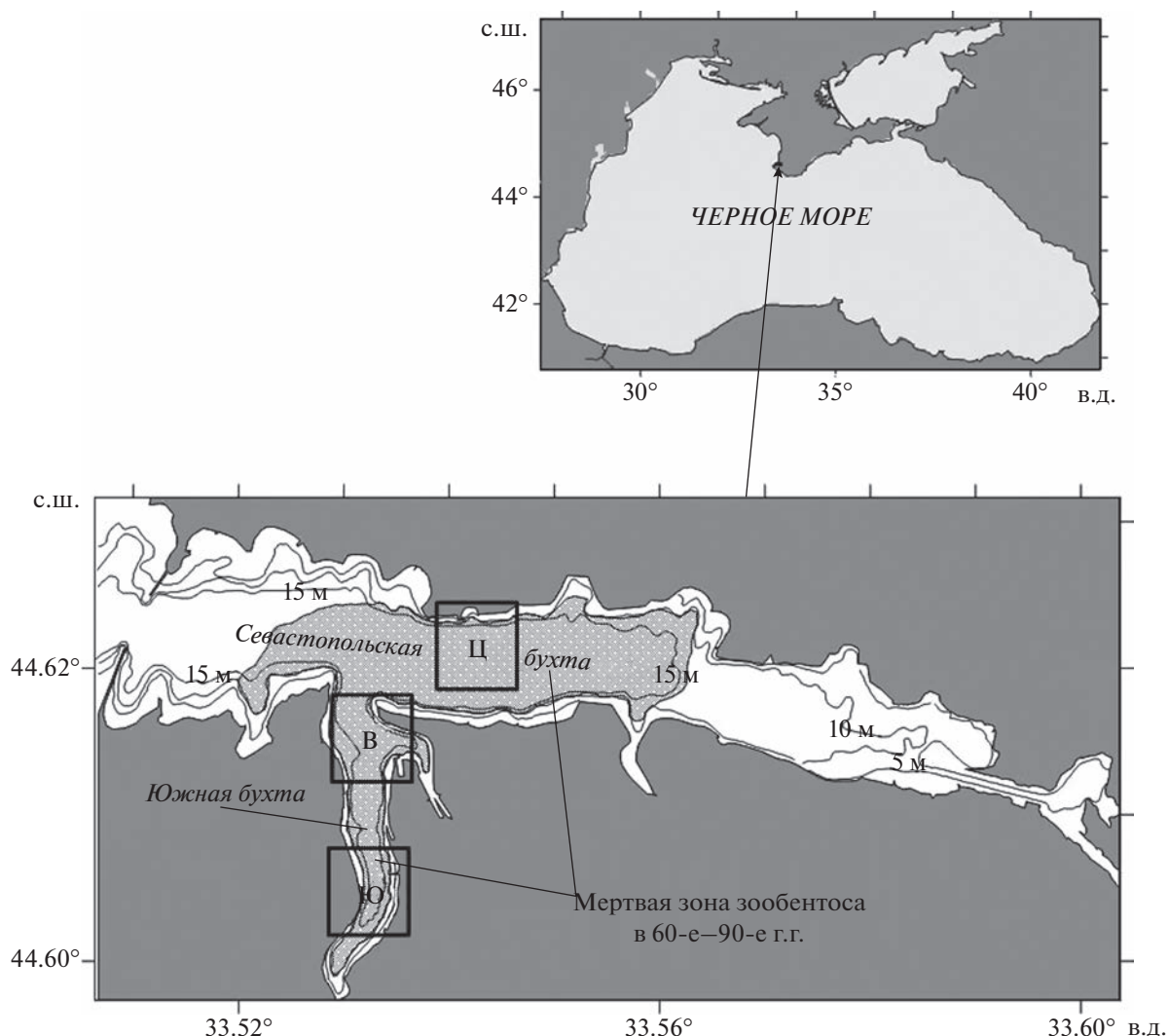
Видовое богатство на каждой станции оценивали по количеству видов донных животных в трех пробах. Карты распределения видового богатства на полигонах и окислительно-восстановительного потенциала (Eh) донного грунта в Севастопольской бухте построены в программе Golden Software Surfer v. 9 на основе интерполяции Кригинга (Kriging). Данные по окислительно-восстановительному потенциалу (Eh) донных осадков взяты из опубликованных результатов многолетних наблюдений (Миловидова, Кирюхина, 1985; Миронов и др., 2003).

Анализ межгодовых изменений видового состава макрозообентоса Севастопольской бухты проведен с помощью метода главных компонент (PCA, STATISTICA v. 6). В расчетах использованы данные присутствие/отсутствие видов в Севастопольской бухте в период исследований. Собственные значения матрицы корреляций между видами использованы для определения достоверности на уровне 0.05.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В некогда “мертвой зоне” бухт Севастопольская и Южная выявлено увеличение биомассы, численности и числа видов макрозообентоса (табл. 1, рис. 2). Видовое богатство на исследованных участках характеризовалось пространственной неоднородностью (рис. 2). Наибольшее число видов отмечено в прибрежной полосе на небольших глубинах  $\leq 10$  м.

В центральной части Севастопольской бухты уже сформировалось сообщество мидии *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819). Этот исследованный участок морского дна характеризовался более высокими величинами биомассы макрозо-



**Рис. 1.** Район и участки исследования в бухтах Севастопольская и Южная. Здесь и на рис. 2: Ц – центральный участок бух. Севастопольская (2007 г.), В – вход в бух. Южная (2011 г.), Ю – бух. Южная (2012 г.).

обентоса по сравнению с исследованными полигонами в Южной бухте (табл. 1). Однако средние значения биомассы на трех исследованных полигонах не имели статистически достоверных различий ( $t_c < 1.994$ ). В то же время, численность донных животных в бухте Южная была почти на порядок выше таковой в бухте Севастопольская и имела статистически достоверные различия для средних значений ( $t_c = 2.13\text{--}3.16 > 1.994$ ) (табл. 1). Макрозообентос здесь представляли преимущественно гидробионты, возраст которых не превышал 1.5–2 года. Если в бух. Южная зообентос отмечали на всей площади исследованных полигонов, то на полигоне в бухте Севастопольская донные животные еще отсутствовали на небольшом участке морского дна на глубине 13 м (рис. 2).

В центральной части Севастопольской бухты зарегистрировано 17 видов донных животных

(табл. 2). Доминирующий (90% суммарной биомассы макрозообентоса) вид *Mytilus galloprovincialis* имел низкий уровень встречаемости из-за неравномерного расселения на исследованном участке. Высокая встречаемость отмечена только у моллюска *Abra nitida milachewichi*, рака-отшельника *Diogenes pugilator* и полихеты *Perinereis cultrifera*, которые вместе с мидией составляли основу локального бентосного сообщества на этом участке бухты.

Массовые виды зообентоса, характерные для центральной части бух. Севастопольская, также зарегистрированы и в бухте Южная. Здесь видовой состав донных животных был богаче и большее число видов имело высокие показатели встречаемости. Это моллюски *Tritia reticulata*, *Mytilaster lineatus* и *Parvicardium exiguum*; ракообразные *Amphibalanus improvisus*, *Echinogammarus olivii* и *Microdeutopus*

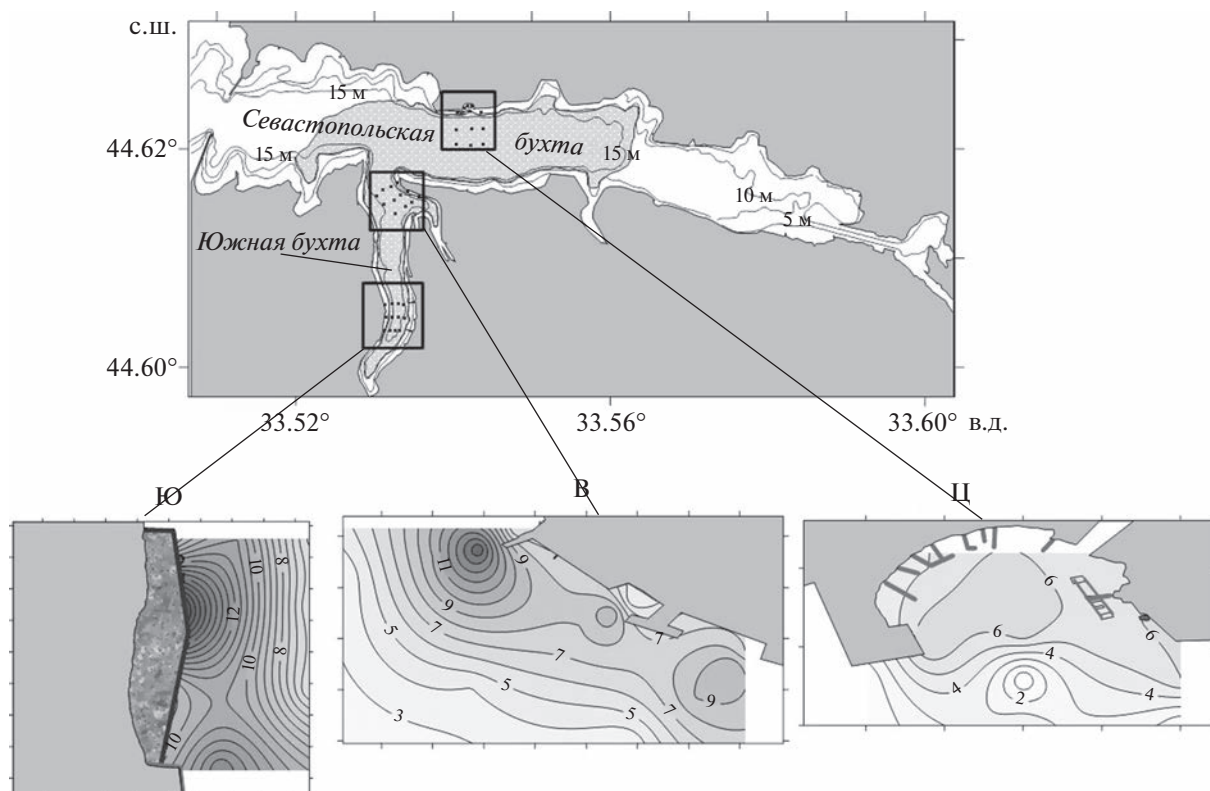


Рис. 2. Схема станций (отмечены точками) и пространственное распределение числа видов (изолинии) макрозообентоса на исследованных участках.

*gryllotalpa* и полихета *Capitella capitata*. Встречаемость во внутренней Южной бухте остальных видов бентоса не превышала 20%. На двух исследованных полигонах в бухте Южная зарегистрировано 65 видов макрозообентоса (табл. 2).

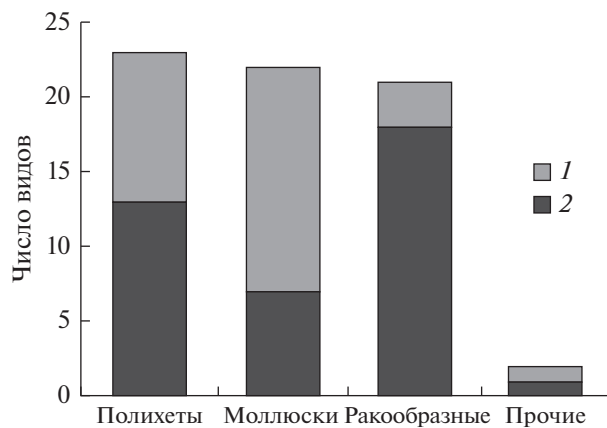


Рис. 3. Число видов, зарегистрированных ранее (1) и впервые (2) для района Севастопольской бухты, основных таксономических групп макрозообентоса на исследованных участках бухт Севастопольская и Южная.

Моллюск *Tritia neritea* и полихета *Perinereis cultrifera* впервые были найдены в Севастопольской бухте. В дополнение к этим двум видам 37 новых видов макрозообентоса были обнаружены в Южной бухте (табл. 2). Таким образом, видовой состав макрозообентоса района Севастопольской бухты пополнился 39 новыми видами. Наибольшее число видов, ранее не зарегистрированных в районе, было у моллюсков, полихет и ракообразных (рис. 3).

Полученные результаты изменений видового состава зообентоса за последние годы были сопоставлены с результатами исследований в Севастопольской бухте за столетний период (Зернов, 1913; Миловидова, 1975; Миловидова, Кирюхина, 1985; Миловидова, Алемов, 1992; Алемов, Петров, 1993; Shalovenkov, 1998, 2005; Шаловенков, 2003). Многомерный статистический анализ методом главных компонент показал, что в первых двух компонентах сосредоточена вся основная информация (56%) межгодовых изменений видового состава макрозообентоса в Севастопольской бухте. В эти две переменные включены 24 вида, исходя из оценки их корреляции с главными компонентами (табл. 3). Первая компонента (PC1) коррелирует с группой бентосных видов, которые исчезли или оставались в бухте в течение всего XX в. Вторая компонента (PC2) коррелирует с видами,

**Таблица 2.** Видовой состав и показатели количественного обилия (средние значения и ошибка средней) макрозообентоса на исследованных участках в бухтах Севастопольская и Южная

| Вид                                                               | бух. Севастопольская,<br>участок “Ц”<br>2007 г. |          |          | Вход в бух. Южная,<br>участок “В”,<br>2011 г. |          |          | бух. Южная,<br>участок “Ю”<br>2012 г. |          |          |
|-------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|----------|----------|-----------------------------------------------|----------|----------|---------------------------------------|----------|----------|
|                                                                   | <i>B</i>                                        | <i>N</i> | <i>F</i> | <i>B</i>                                      | <i>N</i> | <i>F</i> | <i>B</i>                              | <i>N</i> | <i>F</i> |
| <b>Polychaeta</b>                                                 |                                                 |          |          |                                               |          |          |                                       |          |          |
| <b>**Phyllodoce mucosa</b><br>(Örsted, 1843)                      | —                                               | —        | —        | 0.001 ± 0.001                                 | 2 ± 2    | 8        | —                                     | —        | —        |
| <b>Genetyllis tuberculata</b><br>(Bobretzky, 1868)                | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.002 ± 0.002                         | 1 ± 1    | 8        |
| <b>**Mysta picta</b><br>(Quatrefages, 1866)                       | 0.004 ± 0.004                                   | *        | 8        | 0.001 ± 0.001                                 | 1 ± 1    | 8        | —                                     | —        | —        |
| <b>**Harmothoe imbricata</b><br>(L., 1767)                        | —                                               | —        | —        | 0.001 ± 0.001                                 | *        | 8        | —                                     | —        | —        |
| <b>**H. reticulata</b><br>(Claparède, 1870)                       | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.009 ± 0.007                         | 2 ± 1    | 23       |
| <b>**Polynoe scolopendrina</b><br>(Savigny, 1822)                 | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.034 ± 0.026                         | 4 ± 3    | 15       |
| <b>**Pholoe inornata</b><br>(Johnston, 1839)                      | —                                               | —        | —        | 0.001 ± 0.001                                 | 1 ± 1    | 8        | 0.001 ± 0.001                         | *        | 8        |
| <b>Glycera tridactyla</b><br>(Schmarda, 1861)                     | —                                               | —        | —        | 0.010 ± 0.008                                 | 1 ± 1    | 17       | —                                     | —        | —        |
| <b>Alitta succinea</b> (Leuckart, 1847)                           | 0.006 ± 0.004                                   | 1 ± 1    | 17       | 0.006 ± 0.005                                 | 2 ± 1    | 25       | 0.010 ± 0.007                         | 2 ± 2    | 15       |
| <b>Hediste diversicolor</b><br>(O.F. Müller, 1776)                | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.0001 ± 0.0001                       | 1 ± 1    | 8        |
| <b>**Perinereis cultrifera</b><br>(Grube, 1840)                   | 0.032 ± 0.025                                   | 3 ± 1    | 42       | 0.174 ± 0.094                                 | 6 ± 2    | 50       | 0.003 ± 0.002                         | 2 ± 1    | 23       |
| <b>**Platynereis dumerilii</b><br>(Audouin & Milne Edwards, 1834) | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.001 ± 0.001                         | 1 ± 1    | 8        |
| <b>Nephtys hombergii</b><br>(Savigny in Lamarck, 1818)            | —                                               | —        | —        | 0.074 ± 0.050                                 | 1 ± 1    | 17       | —                                     | —        | —        |
| <b>**Eunice vittata</b><br>(Delle Chiaje, 1828)                   | —                                               | —        | —        | 0.006 ± 0.006                                 | 2 ± 2    | 8        | —                                     | —        | —        |
| <b>Lysidice ninetta</b> (Lamarck, 1818)                           | —                                               | —        | —        | 0.021 ± 0.021                                 | 1 ± 1    | 8        | —                                     | —        | —        |
| <b>**Protodorvillea kefersteini</b><br>(McIntosh, 1869)           | —                                               | —        | —        | 0.007 ± 0.006                                 | 4 ± 3    | 17       | 0.001 ± 0.001                         | 1 ± 1    | 8        |
| <b>**Malacoceros tetracerus</b><br>(Schmarda, 1861)               | —                                               | —        | —        | 0.004 ± 0.002                                 | 2 ± 1    | 25       | —                                     | —        | —        |
| <b>Prionospio cirrifera</b><br>(Wirén, 1883)                      | —                                               | —        | —        | 0.001 ± 0.001                                 | 1 ± 1    | 8        | 0.002 ± 0.002                         | 1 ± 1    | 8        |
| <b>**Caulleriella bioculata</b><br>(Keferstein, 1862)             | —                                               | —        | —        | 0.003 ± 0.003                                 | *        | 8        | —                                     | —        | —        |
| <b>Heteromastus filiformis</b><br>(Claparède, 1864)               | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.001 ± 0.001                         | 1 ± 1    | 8        |
| <b>Capitella capitata</b><br>(Fabricius, 1780)                    | 0.001 ± 0.001                                   | *        | 8        | 0.002 ± 0.001                                 | 6 ± 4    | 33       | 0.019 ± 0.009                         | 25 ± 9   | 69       |
| <b>Lagis koreni</b> (Malmgren, 1866)                              | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.020 ± 0.020                         | 1 ± 1    | 8        |
| <b>**Spirobranchus triqueter</b><br>(L., 1758)                    | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.001 ± 0.001                         | *        | 8        |

Таблица 2. Продолжение

| Вид                                                      | бух. Севастопольская,<br>участок "Ц"<br>2007 г. |          |          | Вход в бух. Южная,<br>участок "В",<br>2011 г. |           |          | бух. Южная,<br>участок "Ю"<br>2012 г. |           |          |
|----------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|----------|----------|-----------------------------------------------|-----------|----------|---------------------------------------|-----------|----------|
|                                                          | <i>B</i>                                        | <i>N</i> | <i>F</i> | <i>B</i>                                      | <i>N</i>  | <i>F</i> | <i>B</i>                              | <i>N</i>  | <i>F</i> |
| <b>Crustacea</b>                                         |                                                 |          |          |                                               |           |          |                                       |           |          |
| <i>Amphibalanus impro-visus</i><br>(Darwin, 1854)        | 0.504 ± 0.310                                   | 25 ± 19  | 25       | 2.048 ± 0.861                                 | 289 ± 119 | 67       | 4.813 ± 1.799                         | 703 ± 238 | 92       |
| ** <i>Nototropis guttatus</i><br>(Costa, 1853)           | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.001 ± 0.001                         | *         | 8        |
| ** <i>Gammarus insensibilis</i><br>(Stock, 1966)         | —                                               | —        | —        | 0.021 ± 0.008                                 | 3 ± 1     | 42       | —                                     | —         | —        |
| ** <i>Echinogammarus olivii</i><br>(Milne-Edwards, 1830) | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.031 ± 0.010                         | 10 ± 2    | 77       |
| ** <i>Apherusa bispinosa</i><br>(Bate, 1857)             | —                                               | —        | —        | 0.002 ± 0.001                                 | 2 ± 1     | 25       | —                                     | —         | —        |
| ** <i>Melita palmata</i><br>(Montagu, 1804)              | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.003 ± 0.002                         | 2 ± 1     | 23       |
| ** <i>Microdeutopus gryllotalpa</i><br>(Costa, 1853)     | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.003 ± 0.002                         | 3 ± 2     | 31       |
| ** <i>M. versiculatus</i> (Bate, 1856)                   | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.001 ± 0.001                         | 1 ± 1     | 8        |
| ** <i>Chelikorophium nobile</i><br>(G.O. Sars, 1895)     | —                                               | —        | —        | 0.001 ± 0.001                                 | 1 ± 1     | 8        | —                                     | —         | —        |
| ** <i>Iphinoe maeotica</i><br>(Sowinsky, 1893)           | —                                               | —        | —        | 0.001 ± 0.001                                 | 1 ± 1     | 8        | —                                     | —         | —        |
| ** <i>I. tenella</i> (Sars, 1878)                        | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.001 ± 0.001                         | 2 ± 1     | 15       |
| ** <i>Limnoria tuberculata</i><br>(Sowinsky, 1884)       | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.001 ± 0.001                         | *         | 8        |
| ** <i>Lekanesphaera hookeri</i><br>(Leach, 1814)         | —                                               | —        | —        | 0.008 ± 0.008                                 | *         | 8        | —                                     | —         | —        |
| ** <i>Heterotanaïs oerstedii</i><br>(Kroyer, 1842)       | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.001 ± 0.001                         | 1 ± 1     | 8        |
| ** <i>Hippolyte leptocerus</i><br>(Heller, 1863)         | —                                               | —        | —        | 0.001 ± 0.001                                 | 1 ± 1     | 8        | 0.002 ± 0.002                         | *         | 8        |
| ** <i>Athanas nitescens</i><br>(Leach, 1813)             | 0.009 ± 0.009                                   | *        | 8        | —                                             | —         | —        | —                                     | —         | —        |
| ** <i>Pestarella candida</i><br>(Olivi, 1792)            | 0.642 ± 0.642                                   | *        | 8        | 0.002 ± 0.002                                 | *         | 8        | —                                     | —         | —        |
| <i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)                   | 0.300 ± 0.153                                   | 8 ± 4    | 42       | 0.478 ± 0.210                                 | 15 ± 6    | 58       | 0.370 ± 0.205                         | 1 ± 1     | 15       |
| ** <i>Pisidia longimana</i><br>(Risso, 1816)             | —                                               | —        | —        | 0.108 ± 0.108                                 | 2 ± 2     | 8        | —                                     | —         | —        |
| <i>Rhithropanopeus harrisi</i><br>(Gould, 1841)          | 4.809 ± 3.252                                   | 1 ± 1    | 17       | —                                             | —         | —        | —                                     | —         | —        |
| <b>Gastropoda</b>                                        |                                                 |          |          |                                               |           |          |                                       |           |          |
| ** <i>Tricolia pullus</i><br>(L., 1758)                  | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.009 ± 0.006                         | 1 ± 1     | 15       |
| ** <i>Gibbula albida</i> (Gmelin, 1791)                  | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.034 ± 0.034                         | *         | 8        |
| <i>G. divaricata</i> (Linnaeus, 1758)                    | —                                               | —        | —        | 0.590 ± 0.460                                 | 3 ± 2     | 17       | —                                     | —         | —        |
| <i>Rissoa membranacea</i><br>(J. Adams, 1800)            | —                                               | —        | —        | 0.005 ± 0.005                                 | 1 ± 1     | 8        | —                                     | —         | —        |
| <i>R. splendida</i> (Eichwald, 1830)                     | —                                               | —        | —        | —                                             | —         | —        | 0.004 ± 0.004                         | *         | 8        |

Таблица 2. Окончание

| Вид                                                   | бух. Севастопольская,<br>участок “Ц”<br>2007 г. |          |          | Вход в бух. Южная,<br>участок “В”,<br>2011 г. |          |          | бух. Южная,<br>участок “Ю”<br>2012 г. |          |          |
|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|----------|----------|-----------------------------------------------|----------|----------|---------------------------------------|----------|----------|
|                                                       | <i>B</i>                                        | <i>N</i> | <i>F</i> | <i>B</i>                                      | <i>N</i> | <i>F</i> | <i>B</i>                              | <i>N</i> | <i>F</i> |
| <i>Calyptrea chinensis</i><br>(L., 1758)              | —                                               | —        | —        | 0.130 ± 0.120                                 | 4 ± 4    | 17       | —                                     | —        | —        |
| <i>Tritia reticulata</i> (L., 1758)                   | 5.701 ± 2.224                                   | 7 ± 2    | 75       | 3.215 ± 1.517                                 | 5 ± 2    | 33       | 8.601 ± 2.428                         | 14 ± 4   | 77       |
| ** <i>T. neritea</i> (L., 1758)                       | 0.241 ± 0.177                                   | 2 ± 2    | 17       | 0.062 ± 0.062                                 | 1 ± 1    | 8        | 0.063 ± 0.047                         | 1 ± 1    | 15       |
| ** <i>T. pellucida</i> (Risso, 1826)                  | —                                               | —        | —        | 0.034 ± 0.034                                 | 1 ± 1    | 8        | —                                     | —        | —        |
| <i>Rapana venosa</i><br>(Valenciennes, 1846)          | 2.007 ± 2.007                                   | 1 ± 1    | 8        | 33.333 ± 33.333                               | 2 ± 2    | 8        | —                                     | —        | —        |
| <b>Bivalvia</b>                                       |                                                 |          |          |                                               |          |          |                                       |          |          |
| <i>Mytilaster lineatus</i><br>(Gmelin, 1791)          | 0.223 ± 0.204                                   | 5 ± 3    | 33       | 0.749 ± 0.467                                 | 22 ± 10  | 50       | 5.698 ± 2.108                         | 98 ± 40  | 77       |
| <i>Mytilus galloprovincialis</i><br>(Lamarck, 1819)   | 116.316 ± 114.178                               | 27 ± 26  | 17       | 0.005 ± 0.005                                 | *        | 8        | 0.563 ± 0.520                         | 9 ± 4    | 46       |
| <i>Lucinella divaricata</i><br>(L., 1758)             | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.006 ± 0.006                         | 1 ± 1    | 8        |
| <i>Cerastoderma glaucum</i><br>(Bruguère, 1789)       | 0.342 ± 0.225                                   | 3 ± 2    | 33       | —                                             | —        | —        | 1.488 ± 1.434                         | 1 ± 1    | 15       |
| <i>Parvicardium exiguum</i><br>(Gmelin, 1791)         | —                                               | —        | —        | 0.150 ± 0.130                                 | 1 ± 1    | 17       | 0.271 ± 0.201                         | 3 ± 1    | 39       |
| ** <i>Gouldia minima</i><br>(Montagu, 1803)           | —                                               | —        | —        | 0.010 ± 0.007                                 | 2 ± 1    | 17       | 0.012 ± 0.012                         | 1 ± 1    | 8        |
| <i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)                       | —                                               | —        | —        | 0.069 ± 0.067                                 | 1 ± 1    | 17       | —                                     | —        | —        |
| ** <i>Irus irus</i> (L., 1758)                        | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.004 ± 0.004                         | *        | 8        |
| <i>Chamelea gallina</i> (L., 1758)                    | 0.001 ± 0.001                                   | *        | 8        | 0.010 ± 0.010                                 | *        | 8        | —                                     | —        | —        |
| ** <i>Spisula subtruncata</i><br>(da Costa, 1778)     | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.001 ± 0.001                         | 1 ± 1    | 8        |
| <i>Abra nitida milachewichi</i><br>(Neveeskaja, 1963) | 0.488 ± 0.216                                   | 5 ± 2    | 42       | 0.007 ± 0.004                                 | 2 ± 1    | 33       | 0.011 ± 0.010                         | 2 ± 2    | 15       |
| <i>A. segmentum</i> (Récluz, 1843)                    | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.169 ± 0.125                         | 2 ± 2    | 15       |
| <b>Echinodermata</b>                                  |                                                 |          |          |                                               |          |          |                                       |          |          |
| ** <i>Stereoderma kirchbergii</i><br>(Heller, 1868)   | —                                               | —        | —        | —                                             | —        | —        | 0.004 ± 0.003                         | 2 ± 1    | 15       |
| <b>Insecta</b>                                        |                                                 |          |          |                                               |          |          |                                       |          |          |
| <i>Thalassomyia frauenfeldi</i><br>(Schiner, 1856)    | —                                               | —        | —        | 0.001 ± 0.001                                 | *        | 8        | —                                     | —        | —        |

Примечание. *B* — биомасса, г/м<sup>2</sup>; *N* — численность, экз./м<sup>2</sup>; *F* — встречаемость, %; “—” — отсутствие вида.

\* — один экз. на 3 м<sup>2</sup>.

\*\* — виды, зарегистрированные впервые в районе исследований.

которые вновь отмечены в бухте после многолетнего отсутствия или же впервые зарегистрированы здесь.

Результаты многомерного статистического анализа представлены в виде “фазовой траектории” межгодовых изменений видового состава макрозообентоса на факторном плане главных компонент (рис. 4). На основании выполненных

расчетов можно выделить три периода в межгодовых изменениях видового состава зообентоса Севастопольской бухты за прошедшие сто лет. Первый период (начало XX в.) характеризуется богатым видовым составом донных животных, второй (1929–1990) — выживанием устойчивых к антропогенным нагрузкам отдельных видов и третий (1990–по настоящее время) — заселением ранее

**Таблица 3.** Статистический анализ корреляции видов макрозообентоса с главными компонентами (метод главных компонент)

| Вид                                | PC1           | PC2          |
|------------------------------------|---------------|--------------|
| <b>Polychaeta</b>                  |               |              |
| <i>Genetyllis tuberculata</i>      | <b>−0.804</b> | 0.326        |
| <i>Glycera tridactyla</i>          | <b>−0.750</b> | 0.074        |
| <i>Alitta succinea</i>             | 0.031         | <b>0.818</b> |
| <i>Nephtys hombergii</i>           | <b>0.440</b>  | −0.363       |
| <i>Lysidice ninetta</i>            | <b>−0.750</b> | 0.074        |
| <i>Capitella capitata</i>          | −0.443        | <b>0.500</b> |
| <i>Sabellaria taurica</i>          | <b>−0.951</b> | −0.276       |
| <i>Lagis koreni</i>                | <b>−0.804</b> | 0.326        |
| <i>Melinna palmata</i>             | <b>−0.565</b> | −0.264       |
| <b>Crustacea</b>                   |               |              |
| <i>Diogenes pugilator</i>          | <b>−0.594</b> | <b>0.625</b> |
| <i>Liocarcinus navigator</i>       | <b>−0.951</b> | −0.276       |
| <i>Echinogammarus olivii</i>       | −0.141        | <b>0.718</b> |
| <i>Microdeutopus gryllotalpa</i>   | −0.141        | <b>0.718</b> |
| <b>Gastropoda</b>                  |               |              |
| <i>Lepidochitona caprearum</i>     | <b>−0.951</b> | −0.276       |
| <i>Rissoa splendida</i>            | <b>−0.728</b> | <b>0.514</b> |
| <i>Cerithium vulgatum</i>          | <b>−0.667</b> | −0.380       |
| <b>Bivalvia</b>                    |               |              |
| <i>Ostrea edulis</i>               | <b>−0.951</b> | −0.276       |
| <i>Mytilus galloprovincialis</i>   | <b>−0.525</b> | <b>0.686</b> |
| <i>Flexopecten glaber ponticus</i> | <b>−0.951</b> | −0.276       |
| <i>Polititapes aureus</i>          | <b>−0.951</b> | −0.276       |
| <i>Abra segmentum</i>              | <b>−0.501</b> | 0.329        |
| <i>A. nitida milachewichi</i>      | 0.094         | <b>0.411</b> |
| <b>Ascidacea</b>                   |               |              |
| <i>Molgula euprocta</i>            | <b>−0.951</b> | −0.276       |
| <i>Botryllus schlosseri</i>        | <b>−0.951</b> | −0.276       |
| <i>Ascidella aspersa</i>           | <b>−0.565</b> | −0.264       |

Примечание. Жирным шрифтом обозначены виды макрозообентоса, имеющие высокие значения корреляции с первой (PC1) и второй (PC2) компонентами видового состава.

“исчезнувших” и новых видов зообентоса. Следует отметить, что “траектория” на факторном плане изменений видового состава зообентоса в третий период проходит вдоль второй компоненты (PC2), которая коррелирует ( $R = 0.790$ ,  $p < 0.05$ ) с температурными изменениями в летние месяцы за эти годы (рис. 4). Траектория изменений не замкнута и направлена почти вдоль оси второй компоненты, указывая на действие других факторов с конца XX в.

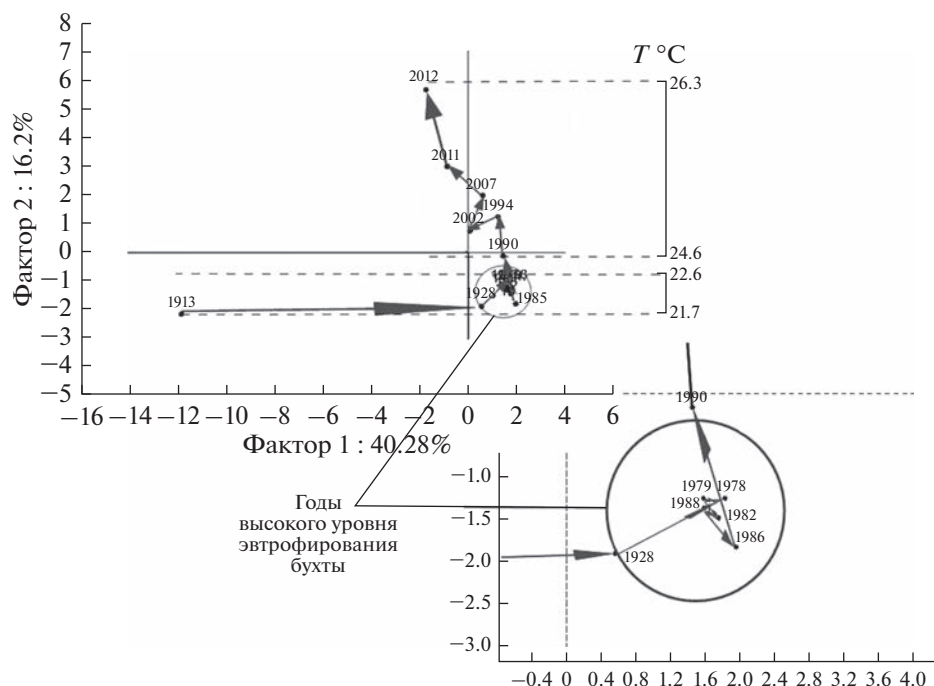
## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Увеличение численности, биомассы и числа видов донных животных свидетельствует о восстановительных тенденциях, которые охватили даже сильно загрязненные участки бух. Севастопольская и бух. Южная. Высокое видовое богатство макрозообентоса необычно для донных сообществ в этих частях исследованных бухт, поскольку макрозообентос почти отсутствовал здесь в период высокого уровня эвтрофирования и нефтяного загрязнения в 80-е годы (Миловидова, Кирюхина, 1985).

Восстановительные тенденции для макрозообентоса Севастопольской бухты отмечали уже в конце 90-х годов, они сохраняются и в XXI в. (Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005; Алемов, 2021). Как следует из полученных результатов, позитивные изменения затронули теперь и Южную бухту. Так, только 9 видов макрозообентоса зарегистрировано в бухте в 2000 г., в 2006 г. — 19 видов (Алемов и др., 2007), сейчас — 65. В 2006 г. максимальная биомасса зообентоса здесь достигала 278.5 г/м<sup>2</sup>, плотность была ≤1000 экз./м<sup>2</sup> (Алемов и др., 2007). В 2011–2012 гг. максимальная биомасса зообентоса уже была >400 г/м<sup>2</sup>, плотность — 2600 экз./м<sup>2</sup> на мелководных участках (≤10 м) этой бухты. Средняя плотность макрозообентоса в последние годы выросла в 1.5 раза по сравнению с 2006 г. При этом, средние значения биомассы в 2006 и в 2011–2012 гг. не имели больших различий — ~40 г/м<sup>2</sup>.

Несмотря на восстановительную динамику в некогда “мертвой зоне”, биомасса и плотность макрозообентоса все еще остаются более низкими по сравнению с благополучными участками Севастопольской бухты. Например, эти показатели для донных животных на входе и у основания Севастопольской бухты были в 2–3 раза выше по сравнению с участками в центральной части и в Южной бухте (Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005). Встречаемость массовых видов на исследованных трех полигонах варьировала от 25 до 42% и значительно уступала их встречаемости на участках с меньшей антропогенной нагрузкой (на входе и у основания Севастопольской бухты). Современное состояние видового богатства, биомассы и плотности зообентоса указывает на происходящие изменения в экосистеме всей Севастопольской бухты, включая и внутренние бухты.

Тенденции улучшения состояния зообентоса не были связаны со снижением уровня загрязнений, поскольку содержание нефтепродуктов в донных осадках здесь явно не уменьшилось за последние 5–10 лет (Алемов и др., 2007; Wilson et al., 2008). Однако, стоит обратить внимание на некоторые экологические изменения, происходящие в Севастопольской бухте за последние 10–15 лет. Так, в 80-е годы, уровень окислительно-восстановительного потенциала (Eh) донных осадков



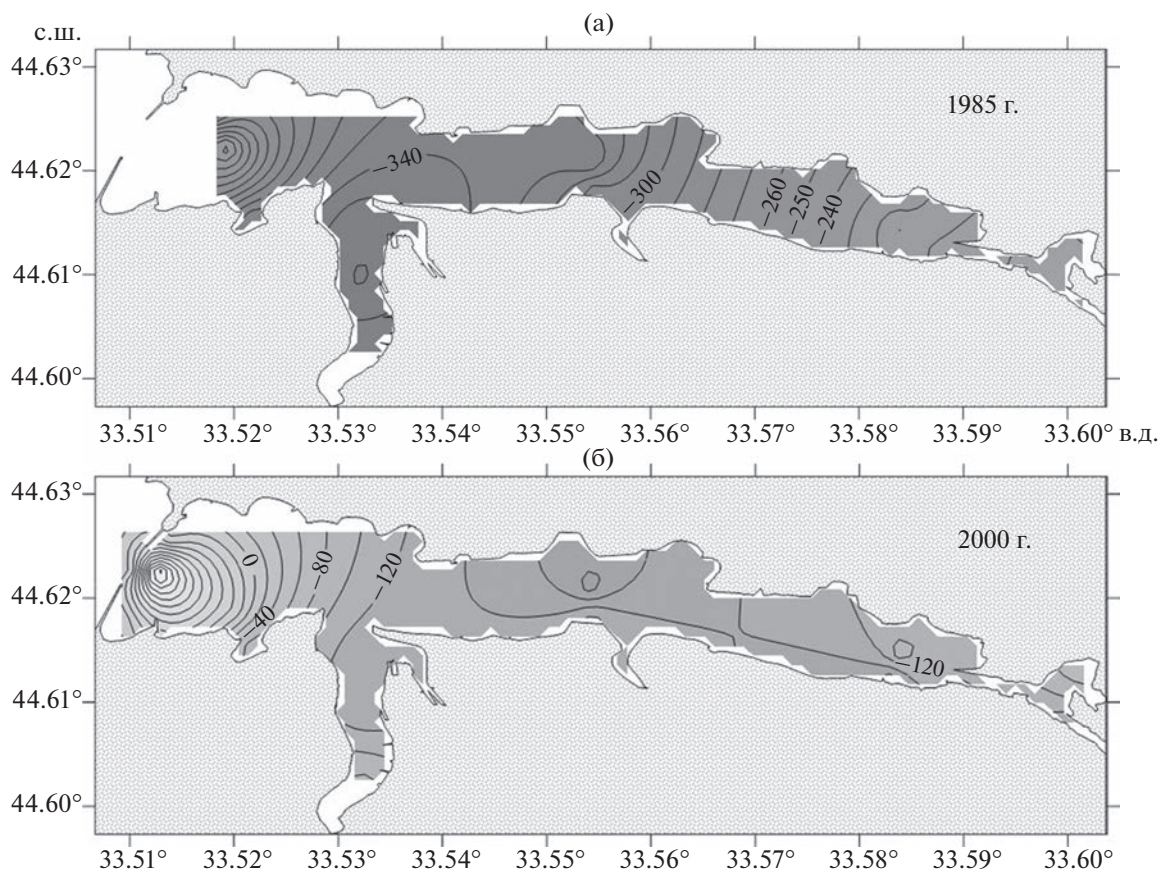
**Рис. 4.** “Фазовая траектория” в факторной плоскости изменчивости видового состава макрозообентоса в Севастопольской бухте в течение 100 лет.  $T^{\circ}\text{C}$  — среднемесячная температура воды в поверхностном слое воды в августе. По: (Зернов, 1913; Миловидова, 1975; Миловидова, Кириухина, 1985; Миловидова, Алемов, 1992; Shalovenkov, 1998; Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005) и материалы настоящего исследования.

варьировал от  $-340$  до  $-190$  мВ и даже не достигал положительных значений. В 2000 г. значения этого показателя значительно возросли и варьировали уже в пределах от  $-189$  до  $+31$  мВ. Сопоставление карт пространственного распределения уровня редокс-потенциала в донных осадках за 1985 и 2000 гг. демонстрирует значительные изменения окислительно-восстановительных условий в бухте в конце двадцатого века (рис. 5). Возрастание Eh наблюдается в донных отложениях по всей акватории, в том числе и в некогда “мертвой зоне”, где сейчас зарегистрировано увеличение биомассы, численности и видового богатства макрозообентоса. Значения редокс-потенциала коррелируют с уровнем накопления  $\text{C}_{\text{орг}}$  в поверхностном слое донных осадков Севастопольской бухты (Osadchaya et al., 2003). Поступление и накопление органических веществ на дне бухты происходит за счет разных источников, один из которых — отмирающие клетки фитопланктона.

Следует отметить, что в последние годы наблюдается значительное снижение уровня первичной продукции фитопланктона в летние месяцы. Так, если в 80-е годы биомасса летнего фитопланктона могла достигать  $26000 \text{ мг/м}^3$  (Сеничева, 1980), то в последние десятилетия биомасса в летний сезон не превышала  $2000\text{--}4000 \text{ мг/м}^3$  (Стельмах и др., 2001; Берсенева, Геворгиз, 2003; Лопухина, Манжос, 2005; Стельмах и др., 2009; Stel-

makh et al., 2010). Возможно, понижение уровня первичной продукции в летний сезон — одна из причин изменений окислительно-восстановительных условий донных осадков за счет уменьшения седиментационного потока отмирающего фитопланктона, что оказывает влияние на содержание кислорода в придонных слоях. Если в 70–90-х годах степень насыщения кислородом в придонном слое воды “мертвой зоны” могла снижаться почти до 20% в летний период, то в последние 10–15 лет этот показатель не опускается ниже уровня 70% (Долотов и др., 2005; Иванов и др., 2006).

Эти экологические изменения, охватывающие всю акваторию бухты, наблюдаются при ежегодном увеличении летней температуры воды. Только за последние 20–25 лет среднемесячная температура воды в Севастопольской бухте для августа поднялась на  $3.9^{\circ}\text{C}$  (Белокопытов, 2014). В прилегающих к Севастопольской бухте открытых акваториях также зарегистрированы изменения видового состава, плотности и биомассы донных животных в бентосных сообществах (Киселева, 1988; Wilson et al., 2008). Кроме того, возрастание числа видов, биомассы и численности зообентоса отмечают в последние годы у побережья Румынии и Болгарии (Prodanov et al., 2001; Osadchaya et al., 2003; Dumitrache, Abaza, 2004; Dumitrache, 2013). Изменения показателей количественного обилия макрозообентоса охватывают и другие районы



**Рис. 5.** Пространственное распределение окислительно-восстановительного потенциала (Eh) донных осадков в акватории бух. Севастопольская и ее внутренних бухт в 1985 (а) и 2000 (б) гг. Карты построены по данным работ (Миловидова, Кирюхина, 1985; Миронов и др., 2003).

Черного моря. Вероятно, их рост вызван масштабными изменениями в экологических процессах, связанных с изменениями температуры воды (как климатического фактора) по всей акватории Черного моря, начиная с конца 90-х годов (Ильин, 2012; Белокопытов, 2013).

**Выводы.** На участках некогда “мертвой зоны” Севастопольской бухты идут процессы сукцессии и частичного восстановления зообентосных сообществ, которые были разрушены еще в начале XX в. Заселение ранее исчезнувших и новых для бухты видов зообентоса происходит в период очевидных экологических изменений, охватывающих всю акваторию бухты.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алемов С.В. 2021. Межгодовая и сезонная динамика сообществ макрозообентоса Севастопольской бухты (Черное море) в начале XXI века на участках с различным уровнем загрязнения. Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. №: 1 (17). С. 3. <https://doi.org/10.21072/eeco.2021.17.01>
- Алемов С.В., Бурдиян Н.В., Гусева Е.В. и др. 2007. Санитарно-экологические исследования акватории Севастополя (Черное море) // Экология моря. Вып. 73. С. 5.
- Алемов С.В., Петров А.Н. 1993. Распределение, количественные характеристики и показатели состояния зообентоса в бухтах, различающихся по степени загрязнения // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. Киев: Наукова думка. С. 25.
- Белокопытов В.Н. 2013. О климатической изменчивости термохалинной структуры Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 27. С. 226. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/56943>
- Белокопытов В.Н. 2014. Климатическая изменчивость плотностной структуры Черного моря // Украинский гидрометеорол. журн. № 14. С. 227.
- Берсенева Г.П., Геворгиз Н.С. 2003. Изменчивость концентрации хлорофилла и феофитина в фитопланктоне Севастопольской бухты за период 2000–2001 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов

- шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 8. С. 90.
- Володкович Ю.Л. 1980. Методы изучения морского бентоса // Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. Ленинград: Гидрометеиздат. С. 150.
- Долотов В.В., Кондратьев С.И., Ляшенко С.В. 2005. Внутригодовые (сезонные) изменения общего содержания биогенных элементов и кислорода в различных районах Севастопольской бухты // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 12. С. 167.
- Зернов С.А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Императорской Академии Наук. Серия 8. Т. 32. № 1.
- Иванов В.А., Овсяный Е.И., Репетин Н. и др. 2006. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Ильин Ю.П. 2012. Вклад региональных и глобальных факторов в межгодовую изменчивость гидрометеорологических условий прибрежной зоны Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 26. Т. 1. С. 117. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/56808>
- Киселева М.И. 1988. Характеристика многолетних изменений бентоса в прибрежной зоне района Севастополя // Экология моря. Т. 28. С. 26.
- Киселева М.И. 2004. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. Апатиты: Колеский науч. центр РАН.
- Лопухина О.А., Манжос Л.А. 2005. Фитопланктон Севастопольской бухты (Черное море) в теплый и холодный периоды 2001–2002 гг. // Экология моря. Вып. 69. С. 25.
- Миловидова Н.Ю. 1975. Изменения донных биоценозов Севастопольских бухт за период с 1913 по 1973 гг. // Биология моря. Вып. 36. С. 117.
- Миловидова Н.Ю., Алемов С.В. 1992. Зообентос мягких грунтов Севастопольской бухты и прилегающих районов // Молисмология Черного моря. Киев: Наукова думка. С. 263.
- Миловидова Н.Ю., Кирюхина Л.Н. 1985. Черноморский макрозообентос в санитарно-биологическом аспекте. Киев: Наукова думка.
- Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В. 2003. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольских бухт в XX веке. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Овсяный Е.И., Романов А.С., Миньковская Р.Я. и др. 2001. Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сборник научных трудов МГИ НАН Украины. Севастополь. Вып. 2. С. 138.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 1. 1968. Киев: Наукова думка.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2. 1969. Киев: Наукова думка.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. 1972. Киев: Наукова думка.
- Сеничева М.И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты // Экология моря. 1980. Вып. 1. С. 3.
- Стельмах Л.В., Бабич И.И., Ляшенко С.В. 2002. Сезонные изменения концентрации хлорофилла “а” и отношения органический углерод/хлорофилл “а” в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя по результатам исследований в 2000–2001 гг. // Экология моря. Вып. 61. С. 64.
- Стельмах Л.В., Сеничева М.И., Бабич И.И. 2009. Эколого-физиологические основы “цветения” воды, вызываемого *Emiliania huxleyi* в Севастопольской бухте // Экология моря. Вып. 77. С. 28.
- Чухчин В.Д. 1984. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка.
- Шаловенков Н.Н. 2003. Изменение видовой структуры бентосных сообществ рыхлых грунтов в Севастопольской бухте в течение века // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 9. С. 262.
- Dumitrache C. 2013. Zoobenthos // Report on the state of the Black Sea marine and coastal environment in 2012. Cercetări Marine – Recherches Marines. Constanța. V. 43. P. 86.
- Dumitrache C., Abaza V. 2004. The present state of benthic communities in the Romanian coastal waters // Cercetări Marine. INCDM. V. 35. P. 61.
- Osadchaya T.S., Ovsyany E.I., Kemp R. et al. 2003. Organic carbon and oil hydrocarbons in bottom sediments of the Sevastopol Bay (The Black Sea) // Морской экол. журн. Т. 2. № 2. С. 94.
- Prodanov K., Moncheva S., Konsulov A. et al. 2001. Recent ecosystem trends along the Bulgarian Black Sea coast // Proceeding of the Institute of Oceanology. Varna: Bulgarian Academy of Sciences. V. 3. P. 110.
- Shalovenkov N.N. 1998. Changing of the Benthic Communities in the Sevastopol Bay Estuary During the Last Eighty Years // NATO TU-Black Sea Project ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. Netherlands: Kluwer Acad. Publ. V. 1. P. 301.
- Shalovenkov N.N. 2005. Restoration of some biological parts after reduction of anthropogenous loading in ecosystem of the Sevastopol Bay (the Black Sea) // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. V. 10. P. 105.
- Stelmakh L.V., Senecheva M.I., Kuftarkova E.A. 2010. Long-term variability of the structural and functional characteristics of phytoplankton in the Sevastopol Bay // J. Environ. Protect. Ecol. V. 11. Iss. 1. P. 182.
- Wilson J.G., Osadchaya T.S., Alyomov S.V. 2008. Long-term changes in the status of Sevastopol Bay and the Crimean coast: Anthropogenic and climatic influences // Hydrobiologia. V. 606. Issue. 1. P. 153.

## **Tendency of an Increase in the Abundance of Macrozoobenthos Species in the Sevastopol Bay (Black Sea)**

**N. N. Shalovenkov\***

*The Centre for Ecological Studies, Sevastopol, Russia*

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

In the Sevastopol Bay, degradation of species composition and communities of the zoobenthos began to be shown in the 20's–30's years and has reached maximum demonstration in the 60s–90s years of the last century. Only five species of macrozoobenthos were the most resistant at high anthropogenous loadings and eutrophication in those years. The relative recovery of the species composition and the improvement of benthic biological parameters are observed in the bay since the beginning of the 21st century. The zoobenthos was replenished by 39 new species which here were not marked earlier. Mollusca, Crustacea and Polychaete, among taxonomic groups of zoobenthos, had the greatest quantity of new species. Registration of the zoobenthic animals even in areas, which were earlier as “dead zone”, indicates an improvement of habitat in the Bay. The reduction of the eutrophic level, the oxygen regime improvement and the area expansion with oxidizing conditions in bottom sediment were the major factors in improving benthic habitats in the Sevastopol Bay. These ecological changes coincided with increase of water temperature in the summer period. The positive tendencies for a zoobenthos are typical for the Romania, Bulgarian coasts in the last decade.

**Keywords:** zoobenthos, species composition, biomass, abundance, habitat, climate change, Sevastopol Bay, Black Sea

## ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5

# ЗИМНЯЯ ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДРЕЙФУЮЩИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ МАЛОЙ ЛОСОСЕВОЙ РЕКИ

© 2023 г. М. В. Астахов\*

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения  
Российской академии наук, Владивосток, Россия*

\*e-mail: mvastakhov@mail.ru

Поступила в редакцию 08.07.2022 г.

После доработки 19.10.2022 г.

Принята к публикации 25.10.2022 г.

В составе зимнего сиртона малой лососевой реки доминировали личинки поденок (Ephemeroptera), личинки двукрылых (Diptera), а также взрослые водяные клещи (Hydracarina). Наличие существенной линейной зависимости численности дрейфтеров, попадавших в сачки, от объема воды, профильтрованной сачками, не было доказано, поэтому в работе использовали не показатели плотности сиртона (экз./м<sup>3</sup>), а данные фактических уловов. Вертикальное распределение дрейфовавших беспозвоночных разной таксономической принадлежности имело свои особенности. В условиях хорошей освещенности водной толщи интенсивность дрейфта беспозвоночных возрастала в дневные часы. Предполагается, что указанный факт опосредованно связан с низкой температурой воды, ограничивающей плавательную способность дрейфующих рыб, которые из-за этого становятся более уязвимыми для рыбоядных теплокровных хищников, и потому зимой в светлое время суток ведут преимущественно малоподвижный, скрытный образ жизни. В декабре большинство дневных дрейфтеров мигрировали у поверхности водной толщи, в январе, напротив, — близ дна. Последнее может быть обусловлено подавляющим воздействием более низких дневных температур воздуха, поскольку вплоть до середины февраля русло реки было закрыто льдом не полностью. После мощного февральского снегопада верхние слои речного потока оказались изолированными от действия температуры воздушной среды, а уровень освещенности водной толщи днем стал соответствовать периоду поздних сумерек. В результате рыбы стали менее доступны для теплокровных околоводных хищников, интенсивность дрейфта беспозвоночных в дневные часы резко снизилась, а распределение дрейфтеров по вертикали потока стало достаточно равномерным.

*Ключевые слова:* дрейфт беспозвоночных, молодь лососевых, пространственное распределение, зимний период

DOI: 10.31857/S0320965223030038, EDN: PGVOKS

## ВВЕДЕНИЕ

Изменения пространственного распределения живых организмов во времени являются важной составляющей динамики природных популяций и сообществ. Анализ закономерностей этих изменений — актуальная задача для ряда биологических наук, в том числе, для гидробиологии. В свете базовых концепций функционирования проточных экосистем — “концепции речного континуума” (Vannote et al., 1980), “концепции динамики пятен” (Townsend, 1989), а также связывающей их воедино “комбинированной концепции” (Богатов, 1995) — особый интерес представляет пространственно-временная вариабельность дрейфта гидробионтов. Дрейфт, будь то случайный перенос вниз по течению, или произвольная миграция с использованием влекущей силы потока, присущ всем обитателям текучих вод — от микроорганизмов и макробеспо-

звоночных до рыб (Müller-Haeckel, Marvanová, 1979; Павлов, Скоробогатов, 2014; Naman et al., 2016). Дрейфт обеспечивает расселение, размножение, взаимодействие конспецификов с разоб- щенных речных участков, способствует ослабле- нию/обострению конкуренции, поступлению кормовых объектов, избавлению от пресса хищ- ников. Совокупность участников дрейфта обозна- чается термином “сиртон” (Berner, 1951).

Подобно любой другой совокупности живых существ, сиртон характеризуется собственной пространственной структурой. Прикладное зна- чение изучения последней — минимизация воз- можного при эксплуатации водозаборных соору- жений ущерба рыбному хозяйству, связанного с прямым уничтожением участвующих в покатной миграции личинок и мальков рыб, а также их кор- мовых объектов — дрейфующих донных беспо-

звоночных (Тарасов, Тарасова, 1997; Павлов, Скоробогатов, 2014). Актуальность учета закономерностей вертикального распределения дрейтеров обусловлена необходимостью выявления оптимального горизонта установки оголовков водозаборных станций. Кроме того, сведения о вертикальном распределении дрейфующих беспозвоночных важны для более точной характеристики мест обитания рыб ценных в хозяйственном отношении (Шубина, 2006). Экспериментально показано, что на одном и том же речном участке молодь кунджи и мальмы предпочитает позиции у дна, а молодь симы и кижуча — у поверхности, при этом кунджа и кижуч придерживаются более приглубой зоны участка (Живоглядов, 2004). Поскольку пространственное распределение дрейфующих хищников отражает стратегию питания сиртоном, то существует мнение, что само территориальное поведение молоди лососевых рыб — это конкуренция за микробиотопы, удобные для захвата и потребления дрейфующих беспозвоночных (Чебанова, 2009). Следовательно, оценка вертикального распределения сиртона приобретает особое значение именно в лососевых водотоках. Естественно, что интерес к проведению исследовательских работ, в первую очередь, вызывают водотоки, не подверженные антропогенной нагрузке или испытывающие очень слабое ее воздействие (Gorovaia, 2022).

Временной аспект дрейфа может рассматриваться в разных масштабах, как правило, анализируют его межгодовую, сезонную, или суточную динамику. В умеренных и северных широтах, из-за трудностей сбора гидробиологического материала при отрицательной температуре воздуха, исследования дрейфа обычно ограничены периодом открытой воды.

Цель настоящей работы — дать анализ зимней динамики вертикального распределения дрейфующих беспозвоночных в типичной малой лососевой реке южной части Дальнего Востока России.

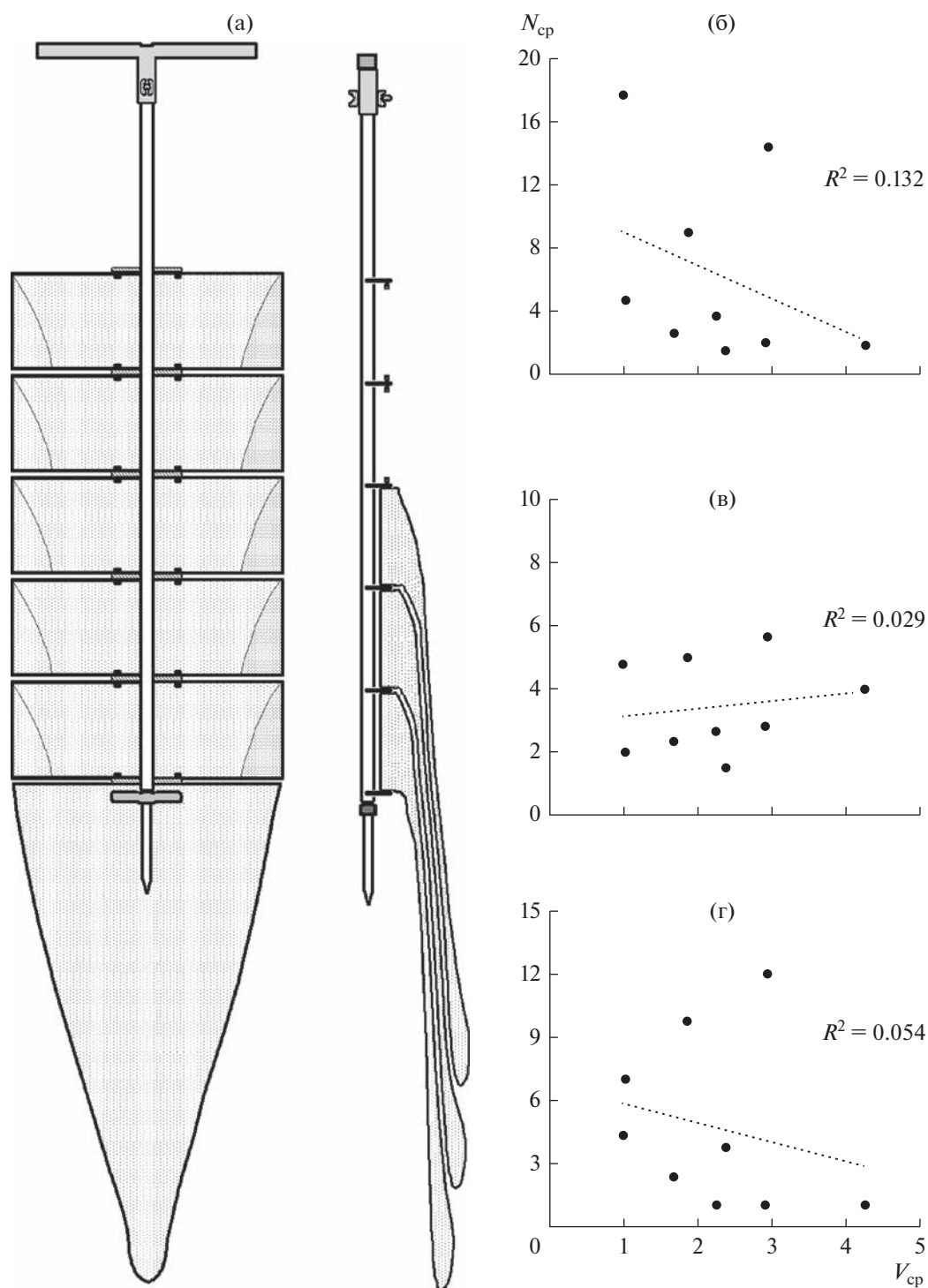
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в среднем течении р. Кедровая, которая берет начало на склонах одного из восточных отрогов хребта Черные горы Восточно-Маньчжурского нагорья и впадает в Амурский залив Японского моря (43°04'41" с.ш., 131°36'45" в.д.). Общая протяженность реки 18 км, суммарная длина ее притоков 46 км, площадь водосборного бассейна 45 км<sup>2</sup>. Данная река относится к категории лососевых, поскольку здесь нерестится сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort), мальма *Salvelinus malma* (Walbaum), а также кунджа *S. leucomaenis* (Pallas). Бассейн реки расположен в зоне хвойно-широколиственных лесов. Климат муссонный, поэтому наибольшее количество осадков приходится на теплый период года. Зимы морозны (до

–36°C), солнечны и малоснежны. За зимний период выпадает 5–7% общей годовой суммы осадков. Вследствие этого снежный покров сравнительно маломощен и в среднем не превышает 0.15 м, достигая в распадах 0.30 м (Васильев и др., 1965). Период ледостава, как правило, продолжается с конца первой декады декабря до начала апреля.

На участке наших наблюдений грунт смешанный, с преобладанием гравийно-галечной фракции; крупных валунов сравнительно мало. Проведены три суточные серии сборов, приуроченные к датам новолуний (во избежание действия лунного света на ночную активность гидробионтов): 19–20 декабря 2006 г., 19–20 января и 16–17 февраля 2007 г. Ширина реки в даты сборов не превышала 8 м, а глубина — 0.5 м. На протяжении всей зимы река была покрыта льдом, однако вплоть до середины февраля на участках с наиболее быстрым течением встречались полыньи. Февральская серия сборов проходила через сутки после обильного снегопада, из-за которого полыньи оказались скрыты под снегом. Температура воды во время наблюдений изменялась в декабре от 0.3 до 0.7°C, в январе — от 0.1 до 0.5°C, в феврале — от 0.12 до 0.7°C. Температура воздуха варьировала от –13.9 до –5°C (декабрь), от –19 до –3°C (январь) и от –16 до +2.2°C (февраль).

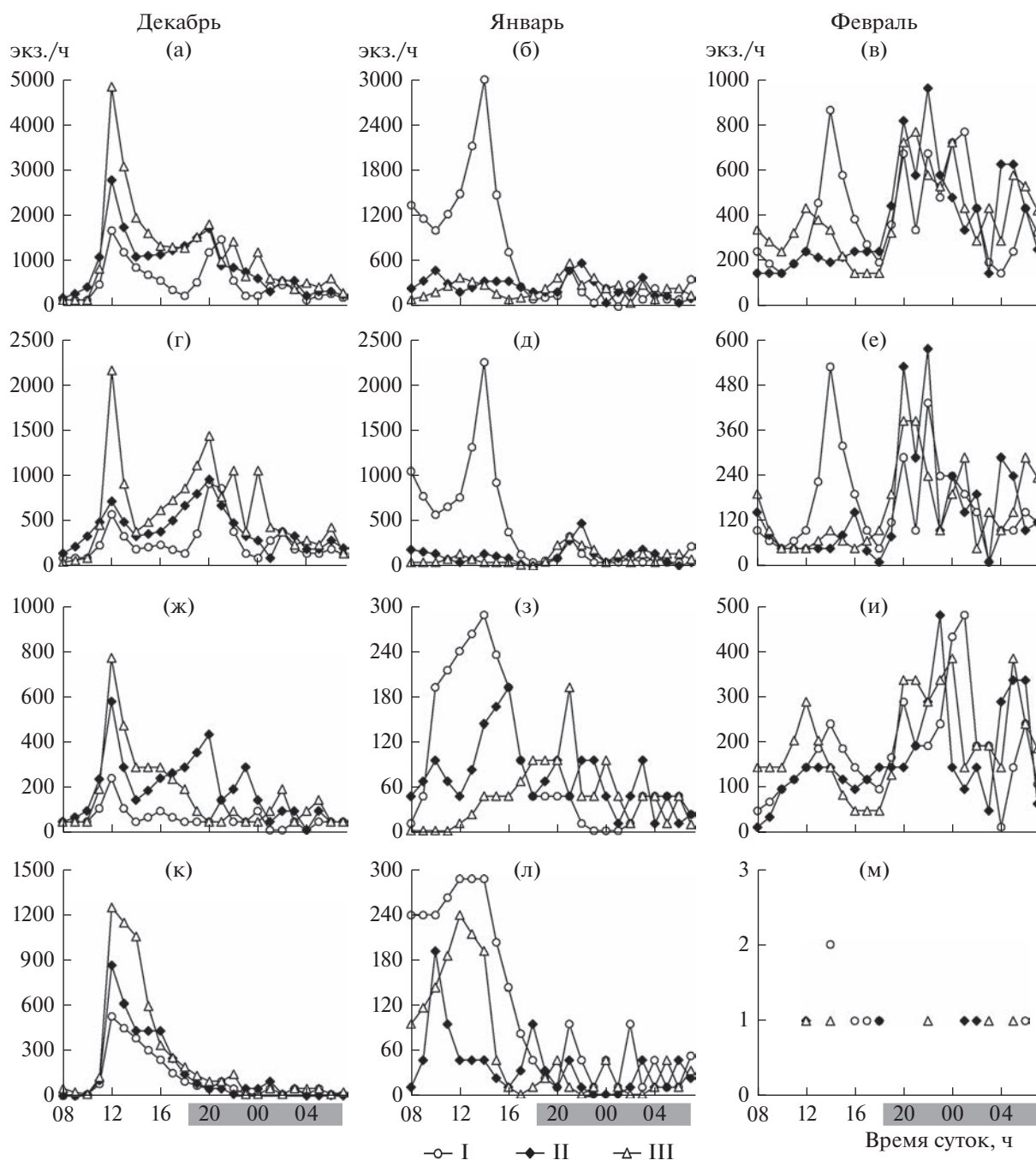
Дрейфовавших гидробионтов отлавливали с помощью переносного пробоотборника собственной конструкции (Астахов, 2009; Astakhov, 2012). Прибор состоит из вертикальной стойки и закрепляемых на ней друг над другом съемных сачков. Высота входной рамки каждого сачка 0.1 м, ширина 0.25 м; длина фильтрующего конуса 0.6 м, размер ячеи 220 мкм. Конструкция позволяет оперировать сразу пятью сачками, однако в настоящем исследовании использовали только три (рис. 1а). При работе пробоотборник устанавливали в предварительно подготавливаемую прорубь таким образом, чтобы суммарная высота трех использовавшихся сачков (0.3 м) была равна глубине потока. Скорость течения измеряли гидрометрической вертушкой ГР-55 на трех горизонтах, соответствовавших положению сачков в реке: у дна, в среднем слое водной толщи и у поверхности. Среднесуточные показатели скорости течения на указанных горизонтах составили 0.15, 0.28 и 0.45 м/с (декабрь), 0.145, 0.25 и 0.36 м/с (январь), 0.34, 0.445 и 0.66 м/с (февраль). Продолжительность ночи определяли как временной промежуток между окончанием вечерних сумерек и началом утренних. В темный период суток материал отбирали каждый час, днем — каждые 2 ч. Время экспозиции пробоотборника в реке равнялось 5 мин. Сразу после извлечения пробоотборника из проруби его переносили в теплое помещение, где пробы размораживали, промывали и фиксировали 4%-ным формалином.



**Рис. 1.** Пробоотборник (а) и результаты проверки предположения о линейной зависимости численности Ephemeroptera (б), Diptera (в), Hydracarina (г) в уловах от объема воды, профильтрованной сачками:  $N_{cp}$  — средняя численность в улове, экз.,  $V_{cp}$  — средний объем профильтрованной воды, м<sup>3</sup>.  $R^2$  — коэффициент детерминации, показывающий насколько модель зависимости адекватна данным, на которых она построена (модель считается неприемлемой при  $R^2 < 0.5$  и существенной — при  $R^2 > 0.9$ ).

Все расчеты проводили на основе первичных данных (фактические уловы каждого сачка за 5 мин экспозиции, экз.). Показатели плотности сирто-

на (экз./м<sup>3</sup>) не рассчитывали ввиду отсутствия существенной линейной зависимости численности дрейфтеров, попадавших в сачки, от объема воды,



**Рис. 2.** Интенсивность дрефта донных беспозвоночных на разных горизонтах в течение суток: все группы (а–в), Ephemeroptera (г–е), Diptera (ж–и), Hydracarina (к–м). I, II и III – придонный, срединный и поверхностный горизонты. Темная заливка – темное время суток. На рис. (м) показаны первичные данные.

профильтрованной сачками за время экспозиции (рис. 1б–1г; все  $R^2 < 0.5$ ). Наличие такой зависимости предполагает возможность стандартизации проб дрефта из разных участков и водотоков с целью сравнения. Однако, в случае отсутствия указанной зависимости, вычисление показателей экз./м<sup>3</sup> может исказить реальную картину, скрыть действительно существующие различия и закономерности

(Downes, 2010; Downes, Lancaster, 2010). При визуализации суточной динамики дрефта (рис. 2) в качестве показателя интенсивности дрефта использовали количество гидробионтов, снесенных за 1 ч через учетное сечение каждого горизонта ( $1.0 \times 0.1$  м).

Таксоны, составлявшие  $\geq 15\%$  общей численности дрефтеров, относили к доминантам, 5–

14.9% — субдоминантам, 1–4.9% — второстепенным (Леванидов, Леванидова, 1979).

Для последующего выявления возможных связей между численностью дрейфтеров на разных горизонтах потока и турбулентностью рассчитывали числа Рейнольдса:

$$Re = \nu h \rho / \mu,$$

где  $\nu$  — средняя скорость течения, м/с;  $h$  — высота горизонта, м;  $\rho$  — плотность воды, кг/м<sup>3</sup>;  $\mu$  — динамический коэффициент вязкости (вязкость) воды, Па·с.

При вычислении плотности и вязкости воды использовали показатели ее температуры ( $t$ , °C) (Statzner et al., 1988). Для этого на основе стандартных таблиц зависимости плотности и динамических коэффициентов вязкости воды от температуры (Александров, Трахтенгерц, 1978; Павлов и др., 1987) рассчитали уравнения регрессии:

$$\rho = 0.00009t^3 - 0.0091t^2 + 0.0682t + 999.839,$$

зависимость функциональна ( $R^2 = 1$ ) для диапазона температур воды 0.0–8.2°C;

$$\mu = -0.00003t^3 + 0.0017t^2 - 0.0624t + 1.7917,$$

зависимость функциональна ( $R^2 = 1$ ) для диапазона температур воды 0.0–12.0°C.

Статистический анализ выполняли в программе PAST 4.10. Распределение большей части данных не соответствовало закону нормального распределения (критерий Шапиро–Уилка), поэтому статистические сравнения проводили на основе непараметрических тестов (Краскела–Уоллиса, Манна–Уитни, Фридмана, Уилкоксона). Для установления возможных корреляционных зависимостей рассчитывали коэффициенты  $\tau$ -Кендалла. В качестве порогового был принят уровень значимости 0.05. В случаях апостериорных сравнений применяли поправку Бонферрони.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На протяжении большей части зимнего периода в сиртоне р. Кедровая доминировали представители трех таксономических групп донных беспозвоночных — поденки (Ephemeroptera), двукрылые (Diptera) и водяные клещи (Hydracarina), составлявшие в сумме 85.7% (декабрь), 92.0% (январь) и 89.1% (февраль) от общей численности дрейфтеров. Поэтому вертикальное распределение зимнего сиртона реки рассмотрено, главным образом, на примере этих трех групп. В составе отряда Ephemeroptera дрейфовали личинки Ephemerellidae, Neptageniidae, Baetidae, Leptophlebiidae и Ameletidae. Отряд Diptera представляли личинки Chironomidae, Simuliidae и Limoniidae. Среди Hydracarina (Sperchontidae, Feltriidae, Aturidae, Lebertiidae и Torrenticolidae), помимо имаго, встречались дей-

тонимфы. К дате проведения февральских сборов количество дрейфовавших водяных клещей резко снизилось, и они, минуя категорию субдоминантов, перешли в категорию второстепенных таксонов. Следует отметить, что в зимнем сиртоне реки категория субдоминантов в аспекте крупных таксонов была представлена лишь раз (Oligochaeta, декабрь). Табулированные данные о структурной иерархии основных таксономических групп сиртона р. Кедровая приведены нами ранее (Bogatov, Astakhov, 2011). Общий характер динамики вертикальной организации сиртона в зимний период показан на рис. 2.

В декабрьскую серию сборов наименьшую интенсивность общего дрейфа наблюдали в придонном слое водной толщи. Максимум активности дрейфтеров отмечен в 12:00 (полдень) — сразу на всех трех горизонтах. В этот час численность сиртона в поверхностном слое потока, превысила аналогичные показатели среднего и придонного в 1.7 и 2.9 раза соответственно. С полудня и до окончания вечерних сумерек у поверхности и близ дна реки прослеживалось почти согласованное монотонное снижение интенсивности дрейфа, хотя в среднем слое в это же время происходил ее незначительный рост. По окончании вечерних сумерек показатели численности сиртона в двух верхних горизонтах совпали, а его количество близ дна оказалось ниже в 4.5 раза. С наступлением ночи концентрация беспозвоночных в придонном слое стала возрастать и к 21:00 превзошла аналогичный показатель не только среднего, но и поверхностного горизонтов, в которых пики ночной активности зарегистрированы в 20:00. После 21:00 беспозвоночные для миграций снова стали выбирать более верхние слои водной толщи. Статистический анализ опроверг гипотезу об отсутствии вертикальной стратификации декабрьского сиртона в светлое время суток (табл. 1). Визуализация суточной динамики дрейфа (рис. 2а) показала численное преобладание в декабрьском дрейфте дневных мигрантов, к подобному заключению можно прийти и сопоставляя относительные показатели общего сноса — 61.6% днем и 38.4% ночью. Однако результат соответствующей статистической проверки не поддерживает данный вывод (табл. 1).

Динамика вертикального перераспределения дрейфовавших представителей каждой из таксономических групп имела свои особенности (рис. 2).

За полуденным пиком дрейфа, при котором численность поденок в верхнем слое потока превзошла аналогичные показатели в среднем и придонном горизонтах в 3 и 3.8 раза, последовал существенный спад их миграционной активности в 14:00. Оставшуюся часть дня концентрация поденок у поверхности и в среднем слое постепенно увеличивалась. Близ дна интенсивность их сноса

**Таблица 1.** Результаты проверки гипотез об отсутствии различий в интенсивности дрефта на разных горизонтах потока и в разные периоды суток

| Объект                 | Сравниваемые группы | Тест        | <i>p</i> |        |         |
|------------------------|---------------------|-------------|----------|--------|---------|
|                        |                     |             | декабрь  | январь | февраль |
| Беспозвоночные в целом | I-Д × II-Д × III-Д  | Фридмана    | 0.001    | <0.001 | ns      |
|                        | I-Д × II-Д          | Уилкоксона* | 0.004    | 0.009  | »       |
|                        | I-Д × III-Д         | То же       | 0.035    | 0.009  | »       |
|                        | II-Д × III-Д        | »           | ns       | ns     | »       |
|                        | I-Н × II-Н × III-Н  | Фридмана    | 0.015    | »      | »       |
|                        | I-Н × II-Н          | Уилкоксона* | ns       | »      | »       |
|                        | I-Н × III-Н         | То же       | »        | »      | »       |
|                        | II-Н × III-Н        | »           | »        | »      | »       |
| Поденки                | Д × Н               | Уилкоксона  | »        | 0.001  | 0.005   |
|                        | I-Д × II-Д × III-Д  | Фридмана    | 0.007    | <0.001 | ns      |
|                        | I-Д × II-Д          | Уилкоксона* | 0.004    | 0.004  | »       |
|                        | I-Д × III-Д         | То же       | 0.026    | 0.004  | »       |
|                        | II-Д × III-Д        | »           | ns       | ns     | »       |
|                        | I-Н × II-Н × III-Н  | Фридмана    | 0.004    | »      | »       |
|                        | I-Н × II-Н          | Уилкоксона* | ns       | »      | »       |
|                        | I-Н × III-Н         | То же       | 0.026    | »      | »       |
| Двукрылые              | II-Н × III-Н        | »           | 0.044    | »      | »       |
|                        | Д × Н               | Уилкоксона  | ns       | 0.027  | 0.024   |
|                        | I-Д × II-Д × III-Д  | Фридмана    | 0.002    | 0.001  | ns      |
|                        | I-Д × II-Д          | Уилкоксона* | 0.018    | ns     | »       |
|                        | I-Д × III-Д         | То же       | 0.035    | 0.019  | »       |
|                        | II-Д × III-Д        | »           | ns       | 0.042  | »       |
|                        | I-Н × II-Н × III-Н  | Фридмана    | 0.046    | ns     | »       |
|                        | I-Н × II-Н          | Уилкоксона* | 0.035    | »      | »       |
| Водяные клещи          | I-Н × III-Н         | То же       | ns       | »      | »       |
|                        | II-Н × III-Н        | »           | »        | »      | »       |
|                        | Д × Н               | Уилкоксона  | »        | 0.045  | 0.003   |
|                        | I-Д × II-Д × III-Д  | Фридмана    | 0.001    | <0.001 | —       |
|                        | I-Д × II-Д          | Уилкоксона* | ns       | 0.013  | —       |
|                        | I-Д × III-Д         | То же       | 0.035    | 0.004  | —       |
|                        | II-Д × III-Д        | »           | ns       | ns     | —       |
|                        | I-Н × II-Н × III-Н  | Фридмана    | »        | »      | —       |
|                        | I-Н × II-Н          | Уилкоксона* | »        | »      | —       |
|                        | I-Н × III-Н         | То же       | »        | »      | —       |
|                        | II-Н × III-Н        | »           | »        | »      | —       |
|                        | Д × Н               | Уилкоксона  | 0.008    | 0.001  | —       |

Примечание. I, II, III — придонный, срединный, поверхностный горизонты соответственно; Д — день, Н — ночь; *p* — уровень значимости, ns — незначимые результаты; “—” — работы с тестами не проводились.

\* Апостериорные (post-hoc) сравнения посредством теста Уилкоксона с использованием поправки Бонферрони.

оставалась низкой вплоть до окончания вечерних сумерек. Ночной максимум дрейфа поденок на всех горизонтах зафиксирован в 20:00, когда их численность в верхнем слое превысила совпавшие друг с другом показатели среднего и придонного слоев в 1.5 раза. На протяжении темного периода суток регистрировали снижение интенсивности дрейфа поденок, сопровождаемое двумя сравнительно небольшими пиками их активности у поверхности.

В отличие от поденок двукрылые дрейфовали преимущественно в среднем горизонте. Во время полуденного пика миграций численность этих животных здесь была ниже соответствующего приповерхностного показателя лишь в 1.3 раза, и более чем вдвое превосходила аналогичный показатель в придонном слое. У двукрылых также наблюдали спад активности по всем горизонтам в 14:00, однако затем в верхнем слое потока интенсивность дрейфа не росла, а снижалась. За период с 14:00 до 20:00 численность дрейфовавших здесь двукрылых упала в 6 раз. В среднем горизонте на этом временном отрезке, напротив, прослеживалось неуклонное возрастание темпов сноса, максимум которого был зафиксирован в 20:00. В 21:00 был зарегистрирован незначительный всплеск активности двукрылых в придонном слое, где низкая интенсивность их дрейфа сохранялась с 14:00. В 23:00 был отмечен второй ночной пик численности этих животных в среднем горизонте. У поверхности ночной максимум сноса двукрылых наблюдался в 02:00.

Статистическое оценивание декабрьского распределения поденок и двукрылых по вертикали потока выявило наличие значимой стратификации не только днем, но и ночью (табл. 1). Причем, если для светлого времени суток апостериорные сравнения подтверждали отсутствие различий исключительно между показателями среднего и поверхностного горизонтов, то для ночных сборов несущественными могли оказаться различия как между показателями среднего и придонного (поденки), так и между показателями придонного и поверхностного, среднего и поверхностного горизонтов (двукрылые). Нулевые гипотезы об отсутствии различий между дневными и ночными показателями численности подтвердились и для поденок, и для двукрылых (табл. 1).

Суточный максимум миграционной активности водяных клещей тоже наблюдали в 12:00. В этот час в верхнем слое потока отловлено в 1.4 и 2.4 раза больше представителей данной группы, чем на среднем и нижнем его горизонтах соответственно. После полудня общая интенсивность дрейфа клещей стала неуклонно снижаться. В результате, к 20:00 их численность на верхнем, среднем и придонном горизонтах составила 7.7, 5.6 и 9.1% от соответствующих полуденных показате-

лей. Ночью темпы дрейфа этих животных во всей толще потока оставались стабильно низкими. Гипотеза об отсутствии различий между показателями сноса водяных клещей на разных глубинах не подтвердилась только для результатов дневных сборов из нижнего и верхнего горизонтов. В светлый период суток в р. Кедровая дрейфовало значительно больше представителей данной группы, нежели в темный (табл. 1).

В январе общая картина дрейфа резко изменилась — максимальной была интенсивность сноса в придонном слое. За день количество дрейфовавших здесь водных беспозвоночных в  $\geq 2.5$  раза превысило суммарный показатель сноса гидробионтов, мигрировавших в двух других горизонтах. Дневной (он же суточный) пик активности дрейфтеров сместился с полудня на 14:00. Причем к формированию этого пика темпы сноса в среднем и верхнем горизонтах не имели отношения (несущественные максимумы численности беспозвоночных на этих горизонтах регистрировались в другие часы дня). За период с 14:00 до 18:00 интенсивность дрейфа у дна снизилась в  $\geq 20$  раз, и ее показатель совпал с аналогичными показателями среднего и верхнего слоя. С наступлением ночи темпы дрейфа возросли на всех трех уровнях, но незначительно. Ночные максимумы в придонном и поверхностном горизонтах зафиксированы в 21:00, а в среднем — в 22:00. Гипотеза об отсутствии вертикальной стратификации январского сиртона в темное время суток не противоречила результатам тестов (табл. 1). При этом для светлого времени суток незначимыми оказались только различия между показателями дрейфа в среднем и поверхностном горизонтах (табл. 1). Большинство мигрировавших в январе гидробионтов проявляли дневную активность (табл. 1).

В близком соответствии с характером суточных изменений темпов общего дрейфа на разных глубинах варьировала интенсивность миграций поденок (рис. 2д). Дневной максимум численности этих насекомых в 14:00 формировался также исключительно за счет дрейфа в придонном слое. При этом падение показателей сноса здесь в период с 14:00 до 18:00 оказалось еще более существенным — в 47 раз. Ночью максимальный пик активности дрейфовавших поденок зарегистрирован в 22:00 — в среднем горизонте.

Интенсивность дрейфа двукрылых при проведении январской серии была максимальной тоже в 14:00, однако динамика вертикального распределения представителей данной группы не совпала с таковыми поденок и беспозвоночных в целом. В придонном и среднем горизонте наибольшее количество двукрылых дрейфовало в 14:00 и 16:00 соответственно. В поверхностном горизонте суточный максимум интенсивности сноса этих

беспозвоночных был приурочен к темному времени суток (21:00).

Особенностью распределения дрейфовавших водяных клещей по глубинам стало то, что днем наименьшее количество данных гидробионтов зарегистрировано не в поверхностном, а в среднем горизонте. Причем здесь, в отличие от двух других горизонтов, в светлое время суток наблюдали два пика активности клещей — утром в 10:00 и в 18:00 — перед заходом солнца. В верхнем слое потока максимум численности представителей этой группы пришелся на полдень, а в придонном — имел вид небольшого плато (12:00–14:00). Ночью интенсивность миграций водяных клещей была сравнительно низкой, хотя близ дна отмечены два небольших всплеска их численности.

Предположение о равномерности вертикального распределения поденок, двукрылых и водяных клещей в январском сиртоне оказалось верным для данных, полученных в темное время суток (табл. 1). Днем в придонном горизонте дрейфовало значительно больше поденок и водяных клещей, чем в среднем и поверхностном, а в придонном и среднем — значительно больше двукрылых, чем в поверхностном (табл. 1). Представители названных групп гидробионтов отдавали предпочтение дрейфу в светлое время суток (табл. 1).

По сравнению с январскими данными, в феврале значение дрейфта в придонном слое заметно снизилось, возросла роль показателей сноса в среднем и поверхностном горизонтах. Дневные максимумы общей численности беспозвоночных в этих горизонтах были зарегистрированы в полдень. Тем не менее, наибольший пик интенсивности дрейфта гидробионтов в светлое время суток наблюдался близ дна — в 14:00. Однако указанный пик активности уже не был суточным максимумом, как месяц назад. Максимальный суточный показатель дрейфта беспозвоночных в феврале зарегистрирован ночью (22:00) в среднем горизонте. Статистический анализ подтвердил гипотезу об отсутствии вертикальной стратификации февральского сиртона и в светлое, и в темное время суток. В феврале значительно больше водных беспозвоночных дрейфовало в толще реки ночью (табл. 1).

Февральское распределение поденок по вертикали потока в дневное время имело сходство с январским. Как и месяц назад, их миграционная активность в придонном слое превосходила таковую в среднем и поверхностном, однако это различие было менее контрастным. Если в январе количество поденок, продрейфовавших у дна за день, впятеро превысило суммарный дневной показатель для этих животных в двух других горизонтах, то в феврале соответствующая кратность была лишь 1.1 раза. Дневной максимум численности поденок в придонном слое (14:00) (рис. 2е) внес основной вклад в формирование дневного пика об-

щей численности всех дрейфтеров (рис. 2в). К началу вечерних сумерек интенсивность дрейфта поденок у дна (по сравнению с дневным максимумом) снизилась в  $\geq 10$  раз. С наступлением темного времени суток на первое место вышли показатели сноса поденок в среднем горизонте, где в 22:00 был зарегистрирован ночной (суточный) максимум февральского дрейфта этих насекомых.

Двукрылые, в отличие от поденок, в светлое время суток отдавали незначительное предпочтение дрейфу у поверхности. Дневной максимум их миграционной активности зарегистрирован в полдень. После 12:00 в поверхностном, а после 14:00 — в придонном горизонтах прослеживалось монотонное снижение интенсивности сноса двукрылых, и к 18:00 на первое место вышли показатели их дрейфта в среднем слое. Ночью максимумы активности дрейфовавших представителей этой группы регистрировали дважды — в среднем горизонте (23:00) и в придонном (01:00).

Нулевые гипотезы о равномерности вертикального распределения поденок и двукрылых в февральском сиртоне в разные периоды суток не противоречили результатам статистического анализа. Большинство поденок и двукрылых совершало миграции в темное время суток (табл. 1).

Водяные клещи в дрейфовых сборах последней зимней серии встречались единично, что делает невозможным проведение статистической оценки показателей февральского дрейфта этих животных (на рис. 2м представлены результаты фактических уловов). Днем было отловлено немного больше клещей, чем ночью.

Ключевой группой в формировании общей картины дрейфта в каждый из зимних месяцев были поденки (рис. 2). Среди них по показателю численности постоянно доминировали личинки *Epeorus* sp. (Heptageniidae) и *Drunella* sp. (Ephemerelellidae), которые в сумме дали 91.8, 84.5 и 73.1% численности всех поденок в декабре, январе и феврале, соответственно. Важная особенность личинок *Epeorus* sp. и *Drunella* sp. — их уплощенное в dorso-вентральном направлении тело. Такое уплощенное строение усиливает подверженность гидробионтов действию подъемной силы в водном потоке, особенно при возрастании скорости течения (Weissenberger et al., 1991). По этой причине акцент на дрейфте указанных личинок (модельных дрейфтеров) мог бы способствовать интерпретации произошедшей в январе инверсии вертикального распределения сиртона. Более того, из-за замедления процессов роста при низких зимних температурах, средняя масса дрейфовавших личинок *Epeorus* sp. ( $< 0.25$  мг) и *Drunella* sp. ( $< 0.10$  мг) за период исследования фактически не изменилась (тест Краскела–Уоллиса, все  $p > 0.05$ ). Подобное “постоянство” массы дрейфующего объекта позволяет исключить влияние этого показателя на специ-

фику переноса такого объекта водным потоком. Следовательно, возрастает вероятность “чистой” оценки возможных корреляционных отношений между численностью дрейфтеров и параметрами потока с целью выявления ведущего фактора. В качестве таких параметров выбраны средняя скорость течения, плотность воды, вязкость воды и числа Рейнольдса в разные месяцы и периоды суток.

По проведенным расчетам, средние показатели плотности воды и динамического коэффициента ее вязкости варьировали в следующих пределах (днем—ночью): 999.88–999.86 кг/м<sup>3</sup> и 0.001754–0.001771 Па · с (декабрь), 999.86–999.85 кг/м<sup>3</sup> и 0.001771–0.001782 Па · с (январь), 999.86–999.85 кг/м<sup>3</sup> и 0.001768–0.001784 Па · с (февраль). Согласно полученным числам Рейнольдса (табл. 2), самый низкий уровень турбулентного обмена приходился на время проведения январской серии, а это повышает вероятность концентрации дрейфовавших личинок преимущественно в придонном слое потока. Однако установить статистически значимые связи численности модельных дрейфтеров на разных глубинах с указанными гидравлическими параметрами нам не удалось (корреляция  $\tau$ -Кендалла, все значения  $p > 0.05$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В водотоках умеренного пояса Северного и Южного полушарий дрейфт беспозвоночных в зимний период характеризуется минимальной интенсивностью (McLay, 1968; Clifford, 1972; Bogatov, Astakhov, 2011). В это время, как правило, наблюдается наименьший расход воды, а процессы роста и развития гидробионтов из-за низкой температуры среды замедлены. Свойственный эктотермам невысокий уровень зимнего метаболизма негативно сказывается и на кормовой активности дрейфтоядных рыб — главных потребителей сиртона. Более того, малая интенсивность обмена веществ зимой существенно ограничивает плавательную способность рыб, тем самым делая их более уязвимыми для теплокровных околотовдных хищников (Fraser et al., 1993; Heggenes et al., 2018). В р. Кедровая к таким хищникам относятся серая цапля *Ardea cinerea* (Linnaeus), американская норка *Neovison vison* (Schreber) и выдра *Lutra lutra* (Linnaeus). Во избежание риска хищничества молодь рыб в лососевых реках зимой переходит преимущественно к ночной активности (Valdimarsson, Metcalfe, 1998; Heggenes et al., 2018), а днем ведет малоподвижный образ жизни, затаиваясь среди элементов донного субстрата (Семенченко, 1977; Есин и др., 2009). Кроме того, в условиях низких температур для рыб более выгодным оказывается ночное потребление зообентоса непосредственно с грунта, исключаящее энергетические траты на поддержание своего положения в потоке при питании дрейфтерами (Heggenes et al.,

Таблица 2. Числа Рейнольдса

| Горизонт | Декабрь    | Январь      | Февраль     |
|----------|------------|-------------|-------------|
| III      | 25647 ± 46 | 20327 ± 111 | 37318 ± 158 |
|          | 25408 ± 57 | 20203 ± 40  | 36994 ± 31  |
| II       | 15958 ± 29 | 14116 ± 77  | 25161 ± 107 |
|          | 15809 ± 35 | 14030 ± 28  | 24943 ± 21  |
| I        | 8549 ± 15  | 8187 ± 45   | 19224 ± 82  |
|          | 8469 ± 19  | 8137 ± 16   | 19058 ± 16  |

Примечание. Даны средние значения и стандартное отклонение ( $Re \pm SD$ ). Над чертой — день, под чертой — ночь.

2018). Следовательно, для донных беспозвоночных, которые в теплый период года дрейфуют главным образом в темное время суток (Ключарева, 1963; Naman et al., 2016), зимой ночная тактика избегания визуально ориентирующихся дрейфтоядных рыб становится менее актуальной. В таком случае возрастает вероятность выравнивания интенсивности дневного и ночного дрейфта беспозвоночных аналогично ситуации, складывающейся в безрыбных водотоках (Malmqvist, 1988; Flecker, 1992; Douglas et al., 1994).

Действительно, хотя в р. Кедровая с наступлением холодов все больше дрейфтеров отдавали предпочтение миграциям в светлые часы суток (Астахов, 2009; Bogatov, Astakhov, 2011), общий переход от преимущественно ночного типа миграций к дневному произошел только в январе. Декабрьское преобладание дневного сноса над ночным оказалось статистически незначимым. На протяжении всей зимы представители отдельных видов, например, личинки поденки *Leptophlebia chocolata* Imanishi (Leptophlebiidae), сохраняли ночной тип дрейфта, обычный для них в другие сезоны года. При этом среди исключительно ночных зимних мигрантов были отмечены амфиподы *Gammarus koreanus* Uéno (Gammaridae) и водные жуки *Hydraena flavomarginata* Shatr. (Hydraenidae), которые в теплый период года могли дрейфовать в любое время суток. Из других беспозвоночных, в большинстве придерживавшихся тактики ночного дрейфта, самыми многочисленными оказались личинки веснянок *Taenionema japonicum* Okamoto (Taeniopterygidae) и *Amphinemura* sp. (Nemouridae), а также копеподы *Eucyclops* sp. (Cyclopidae). Следует отметить, что ранее стойкая приверженность личинок *Leptophlebia* ночному дрейфту наблюдалась в одном из канадских водотоков, где также в декабре в светлый и темный периоды суток дрейфовало приблизительно одинаковое количество беспозвоночных (Clifford, 1972).

Первые два с половиной месяца зимы в бассейне р. Кедровая количество снежных осадков

было несущественным, поэтому до середины февраля высота снежного покрова на льду реки не превышала 0.10–0.15 м, а на участках с наиболее быстрым течением встречались полыньи со следами пребывания теплокровных хищников. При этом в дневное время уровень освещенности водной толщи был достаточно высоким. Однако за сутки до начала февральской серии сборов прошел обильный снегопад, в результате которого все полыньи оказались скрыты, а высота снежного покрова на льду реки превысила 0.6 м. Это привело к падению дневной освещенности водной толщи до уровня, примерно соответствовавшего периоду поздних сумерек. В таких условиях интенсивность дневного сноса, преобладавшего среди дрейфтеров р. Кедровая с середины января, резко снизилась, уступив аналогичному ночному показателю. Не исключено, что в данном случае причиной снижения миграционной активности дрейфтеров в светлое время суток могло стать повышение активности рыб, которые из-за глубокого снега стали менее доступны для околоводных хищников. В отличие от результатов, полученных Т.Н. Травиной (2014) на камчатской р. Большая, рост высоты снежного покрова на льду реки не повлек за собой снижение общего показателя сноса беспозвоночных. Напротив, по сравнению с январем, в феврале дрейфтеров в р. Кедровая стало немного больше.

Распределение дрейфующих животных тесно связано с гидравлической структурой потока (McNair et al., 1997). Очевидно, что простые (например, скорость течения, глубина, плотность воды, вязкость воды) и комплексные (например, число Рейнольдса) гидравлические характеристики полезны при оценке связей между структурой водных сообществ и средой их обитания (Statzner et al., 1988). В частности, с увеличением числа Рейнольдса, служащего признаком турбулентности свободного потока, возрастает коэффициент турбулентного обмена, а с ним и подъемная сила, действующая на взвешенные в толще воды частицы. Установлено, что при средней скорости течения 0.45 м/с скорость восходящих токов воды достигает 0.012 м/с (Тарадина и др., 1997). Важно, что перенос взвешенных частиц водным потоком зависит от его температуры — фактора, изменяющего плотность и вязкость воды, а значит и ее опорные свойства. Уменьшение температуры приводит к возрастанию транспортирующей способности потока, увеличению содержания взвеси по продольному профилю (Алексеевский, 2006). Экспериментально показано, что при 4°C личинкам поденок требуется больше времени, чтобы выйти из дрейфта и вернуться к субстрату, нежели при 14°C (McLay, 1970).

Однако на процесс переноса потоком животных, помимо их физических свойств (размер, форма, удельный вес, центр тяжести), может ока-

зывать влияние их собственное поведение, способность к плаванию, изменению своей плавучести, контролю своего положения в пространстве (McLay, 1970; Oldmeadow et al., 2010; Павлов, Скоробогатов, 2014). Например, при возрастании скорости течения нимфы поденок начинают активно выходить из дрейфта и оседать на дно (Elliott, 1971; Allan, Feifarek, 1989). Напротив, при снижении скорости течения поденки разных семейств не только плывут вверх и/или принимают позу “парашютирования”, но даже вставляют конечности в пленку поверхностного натяжения с тем, чтобы увеличить время своего пребывания в дрейфте (Campbell, 1985; Allan, Feifarek, 1989). Нимфы веснянок с аналогичной целью “пристыковывают” к пленке поверхностного натяжения свои головные капсулы и антенны (Madsen, 1969).

В пользу того, что формирование сиртона во многом определяется самостоятельным переходом бентосных организмов в толщу потока может свидетельствовать неоднородность распределения дрейфтеров по глубинам в светлое и темное время суток (Константинов, 1969). Особенно наглядно это продемонстрировано результатами работ на сравнительно глубоких реках, где “внезапное”, но закономерное в рамках циркадного ритма появление большого количества донных гидробионтов у поверхности воды трудно объяснить только следствием случайного смыва и турбулентности. В частности, на материале обловов придонного и поверхностного горизонтов р. Амур на створах с глубинами 10–31 м В.Я. Леванидов и И.М. Леванидова (1979) установили наличие четких вертикальных миграций у поденок, веснянок, хирономид и ручейников ранних стадий развития. По данным этих авторов, ночью у поверхности дрейфовало в 9, 3 и 4 раза, а у дна — в 4, 2 и 3 раза больше ручейников, поденок и веснянок, чем днем. Причем поденки на протяжении суток были более многочисленны в поверхностном слое, нежели в глубинном, а веснянки и хирономиды проявляли обратную тенденцию. Дрейфт ручейников днем был сильнее выражен в нижнем, а ночью — в верхнем горизонте реки. В целом, в р. Амур общая интенсивность придонного дрейфта превышала таковую приповерхностного примерно на треть. Результаты работы этих исследователей на одной из крупных рек в бассейне р. Амур показали несколько иную картину. Там, при глубине 3.5–5 м, в ночные часы наибольшее количество донных беспозвоночных ловили в верхнем слое потока, причем численность личинок поденок из придонного горизонта почти всегда была в 4–5 раз ниже, чем в сборах из поверхностного (Леванидова, Леванидов, 1965).

По данным А.С. Константинова (1969) в коренном русле р. Волга численность олигохет и личинок амфибиотических насекомых у дна в светлое время суток примерно вдвое превышала тако-

вую у поверхности, ночью же ситуация была противоположной. С понижением проточности при переходе от коренного русла реки к затону суточная инверсия в стратификации сиртона становилась более выраженной.

Перераспределение по вертикали потока в разные периоды суток во время миграций совершают не только беспозвоночные животные. Так, в бассейне р. Отава дрейф личинок рыб из разных семейств ночью был, как правило, интенсивнее у поверхности, чем на средней глубине и у дна, а днем наблюдалась обратная картина (D'Amours et al., 2001).

Статистический анализ наших материалов из р. Кедровая показал, что в начале зимы (декабрь) личинки поденок и двукрылых отдавали предпочтение дрейфу в верхнем и среднем горизонтах потока даже в светлое время суток. Данный факт, вероятно, связан с термически обусловленным снижением плавательной способности дрейфующих рыб, которые по этой причине избегали активно питаться днем в условиях повышенной собственной доступности для теплокровных околоводных хищников. С понижением дневной температуры воды и воздуха до минимальных показателей (январь) дрейфовавшие в светлое время суток личинки поденок и двукрылых, а также водяные клещи, стали значительно больше концентрироваться в придонном слое водной толщи. Вследствие резкого падения уровня подледной освещенности из-за существенного увеличения высоты снежного покрова после обильного снегопада (февраль) распределение беспозвоночных по вертикали потока на протяжении суток стало довольно однородным. Тем не менее, личинки поденок проявляли тенденцию в дневные часы дрейфовать близ дна.

Значимые различия в вертикальном распределении сиртона в зависимости от времени суток также обнаружены в р. Миссисипи (Matter, Horwood, 1980). При этом ночью средние уловы личинок поденок из поверхностного горизонта превосходили таковые из нижнего более чем в 2 раза, уловы личинок ручейников, наоборот, были вдвое выше у дна. Днем личинки поденок явной приверженности к определенному слою потока не демонстрировали, в то время как личинки ручейников чаще встречались в самом нижнем горизонте потока. Наблюдавшееся “асимметричное” распределение дрейфовавших представителей разных таксонов объяснялось различиями в их плавательной способности (Matter, Horwood, 1980). К несколько иному выводу пришли С. Фенoglio с соавторами (Fenoglio et al., 2004) после обобщения материалов еженедельных дневных сборов, проводившихся на протяжении года в небольшой итальянской реке. По мнению этих исследователей, вертикальная стратификация сиртона обусловлена поведенческими особенностями дрей-

теров разной таксономической принадлежности: например, водяные клещи — ползающие животные, поэтому склонны дрейфовать у дна. Однако, согласно другим обобщенным за год материалам, полученным на одном из канадских водотоков, значительно больше водяных клещей может дрейфовать у поверхности (Clifford, 1972). В р. Кедровая водяные клещи при разных условиях могли преобладать и в поверхностном (декабрь), и в придонном (январь) горизонтах, хотя такие предпочтения были очевидны только в светлое время суток.

Стоит заметить, что степень приверженности к определенному горизонту водной толщи может зависеть от стадии жизненного цикла дрейфера. Например, на стадии личинки хирономиды могут проявлять лишь слабую тенденцию к дрейфу у поверхности, а на стадии куколки уже значительно преобладают в верхнем горизонте потока (Clifford, 1972). В более поздних работах также показано, что наиболее зрелые личинки и куколки хирономид дрейфуют преимущественно у поверхности (Богатов, Астахов, 2013; Astakhov, Bogatov, 2014). Возможно в некоторых случаях, именно связь вертикальной структуры сиртона с количественной представленностью в нем дрейфтеров на той или иной стадии развития является причиной неоднозначности сведений, приведенных в литературе. Так, по данным разных исследователей, дрейфующие личинки ручейников сем. Hydropsychidae могут быть ассоциированы преимущественно с придонным (Matter, Horwood, 1980) или с поверхностным (Crisp, Gledhill, 1970; Fenoglio et al., 2004) горизонтами, а дрейфующие личинки мошек — тяготеют к дрейфу близ дна (Clifford, 1972), у поверхности (Fenoglio et al., 2004) или распределяются в потоке равномерно (Crisp, Gledhill, 1970). Однако сам факт, что в условиях конкретного водотока дрейфтеры той или иной таксономической принадлежности в своем большинстве проявляют способность занимать определенный слой водной толщи, говорит о произвольном характере их перемещений в вертикальном направлении и удерживании своего положения в трехмерном пространстве.

Очевидно, что животные с отрицательной плавучестью демонстрируют тенденцию чаще мигрировать у дна. Тем не менее, в определенных обстоятельствах гидробионты, традиционно считающиеся сугубо придонными дрейфтерами, могут дрейфовать и даже преобладать в поверхностном слое. Например, личинкам осетровых рыб свойственна отрицательная плавучесть, однако в первые трое суток после выклева они проявляют положительный фототаксис и посредством активных движений заднего отдела туловища периодически направляются от дна вверх (Gisbert, Williot, 1997). Аналогичные вертикальные “свечки” характерны для личинок разных рыб (Copp et al., 2002; Korporikov, Bogdanov, 2019). В сочетании с турбулентным обменом подобное поведение приводит

к тому, что у поверхности водотока могут дрейфовать особи не только с положительной, но и с отрицательной плавучестью (Павлов, Скоробогатов, 2014). В таком случае, по мере снижения турбулентности по продольному профилю потока, на участках, расположенных все дальше вниз по течению, должна будет происходить инверсия вертикального распределения дрейфтеров с отрицательной плавучестью, их концентрация в нижнем горизонте потока. Возможно, этим объясняется ярко выраженный преимущественно придонный снос дрейфтеров в р. Кедровая, наблюдавшийся в январе днем. Однако это только предположение. Нам ничего не известно об интенсивности турбулентного обмена выше участка отбора материала и о прижизненной плавучести январских мигрантов в дневные часы. В то же время не стоит исключать и вероятность непосредственного влияния на беспозвоночных, дрейфующих у поверхности, такого фактора как температура воздуха. Например, дневная температура водной толщи в январе значимо не отличалась от соответствующей февральской. Тем не менее, из-за большей открытости русла в январе, степень подавляющего воздействия отрицательной температуры воздуха (к тому же значимо более низкой) на общую концентрацию дневных дрейфтеров у поверхности реки могла быть гораздо существенней, нежели сразу после февральского снегопада.

**Выводы.** Применение пробоотборника, дающего возможность дифференцированно облавливать разные горизонты потока, позволило выявить наличие вертикальной стратификации зимнего сиртона на речном участке глубиной лишь 0.3 м. Проверка ключевого и редко тестируемого в исследованиях дрейфа предположения о наличии существенной линейной зависимости количества дрейфтеров в уловах от объемов воды, профильтрованной сачками, показала отсутствие такой зависимости. По этой причине в расчетах были использованы только данные фактических уловов сачков. Среди дрейфовавших донных беспозвоночных преобладали личинки поденок и двукрылых насекомых, а также водяные клещи. Дрейфтеры разной таксономической принадлежности демонстрировали различия в своем распределении по вертикали водной толщи. Предполагается, что степень приверженности дрейфтеров к тому или иному горизонту потока может зависеть от стадии их жизненного цикла. Численность дневных дрейфтеров возрастала в условиях хорошей освещенности. Это может быть связано с малой кормодобывающей активностью дрейфтоядных рыб, которые днем, в силу своей пониженной плавательной способности при зимних температурах воды, ведут скрытный образ жизни, тем самым уменьшая вероятность нападения рыбацких оловодных теплокровных хищников. В целом, склонность большинства дрейфующих предста-

вителей той или иной таксономической группы в ходе миграций занимать определенный слой водной толщи, может свидетельствовать о производном характере участия таких животных в дрейфе.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147–6).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров А.А., Трахтенгерц М.С. 1978. Вода. Плотность при атмосферном давлении и температурах от 0 до 100°C. Таблицы стандартных справочных данных ГСССД 2-77. М: Изд-во стандартов.
- Алексеевский Н.И. 2006. Гидрофизика. Москва: Академия.
- Астахов М.В. 2009. Дрейф фито- и зообентоса в модельной лососевой реке Кедровой (Приморский край, Россия). Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток.
- Богатов В.В. 1995. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вест. ДВО РАН. № 3. С. 51.
- Богатов В.В., Астахов М.В. 2013. Вертикальное распределение дрейфующих личинок поденок и двукрылых на перекате р. Кедровая (Приморский край) // Вест. СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 39.
- Васильев Н.Г., Панкратьев А.Г., Панов Е.Н. 1965. Заповедник "Кедровая падь". Владивосток: Дальневост. книж. изд-во.
- Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н. 2009. Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М: КМК.
- Живоглядов А.А. 2004. Структура и механизмы функционирования сообществ рыб малых нерестовых рек острова Сахалин. М: ВНИРО.
- Ключарева О.А. 1963. О скате и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных Амура // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 11. С. 1601.
- Константинов А.С. 1969. Сиртон и бентосток Волги близ Саратова в 1966 году // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 1. С. 20.
- Леванидова И.М., Леванидов В.Я. 1965. Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе. 1. Миграция личинок поденок в реке Хор // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 3. С. 373.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М. 1979. Дрейф водных насекомых в реке Амур // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3.
- Павлов К.Ф., Романков П.Г., Носков А.А. 1987. Примеры и задачи по курсу процессов и аппаратов химической технологии. Ленинград: Химия.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М: КМК.
- Семенченко А.Ю. 1977. Зимовка рыб в водотоках заповедника "Кедровая падь" // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая падь". Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 159.

- Тарадина Д.Г., Павлов Д.С., Лупандин А.И. 1997. Связь вертикального распределения молоди рыб при пократной миграции с их плавучестью и турбулентностью потока // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 4. С. 532.
- Тарасов А.Г., Тарасова Г.В. 1997. Бентосток нижней части среднего течения р. Урал // Биология внутр. вод. № 1. С. 59.
- Травина Т.Н. 2014. Дрифт донных беспозвоночных в период ледостава в р. Большая (Западная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 713.
- Чебанова В.В. 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. Москва: ВНИРО.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб: Наука.
- Allan J.D., Feifarek B.P. 1989. Distances travelled by drifting mayfly nymphs: factors influencing return to the substrate // J. North Am. Benthol. Soc. V. 8. № 4. P. 322. <https://doi.org/10.2307/1467495>
- Astakhov M.V. 2012. Stratifying drift sampler // Amur. Zool. J. V. 4. № 1. P. 3. <https://www.biotaxa.org/azj/issue/view/9865/918>
- Astakhov M.V., Bogatov V.V. 2014. Vertical redistribution of drifting benthic invertebrates in the Kedrovaya River, Primorsky Region of Russia // Open J. Ecol. V. 4. № 2. P. 53. <https://doi.org/10.4236/oje.2014.42007>
- Berner L.M. 1951. Limnology of the Lower Missouri River // Ecology. V. 32. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.2307/1930968>
- Bogatov V.V., Astakhov M.V. 2011. Under-ice drift of invertebrates in the piedmont part of Kedrovaya River (Primorskii Krai) // Inland Water Biol. V. 4. № 1. P. 56. <https://doi.org/10.1134/S1995082911010032>
- Gorovaya E.A. 2022. Dynamics of the mayfly community structure (Insecta, Ephemeroptera) of a small salmon river in South Primorye // Inland Water Biol. V. 15. № 6. P. 891. <https://doi.org/10.1134/S1995082922060062>
- Campbell R.N.B. 1985. Comparison of the drift of live and dead Baetis nymphs in a weakening water current // Hydrobiologia. V. 126. P. 229. <https://doi.org/10.1007/BF00007500>
- Clifford H.F. 1972. A years' study of the drifting organisms in a brown-water stream of Alberta, Canada // Can. J. Zool. V. 50. № 7. P. 975. <https://doi.org/10.1139/z72-130>
- Copp G.H., Faulkner H., Doherty S. et al. 2002. Diel drift behaviour of fish eggs and larvae, in particular barbel, *Barbus barbus* (L.), in an English chalk stream // Fish. Manag. Ecol. V. 9. Iss. 2. P. 95. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.2002.00286.x>
- Crisp D.T., Gledhill T. 1970. A quantitative description of the recovery of the bottom fauna in a muddy reach of a mill stream in southern England after draining and dredging // Arch. Hydrobiol. Bd 67. H. 4. S. 502.
- D'Amours J., Thibodeau S., Fortin R. 2001. Comparison of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*), Stizostedion spp., Catostomus spp., Moxostoma spp., quillback (*Carpiodes cyprinus*), and mooneye (*Hiodon tergisus*) larval drift in Des Prairies River, Quebec // Can. J. Zool. V. 79. № 8. P. 1472. <https://doi.org/10.1139/z01-095>
- Douglas P.L., Forrester G.E., Cooper S.D. 1994. Effects of trout on the diel periodicity of drifting in baetid mayflies // Oecologia. V. 98. P. 48. <https://doi.org/10.1007/BF00326089>
- Downes B.J. 2010. Back to the future: little-used tools and principles of scientific inference can help disentangle effects of multiple stressors on freshwater ecosystems // Freshwater Biol. V. 55. P. 60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02377.x>
- Downes B.J., Lancaster J. 2010. Does dispersal control population densities in advection-dominated systems? A fresh look at critical assumptions and a direct test // J. Anim. Ecol. V. 79. Iss. 1. P. 235. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01620.x>
- Elliott J.M. 1971. The distances travelled by drifting invertebrates in a Lake District stream // Oecologia. V. 6. P. 350. <https://doi.org/10.1007/BF00389109>
- Fenoglio S., Bo T., Gallina G., Cucco M. 2004. Vertical distribution in the water column of drifting stream macroinvertebrates // J. Freshwater Ecol. V. 19. № 3. P. 485. <https://doi.org/10.1080/02705060.2004.9664923>
- Flecker A.S. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams // Ecology. V. 73. Iss. 2. P. 438. <https://doi.org/10.2307/1940751>
- Fraser N.H.C., Metcalfe N.B., Thorpe J.E. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. V. 252. P. 135. <https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0057>
- Gisbert E., Williot P. 1997. Larval behavior and effect of the timing of initial feeding on growth and survival of siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) larvae under small scale hatchery production // Aquaculture. V. 156. Iss. 1–2. P. 63. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(97\)00086-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00086-0)
- Heggenes J., Alfrendsen K., Bustos A.A. et al. 2018. Be cool: A review of hydro-physical changes and fish responses in winter in hydropower-regulated northern streams // Environ. Biol. Fish. V. 101. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0677-z>
- Koprikov A.R., Bogdanov V.D. 2019. Burbot (*Lota lota* L., 1758) larval distribution in the streamflow during long downstream migration // Russ. J. Ecol. V. 50. № 5. P. 482. <https://doi.org/10.1134/S1067413619050060>
- Madsen B.L. 1969. Reactions of *Brachyptera risi* (Morton) (Plecoptera) nymphs to water current // Oikos. V. 20. № 1. P. 95. <https://doi.org/10.2307/3543748>
- Malmqvist B. 1988. Downstream drift in madeiran levadas: tests of hypotheses relating to the influence of predators on the drift of insects // Aquat. Insects. V. 10. Iss. 3. P. 141. <https://doi.org/10.1080/01650428809361323>
- Matter W.J., Hopwood A.J. 1980. Vertical distribution of invertebrate drift in a large river // Limnol., Oceanogr. V. 25. № 6. P. 1117. <https://doi.org/10.4319/LO.1980.25.6.1117>
- McLay C.L. 1968. A study of drift in the Kakanui River, New Zealand // Aust. J. Mar. Freshwater Res. V. 19. № 2. P. 139. <https://doi.org/10.1071/MF9680139>
- McLay C.L. 1970. A theory concerning the distance travelled by animals entering the drift of a stream // J. Fish Res. Board Can. V. 27. № 2. P. 359. <https://doi.org/10.1139/f70-041>

- McNair J.N., Newbold J.D., Hart D.D. 1997. Turbulent transport of suspended particles and dispersing benthic organisms: how long to hit bottom? // *J. Theor. Biol.* V. 188. Iss. 1. P. 29.  
<https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0453>
- Müller-Haackel A., Marvanová L. 1979. Periodicity of aquatic hyphomycetes in the subarctic // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* V. 73. Iss. 1. P. 109.  
[https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(79\)80080-7](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(79)80080-7)
- Naman S.M., Rosenfeld J.S., Richardson J.S. 2016. Causes and consequences of invertebrate drift in running waters: from individuals to populations and trophic fluxes // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 73. P. 1292.  
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0363>
- Oldmeadow D.F., Lancaster J., Rice S.P. 2010. Drift and settlement of stream insects in a complex hydraulic environment // *Freshwater Biol.* V. 55. Iss. 5. P. 1020.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02338.x>
- Statzner B., Gore J.A., Resh V.H. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 7. № 4. P. 307.  
<https://doi.org/10.2307/1467296>
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 8. № 1. P. 36.  
<https://doi.org/10.2307/1467400>
- Valdimarsson S.K., Metcalfe N.B. 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? // *J. Fish Biol.* V. 52. Iss. 1. P. 42.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01551.x>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130.  
<https://doi.org/10.1139/f80-017>
- Weissenberger J., Spatz H.-Ch., Emanns A., Schwoerbel J. 1991. Measurement of lift and drag forces in the mN range experienced by benthic arthropods at flow velocities below  $1.2 \text{ m s}^{-1}$  // *Freshwater Biol.* V. 25. Iss. 1. P. 21.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb00469.x>

## Winter Dynamics of Drifting Invertebrates' Vertical Distribution in a Small Salmon River

M. V. Astakhov\*

<sup>1</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

\*e-mail: mvastakhov@mail.ru

The composition of the winter syrtion of a small salmon river was dominated by mayfly larvae (Ephemeroptera), dipteran larvae (Diptera), and adult water mites (Hydracarina). The presence of a significant linear dependence of the number of drifters entering the nets on the volume of water filtered by the nets has not been proven, so we used not the syrtion density ( $\text{ind./m}^3$ ), but the data of actual catches. The vertical distribution of drifting invertebrates of different taxonomic affiliation had its own characteristics. Under conditions of good illumination of the water column, the drift intensity of invertebrates increased in the daytime. This fact is probably indirectly related to the low water temperature, which limits the swimming ability of drift-feeding fish, which because of this become more vulnerable to fish-feeding warm-blooded predators, and therefore in winter during daylight hours lead a predominantly inactive and secretive way of life. In December, most daytime drifters migrated near the surface of the water column, and in January, on the contrary, near the bottom. The latter may be due to the overwhelming effect of lower daytime air temperatures, since until mid-February the riverbed was not completely covered with ice. After a heavy February snowfall, the upper layers of the river flow turned out to be isolated from the effect of air temperature, and the level of illumination of the water column during the day began to correspond to the period of late twilight. As a result, fish became less accessible to warm-blooded semiaquatic predators, the intensity of invertebrate drift in the daylight hours decreased sharply, and the distribution of drifters throughout the water column vertical became fairly uniform.

**Keywords:** invertebrate drift, juvenile salmonids, spatial distribution, winter period

## БИОЛОГИЯ ТАЙМЕНЯ *Hucho taimen* ПРИТОКОВ р. Лены В ЕЕ НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ (ЯКУТИЯ)

© 2023 г. Л. Н. Карпова<sup>а</sup>, Е. В. Микодина<sup>б, \*</sup>, Г. И. Рубан<sup>с</sup>

<sup>а</sup>Якутский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Якутия, Республика Саха, Россия

<sup>б</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия

<sup>с</sup>Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: mikodina@vniro.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 10.11.2022 г.

Принята к публикации 14.11.2022 г.

Проанализирован возрастной состав и плодовитость производителей тайменя *Hucho taimen* (Pallas, 1773) на нерестилищах в левобережных притоках р. Лена — реках Муна и Моторчуна и левобережном притоке второго порядка — р. Тимптон. Нерест происходит в мае–июне. Возраст производителей варьирует от 8 до 17 лет. Абсолютная плодовитость тайменя этих рек больше, чем у тайменя из западной части ареала, и меньше, чем в популяциях из восточной части. Особи тайменя исследованных рек — часть большой популяции вида в р. Лена. Они нагуливаются и зимуют в р. Лена и заходят в ее притоки, в том числе в реки Муна и Моторчуна, лишь для размножения, что характерно и для тайменя из бассейнов других крупных рек (Кама, Енисей, Амур). Численность тайменя невелика, нерестовые части популяции на местах нереста весьма уязвимы и требуют особых мест охраны.

**Ключевые слова:** таймень, плодовитость, нерест, реки Муна, Моторчуна, Тимптон

**DOI:** 10.31857/S0320965223030129, **EDN:** PMGGSJ

### ВВЕДЕНИЕ

На территории Российской Федерации обитают два вида тайменей — обыкновенный или сибирский *Hucho taimen* (Pallas, 1773) и сахалинский *Parahucho perryi* (Brevoort, 1856). Ареалы этих двух видов тайменей существенно различаются. Область обитания сахалинского тайменя относительно небольшая, включает часть ограниченных участков бассейнов рек северной части Японского моря, тяготея к побережью, и бассейн южной части Охотского моря, занимая острова Сахалин, Хоккайдо, Южные Курилы. Обыкновенный таймень в пределах России распространен широко — от бассейнов рек Печора и Кама на западе до р. Амур на востоке (Золотухин и др., 2000; Решетников, 2002), также встречается в некоторых реках северо-запада о. Сахалин (Шилин, Богданов, 2021).

В Республике Саха (Якутия) обыкновенный таймень населяет водотоки от р. Анабар до р. Яна. В р. Лена вид распространен от верховьев до дельты включительно. В этой реке таймень мигрирует и встречается в основном русле, где наиболее многочислен между поселками Жиганск и Джар-

джан, и в ряде притоков первого и второго порядков нижнего течения реки (Кириллов, 1972; Венглинский и др., 1987; Тяптиргянов, 2017). Из устья р. Лена в морские воды таймень не выходит, т.е. является потамодромным видом. В Республике Саха (Якутия) таймень также встречается в р. Тимптон, правом притоке р. Алдан (бассейн р. Лена). В р. Анабар таймень отмечен на всем протяжении реки, в р. Оленек — распространен не только по всей реке, но и в дельтовых протоках до стыка пресных вод с солеными. В реках Анабар и Оленек вид имеет местное промысловое значение (Кириллов, 1972, 2002). Документированные места нереста якутского тайменя находятся в левых притоках р. Лена — реки Моторчуна и Муна, а также в ее правом притоке — р. Ундюлюнг (Mikodina, Sivtseva, 2010).

Кроме северо-восточной Сибири, обыкновенный таймень распространен: в Красноярском крае, Республиках Хакасия и Тыва, где находятся бассейны рек Обь, Енисей, Пясины, Хатанга (Решетников, 2002). Также он описан из рек Хабаровского края, в частности, в р. Тугур и ее притоках — Уля, Уйги, Ассини, Отун, Конин, Муникан. В этих реках обыкновенного тайменя вылавливают во

**Сокращения:** ИАП — индивидуальная плодовитость.

время нерестового хода и непосредственно в период нереста (Кульбачный, Кульбачная, 2018).

Численность обыкновенного тайменя, как в пределах его ареала в целом, так и в нижнем течении р. Лена невысока, запасы осваивают слабо. В основном, его добывают в качестве прилова при промысле сиговых видов рыб. Суммарные годовые уловы тайменя в Якутии в период с 1952 по 1961 г. варьировали от 488 ц (1955 г.) до 142 ц (1961 г.), достигая в среднем 270 ц в год (Мишарин, Шутило, 1971). В настоящее время таймень не входит в список промысловых видов во внутренних водах Российской Федерации (Приказ Минсельхоза РФ от 06.10.2017 № 501). В бассейне р. Лена весьма распространен спортивный лов тайменя нахлыстом при наличии у спортсменов сертификатов IGFA. Помимо этого, как и в других водоемах Сибири, популяция этого вида испытывает давление со стороны незаконного браконьерского лова с помощью не только жаберных сетей, но и неводов, что еще больше снижает численность, его промысловые запасы во многих регионах России близки к минимальным. Вследствие этого ряд популяций обыкновенного тайменя — популяции европейской части России, Западной Сибири (за исключением Республики Алтай и р. Томь в границах Кемеровской обл.), бассейна р. Ангара (включая бассейн оз. Байкал), о. Сахалин включены в Красную книгу Российской Федерации (Красная..., 2021). Обыкновенный таймень европейских популяций внесен в Международную Красную книгу в статусе “Под угрозой исчезновения (EN) (B2ab(ii, iii))” (Freyhof, Kottelat, 2008). Следует отметить, что в Республике Саха (Якутия) к нему, очевидно, более бережное отношение, и здесь обыкновенный таймень пока не входит в число краснокнижных видов (Красная..., 2017). Таймень считается объектом разных видов рыболовства (коммерческое и сертифицированное спортивное) и аквакультуры (рыбоводства).

Таймень — весьма ценный в хозяйственном отношении вид, из него получают деликатесные пищевые продукты из-за розово-красного мяса средней жирности (Гнедов, 2020) и икру. В северорусской, коми, якутской и ненецкой национальных кухнях в пищу используют строганину из этой рыбы. Она подается к столу в замороженном (сыром) виде нарезанной стружкой и употребляется с приправами. Икра тайменя имеет такую же высокую пищевую ценность, как и икра дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus*, близка к ним по окраске, но, по нашим данным, несколько мельче. Несмотря на обширный ареал обыкновенного тайменя и высокую хозяйственную ценность, из-за его малочисленности и труднодоступности мест обитания он остается относительно мало изученным.

Цель работы — исследовать особенности биологии тайменя из двух левобережных притоков р. Лена — рек Муна, Моторчуна и правобережного притока второго порядка — р. Тимптон.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Характеристика района работ.** Республика Саха (Якутия) чрезвычайно богата водотоками различного типа. Характерная особенность рек заключается в том, что они расположены в области многолетнемерзлых пород (Кириллов, 1972).

Район нижнего течения р. Лена, где проводили исследования, расположен за северным Полярным кругом и ограничен долиной р. Лена у пос. Жиганск в 886 км от устья реки (рис. 1). Жиганский национальный эвенкийский улус (район) Республики Саха (Якутия) находится в субарктической зоне. В этих широтах климат резко континентальный, что проявляется в исключительно больших сезонных различиях температуры воздуха, сравнительно малой облачности и недостаточном количестве осадков. Для этого региона характерны средние температуры самого холодного месяца  $-40^{\circ}\text{C}$  в горах Северо-Востока. Летом температура достигает  $+30^{\circ}\text{C}$ . Средняя годовая температура воздуха от  $-4$  до  $10^{\circ}\text{C}$ .

Реки Муна и Моторчуна, где ловили половозрелого тайменя, — левые притоки р. Лена в ее нижнем течении. Река Муна протяженностью 715 км, площадь водосбора  $30100\text{ км}^2$ , течет по северо-восточной окраине Среднесибирского плоскогорья. Координаты места впадения в р. Лена —  $67^{\circ}18'12''$  с.ш.,  $123^{\circ}03'28''$  в.д. В бассейне р. Муна 2500 водотоков и 2460 озер, которые замерзают во второй половине октября, вскрывается в конце мая — начале июня. Крупные притоки р. Муна — Мунакан (201 км) и Хакчан (221 км) (Венглинский и др., 1987). Река Моторчуна длиной 434 км, берет начало и течет по северо-восточной окраине Среднесибирского плоскогорья, в нижнем течении — по Центральной равнине. Ее устье расположено от устья р. Муна на расстоянии  $\sim 50$  км, впадает в р. Лена севернее ( $68^{\circ}01'02''$  с.ш.,  $123^{\circ}07'08''$  в.д.), принимает 50 притоков длиной  $>10$  км. Вскрывается в конце мая — начале июня, замерзает в середине октября.

Ледоход на р. Лена у пос. Жиганск начинается в конце мая, уровень воды повышается во время весеннего ледохода до 11.7 м. Река Лена очищается ото льда в первой декаде июня. Изменение рельефа по течению реки ведет к изменению уклона поверхности потока. Около пос. Жиганск он достигает  $0.057\text{ м/км}$ . Глубина фарватера в межень 6–10 м, скорость течения  $0.8\text{--}1.3\text{ м/с}$ . В боковых протоках скорость течения несколько ниже, чем в р. Лена, в среднем  $0.7\text{--}0.8\text{ м/с}$ . Весной под действием ледохода и волнобоя происходит активное

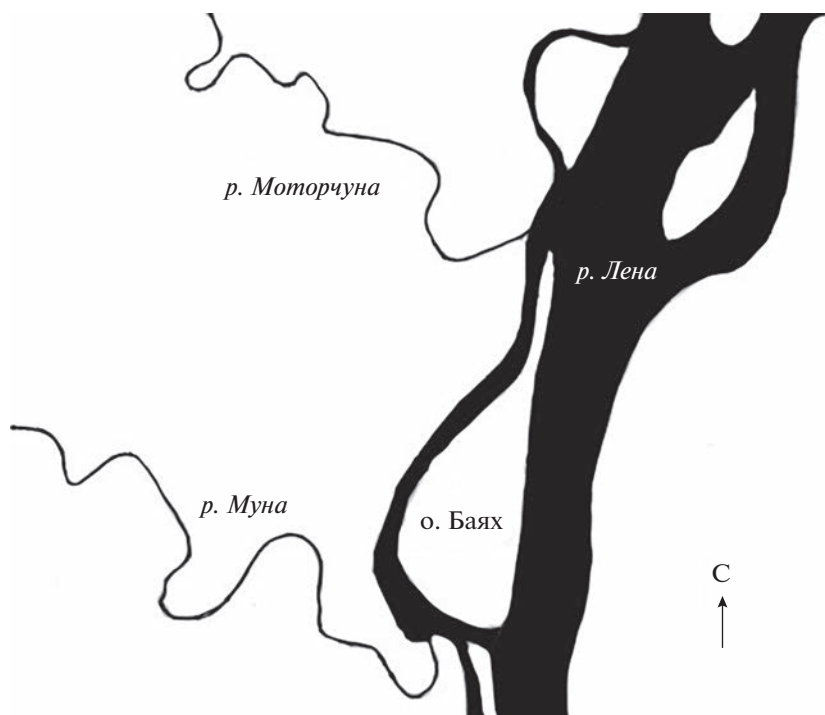


Рис. 1. Схема района проведения исследований в 2003–2008 гг.

разрушение берегов, приводящее к увеличению твердого стока и повышению мутности воды (Мастахов, 1980).

Река Тимптон — правый приток р. Лена второго порядка — впадает в р. Алдан на расстоянии 1538 км от ее устья ( $58^{\circ}44'0.50''$  с.ш.,  $127^{\circ}10''$  в.д.). Длина реки 644 км, площадь водосбора 44400 км<sup>2</sup>. Ширина р. Тимптон варьирует от 100 до 300 м. Глубина реки в межень 2–4 м. Ее притоки в верхнем течении имеют типично горный характер с каменистым руслом, изобилующем порогами, шиверами и перекатами. Береговая линия их обычно занята высокими скалистыми или галечниково-валунными бечевниками. Скорости течения достигают 2–3 м/с, в нижнем течении рек долины расширяются и образуют пойменные террасы.

Общий характер гидрологического режима р. Тимптон позволяет отнести ее к рекам со смешанным типом питания, для которых характерно формирование годовых максимумов в период весеннего половодья и при прохождении летних дождей паводков. Весенний подъем уровня воды начинается в конце апреля — первых числах мая и в дальнейшем осуществляется достаточно интенсивно (до 1.0–1.5 м/сут). Подъем уровня достигает 6–8 м. Максимальные уровни половодья отмечаются в среднем в последних числах мая, после очищения реки ото льда. Окончание половодья приурочено к середине июня.

За летний сезон формируются до 8–12 дождевых паводков, большинство из них имеют слож-

ные многовершинные гребенчатые формы гидрографов. Интенсивность подъема уровней наиболее значительных летних паводков (до 1.5–2.0 м/сут) превышает интенсивность подъема в период половодья. Максимумы летнего периода приходится в среднем на конец июля — август. Тем не менее, большинство притоков р. Тимптон рыбы используют для нереста и нагула до резкого снижения уровня воды. В этих реках, кроме тайменя, нерестятся такие ценные виды, как ленок (*Brachymystax lenok* Pallas, 1773), восточно-сибирский хариус (*Thymallus arcticus pallasii* Pallas, 1776), валец (*Prosopium cylindraceum* Pennant, 1784) (Кириллов, 1972; 2002).

**Места отлова рыб и объем материала.** Половозрелых особей тайменя отлавливали в мае 2003–2005 гг. в р. Муна на расстоянии 15–30 км от ее устья, и июне 2008 г. — в р. Моторчуна на расстоянии 15–20 км от ее впадения в р. Лена; молодь тайменя — в августе 2010 г. в р. Тимптон на расстоянии 15–20 км от ее устья.

Для лова тайменя использовали ставные сети с ячейей 90 мм. Объем собранного материала представлен в табл. 1.

Биологический анализ и определение возраста по чешуе проводили по методам, описанным в работах Правдина (1966) и Кириллова (2002). Возраст рыб определяли по чешуе с помощью бинокуляра МБС-9 (×8), размеры рыб — при помощи мерной доски с точностью до 1 см, массу тела — на электронных весах с точностью 1 г.

**Таблица 1.** Объем собранного материала для определения различного рода показателей

| Река      | Год  | БА, экз. | ИАП, экз. | Коэффициент упитанности по Фультону, экз. | Возраст, экз. | Соотношение ♀ и ♂ в нерестовый период, экз. |    |
|-----------|------|----------|-----------|-------------------------------------------|---------------|---------------------------------------------|----|
|           |      |          |           |                                           |               | ♀                                           | ♂  |
| Муна      | 2003 | 90       | 29        | 90                                        | 90            | 44                                          | 46 |
|           | 2004 | 31       | 7         | 31                                        | 31            | 11                                          | 20 |
|           | 2005 | 20       | —         | 20                                        | 20            | 5                                           | 15 |
| Моторчуна | 2008 | 24       | —         | —                                         | 24            | 10                                          | 14 |
| Тимптон   | 2010 | 2        | —         | —                                         | 2             | —                                           | —  |
| Всего:    |      | 167      | 35        | 141                                       | 167           | —                                           | —  |

Примечание. БА — биологический анализ, ИАП — индивидуальная плодовитость. “—” — данные отсутствуют.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Нерестовая миграция тайменя в притоках р. Лена.** Таймень нерестится, как правило, во второй половине мая, его скат после нереста начинается в середине июня. Совершая нерестовые миграции, таймень продолжает питаться, хотя и не интенсивно (Венглинский и др., 1987).

Весной в период наших исследований тайменя (рис. 2) отмечали в промысловых количествах лишь в реках Муна и Моторчуна, непосредственно в русле р. Лена встречали очень редко, что свидетельствовало о завершении нерестовой миграции. Осенью, наоборот, тайменя вылавливали только в р. Лена на русловых песчаных отмелях или у островов, называемых неводными песками, например о-ва Джолдонго и Сырий-Кумах.

По нашим данным, таймень начинал подъем в верховья р. Муна на нерест сразу после очищения ее ото льда, обычно в мае. В 2005 г. его ход был ранним (первая половина мая). В 2003, 2004, 2006–2008 производители тайменя заходили в реки Муна и Моторчуна в одни и те же сроки — 4–5 июня

при температуре воды от 0.5–2.0°C. Передвижение тайменя к нерестилищам было непродолжительным и к первой декаде июня почти заканчивалось, в 2005 г. отнерестившиеся особи встречались с 4 июня. Протяженность нерестовых миграций тайменя и расположение мест нереста зависели от водного режима р. Муна и бассейна нижнего течения р. Лена в целом. Выловленные в нерестовый период особи тайменя имели брачный наряд в виде интенсивно окрашенного брюшка и краев плавников.

**Линейные размеры, масса и возраст рыб.** Средние размеры и масса тела самок и самцов тайменя на нерестилищах в р. Муна различались незначительно (у самок  $107.2 \pm 1$  см и  $10.7 \pm 0.2$  кг соответственно, у самцов —  $107.3 \pm 1$  см и  $10.5 \pm 0.3$  кг). Масса их тела в разных возрастных классах также различалась незначительно. Масса тела тайменя из р. Муна была значительно больше, чем у тайменя из верхнего течения реки р. Лена и ее притоков (табл. 2), что, вероятно, связано с большей кормностью нижнего участка р. Лена.



**Рис. 2.** Внешний вид самцов обыкновенного тайменя в нерестовый период.

**Таблица 2.** Средние значения и пределы варьирования массы тела в возрастных классах производителей тайменя из р. Муна в 2003–2005 гг. и в объединенной выборке из верхнего течения р. Лена и ее притоков – рек Киренга и Витим (по: Мишарин, Шутило, 1971)

| Возраст, лет | n  | р. Муна  |               |          |               | Объединенная<br>выборка |
|--------------|----|----------|---------------|----------|---------------|-------------------------|
|              |    | самки    |               | самцы    |               |                         |
|              |    | масса, г | min—max       | масса, г | min—max       | масса, г                |
| 5+           | 1  | —        | —             | 3000     | —             | —                       |
| 6+           | 4  | 7400.0   | 7000—7800     | 6500.0   | 3000—7750     | 1400                    |
| 7+           | 12 | 7700.0   | 7000—8500     | 7737.5   | 5200—9200     | 2000                    |
| 8+           | 22 | 9615.0   | 7000—11 200   | 9516.7   | 7800—13 000   | 2600                    |
| 9+           | 32 | 10 128.6 | 7600—11 300   | 10 227.8 | 7800—13 000   | —                       |
| 10+          | 20 | 11 018.2 | 9000—13 500   | 10 488.9 | 7800—13 600   | 8200                    |
| 11+          | 22 | 10 941.7 | 8000—12 000   | 11 550.0 | 7200—14 900   | 5000                    |
| 12+          | 6  | 11 000.0 | —             | 11 640.0 | 10 000—13 200 | —                       |
| 13+          | 13 | 12 040.0 | 11 800—12 400 | 11 812.5 | 10 900—15 000 | —                       |
| 14+          | 4  | 14 000.0 | 13 500—14 500 | 15 800.0 | 13 800—17 800 | —                       |
| 15+          | 2  | —        | —             | 13 600.0 | 13 000—14 200 | —                       |
| 16+          | 2  | 15 000.0 | —             | 18 800.0 | —             | —                       |
| 17+          | 1  | —        | —             | 24 000.0 | —             | —                       |
| 18+          | —  | —        | —             | —        | —             | 8000                    |

Примечание. “—” — данные отсутствуют; n — число рыб, экз.

В нерестовый период в сетных уловах из р. Муна встречались особи в возрасте от 5 до 17 лет, их средняя длина (по Смитту) в разные годы варьировала от 71 см в возрасте 5 лет до 124 см в возрасте 17 лет, средняя масса — от 3 до 24 кг (табл. 3). В р. Моторчуна диапазоны этих показателей были уже, что, по-видимому, обусловлено малым объемом выборки. В обловленных скоплениях таймень в возрасте 5–6 лет встречался единично; основу представляли особи в возрасте 8–13 лет, с преобладанием 9–11-годовых рыб (табл. 4). В р. Муна средний возраст выловленных особей тайменя достигал  $10.4 \pm 0.19$  лет.

В наших уловах из среднего течения р. Муна таймень был крупнее, чем в других сибирских реках (Решетников, 2002). Например, для верховьев р. Обь приведены меньшие максимальные значения длины и массы — 90.5 см и 9.7 кг соответственно (Журавлев, 2003). В критическом обзоре Золотухина (2021) указано, что имеющиеся в литературе сведения о поимке на разных участках ареала особей с рекордной массой 80–100 кг официально не задокументированы и, как правило, основаны лишь на опросных данных местного населения. Максимальная масса тела тайменя, выловленная рыболовом-спортсменом в р. Тугур

(Тугуро-Чумиканский район Хабаровского края) в октябре 2019 г. достигала 46.12 кг (Золотухин, Щербович, 2021). Современные рекордные значения массы тела тайменя, пойманного рыбаками спортсменами в р. Лена, достигают 66.578 кг, в р. Енисей — 63.099 кг, в р. Хуанхэ — 64.518 кг.<sup>1</sup>

Значительно меньшие размеры и масса отловленных нами производителей в реках Муна и Моторчуна, по сравнению с рекордными экземплярами из р. Лена, по-видимому, обусловлены значительной промысловой нагрузкой из-за распространенного спортивного лова тайменя и незаконного (браконьерского) лова с помощью сетей и неводов. В период наших исследований коэффициент упитанности тайменя на нерестилищах (по Фультону) в р. Муна варьировал незначительно: в 2003 г. он был 0.65–1.3 (в среднем 0.86), в 2004 г. — 0.8–1.1 (0.91), 2005 г. — 0.75–1.05 (0.91). По данным Жиганской инспекции рыбоохраны, в 1980-х годах этот показатель варьировал в пределах 0.84–1.18 и в среднем был выше (1.03), что может свидетельствовать об ухудшении условий нагула. После нереста упитанность тайменя

<sup>1</sup> Государственный водный реестр РФ. <https://textual.ru/gvr/index.php?card=254325>

**Таблица 3.** Средняя длина ( $TL$ , см) и масса тела ( $Q$ , кг) тайменя *Hucho taimen* на нерестилищах в реках Муна и Моторчуна

| Возраст, лет | р. Муна ( $n = 141$ экз.) |      |         |      |         |      | р. Моторчуна ( $n = 24$ экз.) |      |
|--------------|---------------------------|------|---------|------|---------|------|-------------------------------|------|
|              | 2003 г.                   |      | 2004 г. |      | 2005 г. |      | 2008 г.                       |      |
|              | $TL$                      | $Q$  | $TL$    | $Q$  | $TL$    | $Q$  | $TL$                          | $Q$  |
| 5            | 71.0                      | 3.0  | —       | —    | —       | —    | —                             | —    |
| 6            | 74.5                      | 3.0  | 89.7    | 7.1  | —       | —    | 94.0                          | 6.0  |
| 7            | 83.0                      | 5.2  | 96.7    | 7.8  | 94.2    | 8.3  | 93.3                          | 8.6  |
| 8            | 105.0                     | 9.8  | 103.6   | 9.5  | 100.0   | 9.3  | 103.1                         | 9.3  |
| 9            | 102.0                     | 9.6  | 110.5   | 10.9 | 109.7   | 11.2 | 111.8                         | 16.3 |
| 10           | 106.0                     | 9.8  | 117.5   | 13.3 | 113.0   | 13.0 | —                             | —    |
| 11           | 108.6                     | 10.7 | —       | —    | 119.7   | 14.5 | 115.0                         | 22.0 |
| 12           | 113.8                     | 11.5 | —       | —    | —       | —    | —                             | —    |
| 13           | 113.0                     | 11.9 | —       | —    | —       | —    | —                             | —    |
| 14           | 115.0                     | 14.0 | —       | —    | 127.0   | 17.8 | —                             | —    |
| 15           | 116.0                     | 14.0 | —       | —    | —       | —    | —                             | —    |
| 16           | 121.0                     | 17.0 | —       | —    | —       | —    | —                             | —    |
| 17           | 124.0                     | 24.0 | —       | —    | —       | —    | —                             | —    |

Примечание.  $TL$  — средняя длина (см);  $Q$  — масса тела (кг); “—” — данные отсутствуют;  $n$  — число рыб.

**Таблица 4.** Возрастной состав (%) тайменя *Hucho taimen* на нерестилищах р. Муна, 2003–2005 гг.

| Год  | Возраст, лет |     |      |      |      |      |      |     |      |     |     |     |     |
|------|--------------|-----|------|------|------|------|------|-----|------|-----|-----|-----|-----|
|      | 5            | 6   | 7    | 8    | 9    | 10   | 11   | 12  | 13   | 14  | 15  | 16  | 17  |
| 2003 | 1.1          | 1.1 | 1.1  | 8.9  | 21.1 | 15.7 | 21.1 | 6.7 | 14.4 | 2.2 | 3.3 | 2.2 | 1.1 |
| 2004 | —            | 9.7 | 22.6 | 29.0 | 29.0 | 9.7  | —    | —   | —    | —   | —   | —   | —   |
| 2005 | —            | —   | 20.0 | 25.0 | 20.0 | 15.0 | 15.0 | 5.0 | —    | —   | —   | —   | —   |

снижалась (в среднем 0.96). Таймень из р. Моторчуна в нерестовый период более упитанный, чем в р. Муна, его коэффициент упитанности был в среднем 1.12.

На нерестилищах тайменя в р. Муна, как и в других реках (Решетников, 2002), преобладали самцы, соотношение полов близко к 1 : 1.4. По нашим данным, в этой реке таймень впервые нерестится в возрасте восьми лет при длине 100–105 см и массе 9.3–9.8 кг. Нерестовую часть популяции представляли особи с гонадами IV и V стадий зрелости (табл. 5).

**Плодовитость.** Таймень откладывает в гнезда на каменисто-галечных и галечно-песчаных незаиленных грунтах на глубине ~0.5 м крупную икру темно-янтарного или оранжевого цвета диаметром 5–9 мм. ИАП тайменя в р. Муна увеличивается с возрастом. У впервые нерестящихся самок

плодовитость низкая — 9.3 тыс. икринок. У повторно нерестующих, 10–12-годовалых самок она достигала 23000 икринок (табл. 6), в среднем 15200 икринок. Максимальное значение ИАП тайменя в р. Муна, выявленные нами, оказалось больше ранее установленного для этого вида в р. Виллой — 19700 икринок (Кириллов, 1972), что, видимо, обусловлено малой выборкой из этой реки (4 экз.).

В западной части ареала вида в р. Вишера (приток р. Кама) ИАП тайменя не превышала 19500 икринок (Букирев, 1967). В р. Томь возрастной ряд производителей значительно короче (5–8 лет) и средние значения ИАП изменяются от 7500 икринок у производителей в возрасте 5+ до 12000 у самок в возрасте 8+ (Колесов, Ростовцев, 2016). Плодовитость тайменя из р. Амур достигала 33343 икринок (Солдатов, 1912, цит. по: Букирев, 1967). В р. Фролиха (бассейн оз. Байкал)

**Таблица 5.** Стадии зрелости половых желез у тайменя *Hucho taimen* из р. Муна в нерестовый период

| Пол           | n, экз. | Доля особей с гонадами разных стадий зрелости, % |     |      |      |       |
|---------------|---------|--------------------------------------------------|-----|------|------|-------|
|               |         | II                                               | III | IV   | V    | VI–II |
| 2003 г.       |         |                                                  |     |      |      |       |
| Самки         | 44      | —                                                | —   | 49.0 | —    | —     |
| Самцы         | 46      | 5.5                                              | —   | 15.5 | 30.0 | —     |
| 2004 г.       |         |                                                  |     |      |      |       |
| Самки         | 12      | 12.9                                             | —   | 22.6 | —    | 3.2   |
| Самцы         | 19      | 19.3                                             | 6.5 | 3.2  | 32.3 | —     |
| 2005 г.       |         |                                                  |     |      |      |       |
| Самки         | 5       | 10.0                                             | 5.0 | 5.0  | —    | 5.0   |
| Самцы         | 15      | 30.0                                             | 5.0 | 25.0 | 15.0 | —     |
| 2003–2005 гг. |         |                                                  |     |      |      |       |
| Самки         | 61      | 4.2                                              | 0.7 | 36.9 | —    | 1.4   |
| Самцы         | 80      | 12.1                                             | 2.1 | 14.2 | 28.4 | —     |

**Таблица 6.** Средняя (М) индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) и пределы ее варьирования (min–max) у тайменя разного возраста в р. Муна

| Возраст, лет | ИАП, тыс. шт. |      |           |         |      |          |              |      |           |
|--------------|---------------|------|-----------|---------|------|----------|--------------|------|-----------|
|              | 2003 г.       |      |           | 2004 г. |      |          | 2003–2004 гг |      |           |
|              | n             | М    | min–max   | n       | М    | min–max  | n            | М    | min–max   |
| 8+           | 0             | —    | —         | 3       | 11.9 | 9.3–13.4 | 3            | 11.9 | 9.3–13.4  |
| 9+           | 6             | 9.2  | 7.5–10.9  | 2       | 12.9 | 9.9–16.0 | 8            | 10.2 | 7.5–16.0  |
| 10+          | 7             | 13.7 | 11.3–15.2 | 2       | 21.5 | 20–23.0  | 9            | 15.4 | 11.4–23.0 |
| 11+          | 9             | 14.8 | 10.1–18.4 | —       | —    | —        | 9            | 14.8 | 10.1–18.4 |
| 12+          | 1             | 16.3 | —         | —       | —    | —        | 1            | 16.3 | —         |
| 13+          | 3             | 15.2 | 11.8–17.8 | —       | —    | —        | 3            | 15.2 | 11.8–17.8 |
| 14+          | 2             | 19.6 | 18.8–20.5 | —       | —    | —        | 2            | 19.6 | 18.8–20.5 |
| 15+          | —             | —    | —         | —       | —    | —        | —            | —    | —         |
| 16+          | 1             | 20.6 | —         | —       | —    | —        | 1            | 20.6 | —         |
| Всего        | 29            | 13.9 | 7.5–20.6  | 7       | 16.0 | 9.3–23.0 | 36           | 15.2 | 7.5–20.6  |

Примечание. n – число рыб, экз.

ИАП тайменя в возрасте 9–29 лет — варьировала от 15900 до 35000 икринок (Мишарин, Шутило, 1971).

Индивидуальная относительная плодовитость тайменя р. Муна, как и ИАП, увеличивалась с возрастом (табл. 7).

**Неполовозрелый таймень.** Впервые исследованы два экземпляра неполовозрелого тайменя из р. Тимптон (рис. 3), оказавшиеся трех- и пятилетними особями (табл. 8). В период летней межени (конец августа) в их желудках найдены полупереваренные остатки рыб: восточно-сибирского хариуса, плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758), речного голяна *Phoxinus phoxinus* (L., 1758) и щиповки *Cobitis taenia* (L., 1758). В доступной литературе

**Таблица 7.** Относительная плодовитость самок тайменя из р. Муна в 2004 г.

| Возраст, лет | n | Относительная плодовитость |
|--------------|---|----------------------------|
| 8+           | 3 | 1.4                        |
| 9+           | 2 | 1.5                        |
| 10+          | 2 | 2.02                       |
| Среднее      | — | 1.66 ± 0.14                |



Рис. 3. Неполовозрелый таймень из р. Тимптон (2010 г.).

Таблица 8. Биологические показатели неполовозрелого тайменя из р. Тимптон

| Возраст, лет | Длина тела (АС), см | Масса, г | Коэффициент упитанности по Фультону/Кларк |
|--------------|---------------------|----------|-------------------------------------------|
| 3+           | 25.2                | 168.0    | 1.9/1.01                                  |
| 5+           | 40.0                | 633.0    | 1.29/1.11                                 |

сведений по биологии тайменя данных возрастных групп нами не обнаружено.

**Выводы.** Анализ данных о таймене, собранных весной (май) на его нерестилищах в реках Муна и Моторчуна, левых притоках р. Лена в ее нижнем течении, показал, что нерестовая часть популяции состоит из особей в возрасте 8–17 лет. Абсолютная плодовитость тайменя этих рек больше, чем у тайменя из западной части ареала, и меньше, чем в популяциях из восточной части. Характеризуя тайменя из рек Муна и Моторчуна, надо иметь в виду, что эти рыбы – часть популяции вида в р. Лена. Их не следует рассматривать как отдельные популяции, поскольку эти особи нагуливаются и зимуют в р. Лена и заходят в ее притоки, в том числе реки Муна и Моторчуна, лишь для размножения (Кириллов, 1972; Венглинский и др., 1987). Такое поведение характерно для тайменя и из бассейнов других крупных рек: Кама, Енисей, Амур (Букирев, 1967; Никольский, 1956, 1971; Решетников, 2002; Золотухин, Щербович, 2021). В р. Томптон таймень также нерестится, однако в конце лета (август) в уловах уже не попадаются готовые к нересту особи, присутствует лишь неполовозрелые особи в возрасте 3–5 лет. Численность тайменя невелика, нерестовые части популяции на местах нереста весьма уязвимы и требуют особых мест охраны.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена при поддержке государственного задания “Экология и биоразнообразие водных сообществ”, тема № АААА-А18-118042490059-5.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Букирев А.И. 1967. Камский лосось // Изв. ГосНИОРХ. Т. 62. С. 39.
- Венглинский Д.Л., Тяптыргянов М.М., Лабутина Т.М. и др. 1987. Особенности экологии гидробионтов нижней Лены. Якутск: Изд-во Якутск. филиала СО АН СССР.
- Гнедов А.А. 2020. Анализ показателей качества мяса тайменя (*Hucho taimen* (Pallas)) низовий бассейна Енисея // Пищевая промышленность: наука и технологии. Т. 13. № 2(48). С. 78.
- Золотухин С.Ф. 2021. Таймени Хабаровского края. Хабаровск: ООО “Медиа-Мост”.
- Золотухин С.Ф., Семенченко А.Ю., Беляев В.А. 2000. Таймени и ленки Дальнего Востока России. Хабаровск: Хабаровское отделение ТИНРО.
- Золотухин С.Ф., Щербович И.В. 2021. Максимальная масса тайменя сибирского *Hucho taimen* (Pallas) в ареале // Рыб. хоз-во. № 1. С. 47.
- Кириллов А.Ф. 2002. Промысловые рыбы Якутии. Москва: Науч. мир.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука.
- Колесов Н.А., Ростовец А.А. 2016. О популяции тайменя (*Hucho taimen*) реки Томь и ее притоков в Кемеровской области // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Матер. Всерос. конф., посвященной 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ (Томск, 22–24 ноября 2016 г.). Томск: ТГУ. С. 64.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). 2017. Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. М.: Реарт.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2021. М.: ВНИИ Экология.
- Кульбачный С.Е., Кульбачная А.В. 2018. Некоторые особенности биологии сибирского тайменя *Hucho taimen* (Salmonidae) из бассейна реки Тугур (Хабаровский край) // Вopr. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 629.
- Мишарин К.И., Шутило Н.В. 1971. Таймень, его морфология, экология и промысел // Изв. Биолого-географического НИИ при Иркутском ун-те. Т. 24. С. 58.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: АН СССР.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. шк.

- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть.
- Решетников Ю.С. 2002. Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. М.: Наука.
- Сивцева Л.Н., Микодина Е.В. 2008. Таймень *Hucho taimen* (Pallas, 1773) левых притоков нижней Лены // Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием, посвященной 100-летию Енисейской ихтиологической лаборатории (ФГНУ “НИИЭРВ”). Красноярск, 8–12 декабря 2008. Красноярск: Институт повышения квалификации Сибирского Федерального Университета. С. 136.
- Тяптыргянов М.М. 2017. Рыбы пресноводных водоемов Якутии (систематика, экология, воздействие антропогенных факторов: Автореф. Дис. ... докт. биол. наук. 48 с.
- Журавлев В.Б. 2003. Рыбы бассейна верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алтайского гос. ун-та.
- Шилин Н.И., Богданов В.Д. 2021. Обыкновенный таймень *Hucho taimen* (Pallas, 1773) // Красная книга Российской Федерации. Т. 2. Животные. М.: ВНИИ Экология. С. 330.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008. *Hucho hucho*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008. T10264A3186143. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T10264A3186143.en>. Accessed on 18 March 2022. <https://truefishing-records.herokuapp.com/records/61/page/3>
- Mikodina E.V., Sivtseva L.N. 2010. Pale Arctic common taimen *Hucho taimen* within the Republic of Sakha (Yakut) – spawning biology and artificial reproduction // Current Problems of Physiology and Biochemistry of Aquatic Organisms. V. II. Arctic and Subarctic Biological Resources – Potential for Biotechnology. Coll. sci. pap. 1<sup>st</sup> Int. sem. and PhD Workshop, 6–9 September, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia). P. 64.

## Biological Characteristics of Taimen *Hucho taimen* from Left Tributaries of Lower Lena River

L. N. Karpova<sup>1</sup>, E. V. Mikodina<sup>2, \*</sup>, and G. I. Ruban<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Yakut Branch of the All-Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yakutia, Sakha Republic, Russia

<sup>2</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

<sup>3</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

\*e-mail: mikodina@vniro.ru

Age composition and fecundity of taimen *Hucho taimen* (Pallas, 1773) spawners at spawning grounds located in left tributaries of the Lena River (Muna and Motorchuna rivers) analyzed. Spawning season take place during May–June. Spawners age varies from 8 to 17 years. Absolute fecundity of taimen from Muna and Motorchuna rivers is more than in taimen from western part of species range, and smaller than in populations from eastern part of range. Taimen individuals from river under study are part of large population of the species in the Lena River. They forage and overwinter in the Lena River and enter its tributaries including Muna and Motorchuna rivers only for reproduction. It is typical for taimen from basins of other large rivers (Kama, Yenisei, Amur). Stock abundance of taimen is not large. Spawners at spawning sets needs special protection measures.

**Keywords:** taimen, fecundity, spawning, Lena River, Muna River, Motorchuna River, Timplon River

УДК 597.2/.5(639.2.04)

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОЗМОЖНОСТИ ХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ СОЛОВЕЦКОГО АРХИПЕЛАГА

© 2023 г. А. П. Новоселов<sup>а</sup>, \*, Г. А. Дворянкин<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова  
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

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

Поступила в редакцию 12.05.2022 г.

После доработки 23.10.2022 г.

Принята к публикации 24.10.2022 г.

Выявлены видовой состав и таксономическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Соловецкого архипелага, дано описание современного состояния рыб. Рассмотрена принадлежность рыб к пресноводным фаунистическим комплексам и экологическим группировкам (характер питания и режим естественного воспроизводства). В настоящее время во внутренних водоемах Соловецких островов встречаются 14 видов рыб, включая местных и вселенных с различной степенью акклиматизационного эффекта. Установлен возможный ежегодный объем вылова пресноводных рыб, который можно считать оптимальным. При необходимости организации пресноводной аквакультуры представляется перспективным пастбищное выращивание в озерах Соловецкого архипелага рыб сигового комплекса. Оно основывается на сборе и оплодотворении икры на временных рыбоводных пунктах, последующей ее инкубации на рыбоводных хозяйствах и выпуске подрощенной молоди в нагульные озера.

**Ключевые слова:** Белое море, Соловецкий архипелаг, пресноводная ихтиофауна, происхождение, экологическое разнообразие, пресноводная аквакультура, пастбищное выращивание сиговых

DOI: 10.31857/S0320965223030178, EDN: POKGTV

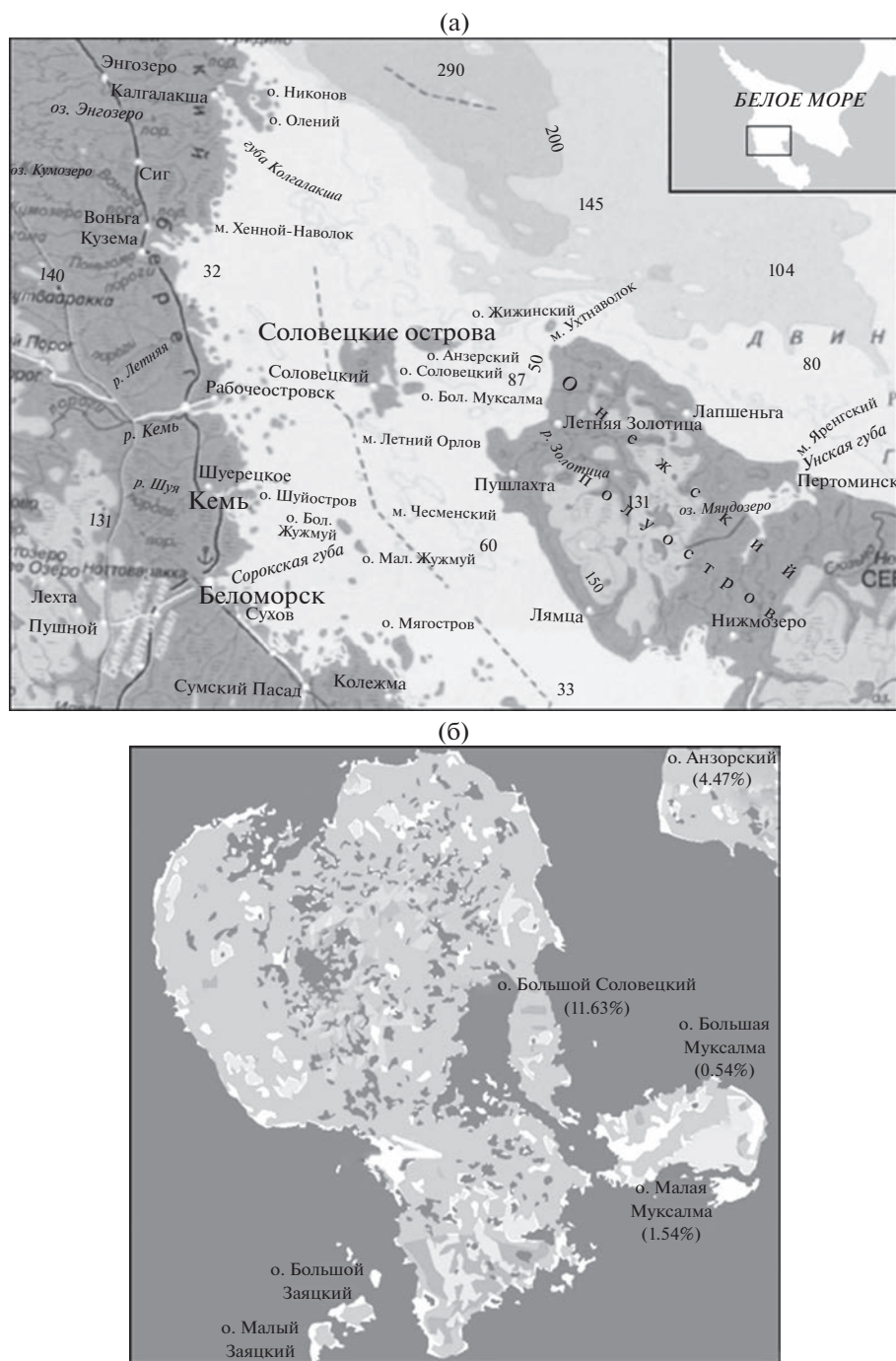
### ВВЕДЕНИЕ

Соловецкие острова занимают особое географическое положение на стыке Онежского, Двинского заливов и бассейна Белого моря. Небольшой по площади архипелаг характеризуется уникальным природным и историко-культурным комплексом, включенным в список Всемирного Наследия ЮНЕСКО. На его акватории располагается ~120 больших и малых островов, наиболее крупные из них имеют исключительно высокую озерность, превышая таковую Карелии (рис. 1). Озера Большого Соловецкого острова объединены в своеобразную озерно-канальную систему, воды которой различаются по ряду гидрологических, гидрохимических и гидробиологических характеристик (Грицевская и др., 1972; Дворянкин, 2005; Захаров, 2006; Природная..., 2007).

Возникновение озерной ихтиофауны архипелага предположительно произошло 11–13 тыс. лет назад (Жаков, 1984), и ее формирование представляет интерес в зоогеографическом аспекте (Болотов, 2014). Оказалось, что аборигенная островная фауна рыб (восемь установленных видов)

существенно беднее по сравнению с материковыми северотаежными водоемами (Захваткин, 1927; Анухина, 1972б; Новоселов, 1990 и др.). Так, в ихтиофауне бассейна оз. Кожозеро (Архангельская обл.) выявлено 26 видов (Новоселов, 2006). Более того, число аборигенных видов рыб на островах даже меньше, чем в озерах востока Большеземельской тундры, откуда известно 15 видов (Соловкина, 1966). В прикладном аспекте биота Соловецких озер уже длительное время подвергается антропогенному воздействию, в частности, многолетним и многочисленным попыткам интродукции в водоемы архипелага разных видов рыб с материка, что дает возможность для изучения его последствий и понимания механизмов перестройки сообществ гидробионтов (в том числе и рыб) под влиянием человека.

Цель работы — описать современное состояние ихтиофауны Соловецких островов, оценить состояние запасов промысловых видов рыб и дать рекомендации по увеличению рыбопродуктивности озер архипелага.



**Рис. 1.** Расположение Соловецкого архипелага в Белом море (а) и распределение озер (б) на его территории (по: Природная ..., 2007).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первое упоминание о рыбах Соловецкого архипелага можно найти в описательных работах путешественников и служителей Соловецкого монастыря (Фомин, 1797; Досифей, 1836; Челищев, 1886). Краткое описание рыболовства монастыря опубликовано сотрудником Соловецкой биологической станции И.К. Тарнани (1891) в

ХІХ в. В XX в. основная часть ихтиологических исследований озерной фауны проведена Соловецким Обществом Краеведения, Рыбпромом (Поляков, 1936), а также научно-исследовательскими институтами. В результате этих работ получено первое представление о планктоне и ихтиофауне Соловецких озер (Захваткин, 1927). В 1951 г. И.Ф. Правдин привел описание плотвы из

Таблица 1. Список пресноводных рыб в водоемах Соловецкого архипелага

| Местный вид           | Интродуценты      |                    |
|-----------------------|-------------------|--------------------|
|                       | Вселенный вид     | Эффект от вселения |
| Щука                  | Стерлядь          | Неизвестен         |
| Налим                 | Лещ               | Нет                |
| Окунь                 | Линь              | Неизвестен         |
| Ерш                   | Хариус            | Нет                |
| Плотва                | Пелядь            | Нет                |
| Колюшка 3-иглая       | Ряпушка           | Натурализация      |
| Колюшка 9-иглая       | Золотой карась    | Частично           |
| Корюшка               | Серебряный карась | Частично           |
| Кумжа (не достоверно) | Сиг               | Единично           |
|                       | Ручьевая форель   | Единично           |
|                       | Язь               | Частично           |

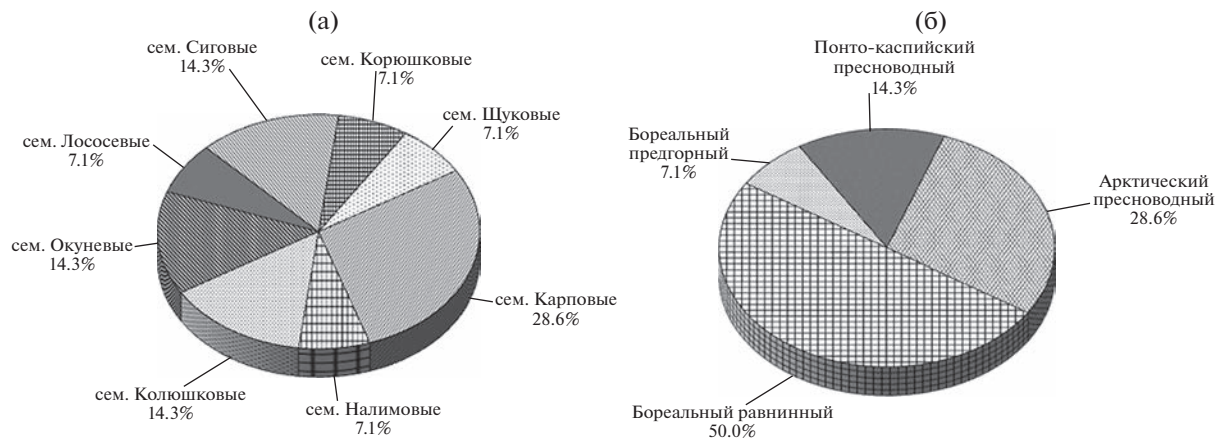
озер Филимоново и Большое Ягодное, расположенных в северо-восточной части Большого Соловецкого острова. Затем вышла работа Ф.Б. Мухомедиярова (1963) по соловецкой ряпушке, входящей в состав ихтиофауны оз. Большое Красное (Кудерский, 2007).

Комплексное изучение внутренних водоемов архипелага было проведено в середине 1960-х годов экспедицией Северного государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (СевНИОРХ). В результате опубликованы сведения об озерной ихтиофауне и ее рыбохозяйственном использовании (Анухина, 1972а, 1972б), о питании ряпушки (Русакова, 1972) и золотого карася, вселенного в оз. Карасевое (Новосельцева, Новосельцев, 1972). В дальнейшем исследования ихтиофауны озер продолжали сотрудники ряда институтов (Алексеева, 1997; Новоселов, 1990, 2008; Дворян-кин, 2005, 2006; Козьмин, 2006; Borovikova et al., 2013; Alekseeva et al., 2014).

Полученные в ходе проведенного исследования данные существенно дополняют уже имеющийся в научной литературе материал об ихтиофауне Соловецких островов. По полученным результатам, общий список рыб, когда-либо отмеченных в озерах Соловецкого архипелага, включает 18 пресноводных видов и проходную беломорскую корюшку *Osmerus eperlanus dentex nation dvinensis* Smitt (Кирпичников, 1935), заходящую весной в некоторые озера. Из них восемь видов — представители местной (нативной) ихтиофауны: обыкновенная щука *Esox lucius* L., 1758, обыкновенный (речной) окунь *Perca fluviatilis* L., 1758, налим *Lota lota* (L., 1758), ерш *Gymnocephalus cernuus* (L., 1758), плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758), трех- и девятииглая колюшки *Gasterosteus aculeatus* L., 1758 и *Pungitius pungitius* (L., 1758), а также уже упомянутая беломорская корюшка. Одиннадцать ви-

дов — интродуценты с различной степенью акклиматизационного эффекта. Среди них европейская ряпушка *Coregonus albula* (L., 1758), европейский сиг *C. lavaretus* (L., 1758), пелядь *C. peled* (Gmelin, 1789), ручьевая форель *Salmo trutta morpha fario* Linne, язь *Leuciscus idus* (L., 1758), стерлядь *Acipenser ruthenus* L., 1758, европейский хариус *Thymallus thymallus* (L., 1758), лещ *Abramis brama* (L., 1758), линь *Tinca tinca* (L., 1758), золотой карась *Carassius carassius* (L., 1758) и серебряный карась *C. auratus* (L., 1758) (табл. 1).

Следует отметить, что многочисленные попытки акклиматизации ценных видов рыб, с целью повышения продуктивности озер и улучшения ассортимента вылавливаемой рыбы, предпринимались еще монахами со второй половины XIX в. Позднее (до 1880 г.) с материка доставляли и выпускали в озерно-канальную систему производителей стерляди, сига, ряпушки и ручьевой форели (Критский, 1983; Гримм, 1886). При этом, ручьевую форель завозили сюда дважды (Анухина, 1972а, 1972б). Происхождение ручьевой форели на Соловецких островах не вполне ясно. По некоторым предположительным сведениям, ее завезли на Соловки монахи в XIX в. (Захваткин, 1927). По мнению И.Ф. Правдина (1951), ручьевая форель могла произойти естественным путем от имеющей место в морских акваториях Соловецких островов кумжи. Эту точку зрения косвенно подтверждает наличие ручьевой форели на о. Анзер (втором по величине острове Соловецкого архипелага), тогда как, судя по имеющимся данным, интродукцию всех видов рыб проводили только на о. Большой Соловецкий. По данным А.А. Захваткина (1927), сиг вселен монахами в озера канальной системы в конце XIX—начале XX в., но большого распространения на островах не получил. Примерно в это же время в новые водоемы архипелага неоднократно пересаживали золотого



**Рис. 2.** Распределение пресноводной ихтиофауны Соловецкого архипелага по систематическим группам рыб (а) и по фаунистическим комплексам (б).

карася. В 1881 г. из г. Архангельск на Соловки были завезены и выпущены в озера пять лещей, в 1883 г. — 150 линей и пять хариусов (Тарнани, 1891). При этом, совместно с другими видами в озера архипелага мог попасть и язь.

В середине XX в. работы по акклиматизации в Соловецких озерах новых видов рыб были возобновлены. В 1961 г. в оз. Карасевое вселили золотого и серебряного карасей (>10 тыс. экз. разновозрастных рыб), а также линя (200 экз.) (Козьмин, 2006). В 70-х годах на архипелаг завезли пелядь, однако неблагоприятные погодные условия во время выпуска рыбы привели к массовой гибели выпущенной молоди. Эксперимент не получил дальнейшего развития, и в настоящее время пелядь в уловах не встречается. Хариус и лещ на Соловках не прижились, остальные виды, несмотря на предпринятые меры по их охране, широкого распространения также не получили. Линь в настоящее время не отмечен, численность сига, ручьевой форели и язя невелика, они зарегистрированы лишь в нескольких озерах и каналах. Эффект от вселения стерляди неизвестен. По словам местных рыбаков (пока не подтвержденным документально), она единично отмечена в орудиях лова в канально-озерной системе. Серебряный карась хорошо прижился в заселенных озерах и по темпам роста превзошел золотого карася. В уловах 1965–1966 гг. его пятилетние экземпляры весили 400 г при длине 23.5 см (Анухина, 1972а, 1972б). В дальнейшем численность карася так и не достигла промысловой величины, и в настоящее время он встречается редко. Золотой карась тоже редок, хотя и достигает крупных размеров.

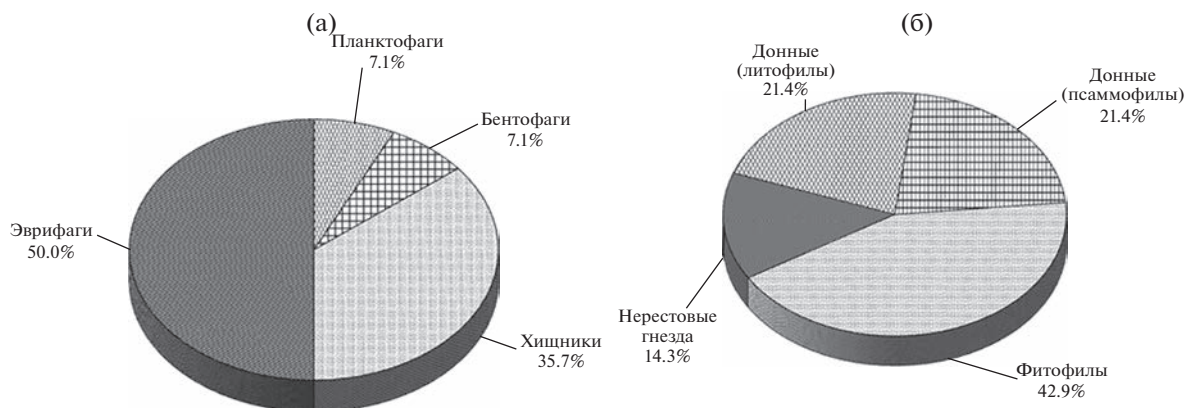
Из всех видов рыб, вселенных в озера о. Большой Соловецкий, промысловый эффект получен только от зарыбления водоемов европейской ряпушкой, которая успешно натурализовалась и образовала локальные популяции в крупных озерах

западной части острова. В настоящее время она многочисленна, встречается в нескольких водоемах западной части о. Большой Соловецкий и представлена в основном крупной формой. Таким образом, в ходе проведенных интродукционно-акклиматизационных работ состав ихтиофауны Соловецких озер в историческом аспекте претерпел значительные изменения.

В настоящее время во внутренних водоемах Соловецких островов обитает 14 достоверно установленных видов рыб, включая местных и вселенных с различной степенью акклиматизационного эффекта (табл. 1).

В систематическом отношении ихтиофауна озер представлена восемью семействами. Среди них по количеству видов (4) преобладает сем. Карповых, включающее плотву, язя, а также золотого и серебряного карасей. По два вида включают семейства Сиговых (ряпушка и сиг), Окуневых (окунь и ерш) и Колюшковых (трех- и девятиглая колюшки), по одному виду — семейства Лососевых (ручьевая форель), Корюшковых (корюшка), Щуковых (щука) и Налимовых (налим) (рис. 2а).

Согласно классификации Г.В. Никольского (1980), все пресноводные рыбы Соловецкого архипелага представлены четырьмя фаунистическими комплексами. Наибольшее число видов (7) относится к бореальному равнинному фаунистическому комплексу. Сюда входят щука, ерш, окунь, язь, плотва, золотой и серебряный караси. Меньшим количеством (4) представлен арктический пресноводный комплекс, включающий ряпушку, сига, корюшку и налима. Два вида — трех- и девятиглая колюшки входят в понто-каспийский пресноводный комплекс. Бореальный предгорный комплекс включает лишь один вид — ручьевую форель (рис. 2б).



**Рис. 3.** Распределение пресноводной ихтиофауны по характеру питания (а) и по предпочитаемому нерестовому субстрату (б).

По характеру питания в озерах Соловецкого архипелага рыбы распределяются по трем группам: планктофаги, хищники и эврифаги. Типично планктонное питание характерно для европейской ряпушки. Хищники представлены пятью видами рыб современного состава ихтиофауны — проходной корюшкой и туводными видами (ручьевой форелью, щукой, окунем и налимом). К бентофагам относится лишь один вид — сиг. Наиболее многочисленна группа рыб (7 видов) со смешанным питанием (эврифаги), в нее входят язь, плотва, золотой и серебряный караси, ерш, трех- и девятииглая колюшки (рис. 3а).

По типу размножения подавляющее большинство рыб относится к видам, откладывающим икру на определенный нерестовый субстрат. Около половины всех видов (6) откладывают икру на донный субстрат. На каменистый грунт (литофилы) мечут икру ряпушка, сиг и ручьевая форель, на песчаный грунт (псаммофилы) — корюшка, ерш и налим. Такое же количество видов (6) откладывают икру на растительный субстрат. К этой группе относятся весенне-нерестующие виды (фитофилы), объединяющие хищных рыб (щуку и окуня), и мирных карповых (язя, плотву, золотого и серебряного карасей). Лишь два вида — трех- и девятииглая колюшки устраивают для откладки икры своеобразные гнезда (рис. 3б).

В целом, ихтиофауна в Соловецких озерах распространена неравномерно. Наибольшее количество видов рыб (12) встречается в озерах канальной системы. Кроме озера канальной системы, ряпушка отмечена еще в нескольких озерах архипелага. Сиг и форель обитают в озерах и протоках канальной системы, в других водоемах архипелага эти виды не зарегистрированы. Щука, плотва, ерш и налим встречаются в восточной части острова сравнительно редко. Окунь обитает почти во всех озерах архипелага, выступая в роли доминирующего вида.

Еще со времен образования монастыря озера служили источником пищи для монахов и многочисленных паломников. В то же время, в силу климатических условий численность аборигенной ихтиофауны никогда не была большой, и в целом озера не отличались высокой продуктивностью. Еще в середине XIX в. архимандрит Досифей писал, что “15 монахов едва налавливали за неделю на братскую уху”. По имеющимся сведениям (Захваткин, 1927), в лучшие годы монахи добывали на озерах до 5 тонн рыбы, хотя часто ежегодные уловы были  $\leq 2\text{--}3$  т. В то же время, озера Соловецкого архипелага играли и продолжают играть важную роль в обеспечении местного населения рыбной белковой пищей. При этом, общий вылов сопоставим с приводимыми в литературе данными (Захваткин, 1927), и превышает объем вылова конца XIX в.

В настоящее время самая распространенная и многочисленная рыба озер архипелага — окунь, составляющий основу местного любительского лова крючковыми и сетными снастями. Объем ежегодного вылова окуня в озерах островов достигает 3–4 т. Второй по многочисленности вид — плотва, масса ее отдельных экземпляров в водоемах озерно-канальной системы может составлять 1.5 кг. Однако из-за невысокой гастрономической ценности специального лова плотвы не проводят, и общий годовой вылов не превышает 0.3 т. Щука относится к обычным представителям озерной ихтиофауны, но встречается в незначительном количестве, всего за год ее вылавливают  $\sim 0.5$  т. Язь также встречается редко, но имеет достаточно крупные размеры (по словам рыбаков, отдельные экземпляры язя достигают массы 3 кг), общий годовой вылов язя — 0.1–0.2 т. Налим — наиболее широко распространенный вид хищных рыб в озерах островов, но и его годовой улов невелик, общая добыча не превышает 0.3–0.4 т. Проходную корюшку промысляют весной во

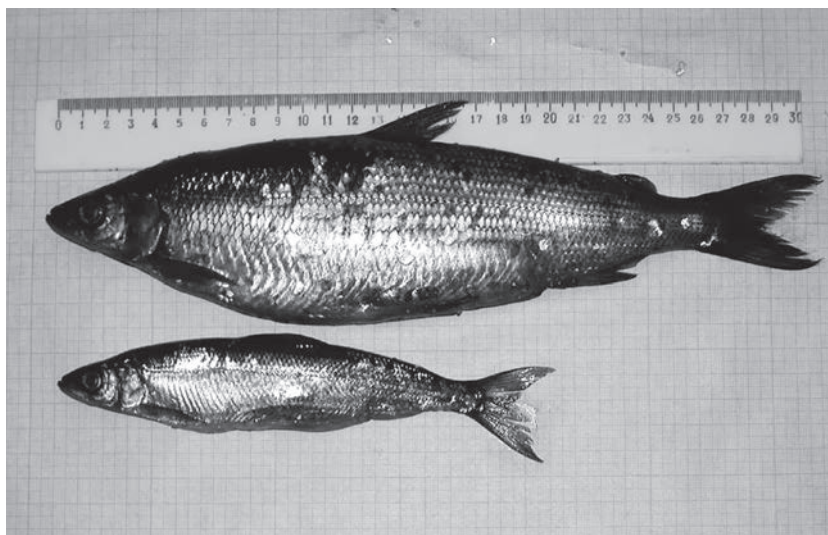


Рис. 4. Крупная и мелкая формы соловецкой ряпушки (возраст 3+).

время нереста. В период массовой нерестовой миграции ее добывают сачками и сетями, объем вылова — 0.3–0.4 т (Дворянкин, 2005).

Наиболее ценным видом, представляющим практический интерес для местного населения, считается европейская ряпушка. По мнению большинства исследователей, ряпушка завезена на острова монахами, однако И.Ф. Правдин (1951) допускал возможность ее проникновения на архипелаг и естественным путем в послеледниковый период. Искусственное происхождение ряпушки на Соловецких островах косвенно подтверждается ее отсутствием в морских акваториях Белого моря и распространением ряпушки на Соловках только в озерах, связанных системой рукотворных каналов (Дворянкин, 2006). Распространение ряпушки в водоемах архипелага ограничивается озерами в западной части Большого Соловецкого острова. Она встречается в большинстве озер канальной системы о. Большой Соловецкий.

В соловецких озерах, за исключением озер Большое Красное и Гремячье, ряпушка представлена крупной формой, которая по размерам не уступает быстрорастущей ряпушке карельских озер. Самая крупная ряпушка на о. Большой Соловецкий зарегистрирована в озерах Горелое (Остречье) (Захваткин, 1927; Мухомедияров, 1963; Анухина, 1972а, 1972б) и Нижний Перт (Хуторское). Именно здесь отмечается наиболее высокий темп роста ряпушки. Полученные в 2002 г. материалы (Дворянкин, 2006) еще раз подтвердили, что соловецкая ряпушка образует две экологические формы — мелкую и крупную, существенно различающиеся по темпу линейного и массового роста. В ряде озер (Долгое, Большое Остречье, Средний Перт и Большое Красное) обитает ряпушка, име-

ющая в возрасте 3+ лет среднюю длину (AC) 17–19 см, и массу 50–80 г. В оз. Большое Кривое вместе с обычной обитает и крупная форма ряпушки, достигающая в том же возрасте 3+ лет длины (AC) 29 см и массы тела 330–360 г (рис. 4).

Сравнительный анализ ряпушек из различных водоемов Северо-Запада показал, что по линейному и массовому росту крупная форма соловецкой ряпушки превосходит наиболее быстрорастущих ладожского рипуса (Покровский, 1956) и онежского кильца (Стерлигова, 1972) (табл. 2).

Нами установлено, что по ряду морфологических параметров (антедорсальное расстояние (AD) >42% длины тела AC, вентроанальное расстояние (V–A) — 55–57% AD соловецкая ряпушка демонстрирует полное видовое соответствие обеих форм европейской ряпушке (табл. 3, 4).

Выявленные различия морфологических параметров крупной и мелкой ряпушек (высота тела, длина головы), по-видимому, не носят принципиального характера и могут быть типичным проявлением корреляции, связанной с существенными различиями длины исследованных рыб (аллометрия роста). Однако, необычные размерно-массовые показатели крупной ряпушки требуют более тщательной ее таксономической идентификации. В ходе генетических исследований выявлена близкая связь между ряпушкой Соловецких островов и крупной ряпушки Наглимозера из Кенозерского национального парка (Гордеева и др., 2009). Дальнейшие работы в этом направлении, возможно, смогут внести ясность в вопрос появления ряпушки на Соловецком архипелаге.

В результате претворения в жизнь Программы социально-экономического развития Соловецких островов и развития туризма, на их ограни-

**Таблица 2.** Длина и масса ряпушки (возраст 3+) из водоемов Северо-Запада России

| Показатель   | Популяции ряпушки            |       |                 |                 |
|--------------|------------------------------|-------|-----------------|-----------------|
|              | озера о. Большой Соловецкий* |       | оз. Ладожское** | оз. Онежское*** |
| Длина АС, см | 16.9                         | 29.1  | 21.5            | 18.3            |
| Масса, г     | 50.2                         | 278.0 | 107.0           | 61.0            |

Примечание. Даны средние значения.

\* Данные авторов.

\*\* По: Покровский, 1956.

\*\*\* По: Стерлигова, 1972.

**Таблица 3.** Меристические признаки ряпушки о. Большой Соловецкий

| Популяция ряпушки                                 | Меристический признак           |                                 |                                      |                                           |                                     |                                 |
|---------------------------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|
|                                                   | жаберные тычинки                | позвонки                        | <i>P</i>                             | <i>A</i>                                  | <i>V</i>                            | <i>II</i>                       |
| 1. оз. Большое Остречье ( <i>n</i> = 52) (мелкая) | $\frac{47.9 \pm 0.32}{(43-52)}$ | $\frac{58.1 \pm 0.18}{(55-61)}$ | $\frac{I}{13.5 \pm 0.12}$<br>(11-14) | $\frac{III}{12.4 \pm 0.16}$<br>(9-14)     | $\frac{II}{9.5 \pm 0.09}$<br>(7-10) | $\frac{82.2 \pm 0.47}{(75-87)}$ |
| 2. оз. Средний Перт ( <i>n</i> = 26) (мелкая)     | $\frac{47.7 \pm 0.39}{(45-53)}$ | $\frac{57.8 \pm 0.20}{(56-59)}$ | $\frac{I}{13.7 \pm 0.14}$<br>(12-15) | $\frac{III-IV}{12.1 \pm 0.13}$<br>(11-13) | $\frac{II}{9.5 \pm 0.13}$<br>(7-9)  | $\frac{83.5 \pm 0.86}{(75-90)}$ |
| 3. оз. Большое Кривое ( <i>n</i> = 2) (крупная)   | $\frac{46 \pm 1}{(45-47)}$      | $\frac{57 \pm 1}{(56-58)}$      | $\frac{I}{15.0 \pm 1.0}$<br>(14-16)  | $\frac{III}{10.5 \pm 0.50}$<br>(10-11)    | $\frac{II}{9.0 \pm 0.0}$<br>(9)     | $\frac{81.0 \pm 2.0}{(79-83)}$  |
| Mdif 1–2                                          | 0.4                             | 1.1                             | 0.3                                  | 0.5                                       | 0.0                                 | 1.3                             |
| Mdif 1–3                                          | 1.8                             | 1.1                             | 1.4                                  | 2.7                                       | 5.6                                 | 0.6                             |
| Mdif 2–3                                          | 1.6                             | 0.8                             | 1.2                                  | 2.5                                       | 3.8                                 | 1.1                             |

Примечание. Здесь и в табл. 4: *P* – число лучей в грудном плавнике; *A* – число лучей в анальном плавнике; *V* – число лучей в брюшном плавнике; *II* – число чешуй в боковой линии; I–IV – количество жестких лучей в плавнике; *n* – число исследованных рыб, экз.; Mdif – величина максимального различия.

**Таблица 4.** Пластические признаки ряпушки озер Соловецких островов (% АС)

| Популяция ряпушки                                   | <i>H</i> тела                     | <i>AD</i>                         | <i>PD</i>                         | <i>AV</i>                         | <i>V–A</i>                        | <i>L</i> головы                   | <i>V–A</i> , % <i>AD</i>          |
|-----------------------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| 1. оз. Б. Остречье ( <i>n</i> = 52) (мелкая форма)  | $\frac{20.3 \pm 0.22}{17.3-24.1}$ | $\frac{43.8 \pm 0.13}{42.1-46.3}$ | $\frac{41.8 \pm 0.24}{36.3-45.3}$ | $\frac{46.1 \pm 0.19}{43.2-49.1}$ | $\frac{24.2 \pm 0.21}{20.7-28.4}$ | $\frac{20.8 \pm 0.09}{19.5-22.4}$ | $\frac{55.3 \pm 0.53}{46.8-66.7}$ |
| 2. оз. Средний Перт ( <i>n</i> = 26) (мелкая форма) | $\frac{20.6 \pm 0.2}{17.7-23.8}$  | $\frac{43.4 \pm 0.21}{41.2-45.6}$ | $\frac{42.9 \pm 0.16}{1.6-44.7}$  | $\frac{46.7 \pm 0.27}{43.9-49.5}$ | $\frac{23.9 \pm 0.27}{21.4-27.0}$ | $\frac{20.6 \pm 0.14}{19.3-22.5}$ | $\frac{55.2 \pm 0.79}{487-64.3}$  |
| 3. оз. Б. Кривое ( <i>n</i> = 2) (крупная форма)    | $\frac{24.4 \pm 0.55}{23.9-25.0}$ | $\frac{44.4 \pm 0.73}{43.1-45.7}$ | $\frac{40.3 \pm 1.03}{39.2-41.3}$ | $\frac{46.1 \pm 0.05}{46.1}$      | $\frac{25.3 \pm 0.04}{25.3}$      | $\frac{18.1 \pm 0.01}{18.1}$      | $\frac{57.0 \pm 0.83}{56.2-57.9}$ |
| Mdif 1–2                                            | 1.0                               | 1.6                               | 3.8                               | 1.8                               | 0.9                               | 1.2                               | 0.11                              |
| Mdif 1–3                                            | 6.9                               | 0.8                               | 1.4                               | 0                                 | 5.1                               | 29.8                              | 1.7                               |
| Mdif 2–3                                            | 6.5                               | 1.3                               | 2.5                               | 2.2                               | 5.1                               | 17.8                              | 1.6                               |

Примечание: *AD* – антедорсальное расстояние; *V–A* – вентроанальное расстояние.

ченной территории оказались сосредоточенными значительные материальные, технические и человеческие ресурсы (Ростовская, 1988). При этом количество добываемой в озерах рыбы уже не может удовлетворить пищевые потребности находящихся здесь людей. В связи с этим, представляется целесообразной разработка путей управления рыбными ресурсами внутренних водоемов Соловецкого архипелага. Результатом разработки и последовательного выполнения соответствующей Программы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Соловецких островов должна быть органичная интеграция биологических ресурсов озер в социально-экономическую структуру архипелага.

Практика последних десятилетий показала, что в целом экстенсивное рыболовство путем расширения экспедиционного промысла на реках и озерах оказалось малопродуктивным из-за низкой численности речных рыб и труднодоступности большинства озер. В то же время, достаточно эффективными могут быть интенсификационные мероприятия, основанные на переходе от простых форм эксплуатации водоемов к культурным способам ведения рыбного хозяйства. На озерах Соловецкого архипелага основными путями повышения их продуктивности и получения рыбной продукции могут быть: развитие спортивно-любительского рыболовства и пресноводной аквакультуры (сиговодства) (Novoselov, 2006).

Любительское рыболовство — один из главных факторов, воздействующих на ихтиофауну озер архипелага. В условиях организованного любительского рыболовства в качестве его регулятора, необходима оценка возможного вылова, который может служить ориентиром для определения масштабов промысловой нагрузки на водоемы (Дворянкин, 2006).

Пастбищное сиговодство как одно из направлений развития пресноводной аквакультуры, основанное на выращивании в озерах рыб сигового комплекса (ряпушки, пеляди, сига), имеет на Соловецких озерах достаточно широкие перспективы для развития (Новоселов, 2010). Оно включает два направления: первое — сбор и оплодотворение икры на временных рыбоводных пунктах, последующая ее инкубация в рыбоводных хозяйствах и выпуск подрощенной молоди в нагульные озера; второе направление — искусственное воспроизводство молоди сиговых рыб, основанное на инкубации икры в заводских условиях и возможности содержания собственных маточных стад. Автономность и высокая технологичность этого направления обуславливают его перспективность при наличии специализированного современного рыбоводного комплекса. Практический интерес представляет использование для воспроизводства молоди рыбоводных модулей —

набор быстровозводимых мобильных сооружений для проведения работ по заводскому выращиванию молоди рыб (Новоселов, 2010).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ихтиофауна Соловецких островов исходно имеет континентальное происхождение и представляет собой крайне обедненный вариант материковой северотаежной фауны. Она формировалась двумя путями — естественно-историческим (саморасселение и спонтанные миграции нативных видов) и антропогенным (интродукционно-акклиматизационные мероприятия). В настоящее время во внутренних водоемах Соловецких островов встречаются 14 видов рыб, включая местных и вселенных рыб с различной степенью акклиматизационного эффекта. Представители пресноводной ихтиофауны относятся к восьми семействам с преобладанием карповых рыб и четырем фаунистическим комплексам с доминированием рыб бореального комплекса. По характеру питания ~50% рыб — эврифаги с широким пищевым спектром, по отношению к нерестовому субстрату — в основном, донные литофилы и фитофилы. Пресноводная ихтиофауна служит существенным сырьевым ресурсом для жителей Соловецкого архипелага, основу любительского промысла составляют аборигенные виды. Интродукционные работы, за исключением вселенной ряпушки, практических результатов не дали. В то же время, популяции озерных местных видов рыб находятся в достаточно хорошем состоянии. Ежегодный объем вылова пресноводной рыбы в объеме 6–7 т можно считать оптимальным. При организации и развитии пресноводной аквакультуры представляется перспективным пастбищное выращивание в озерах Соловецкого архипелага рыб сигового комплекса (ряпушки, пеляди, сига). Оно основывается на сборе и оплодотворении икры на временных рыбоводных пунктах, последующей ее инкубации на рыбоводных предприятиях и выпуске подрощенной молоди в нагульные озера. В современных условиях выполнении этой программы имеет не только прогнозируемый экономический эффект, но и большое социально-экономическое значение для местного населения, туристов и паломников Соловецких островов.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда “Оценка современного состояния пресноводных экосистем Соловецкого архипелага (фундаментальный и прикладной аспекты)” № 22-14-20045.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Я.И.* 1997. Ихтиофауна Соловецких островов Белого моря // Архив Соловецкого государственного историко-архитектурного и природного музея-заповедника.
- Анухина А.М.* 1972а. Ихтиофауна Соловецких островов // Соловецкие озера. Тр. СевНИОРХ. Т. 6. Петрозаводск: Изд-во "Карелия". С. 94.
- Анухина А.М.* 1972б. Возможности рыбохозяйственного использования Соловецких озер // Соловецкие озера. Тр. СевНИОРХ. Т. 6. Петрозаводск. Изд-во "Карелия". С. 111.
- Болотов И.Н.* 2014. Пути формирования фауны Соловецкого архипелага (Белое море, северо-запад России) // Зоол. журн. Т. 93. № 1. С. 1.
- Гримм О.* 1886. О китобойном промысле на Мурмане. Санкт-Петербург: Типография В. Демакова.
- Гордеева Н.В., Дворянкин Г.А., Холод О.Н. и др.* 2009. О происхождении соловецкой ряпушки и корюшки Сямозера // Вопр. ихтиологии. Т. 49. С. 28.
- Грицевская Г.Л., Кябилева Г.К., Николаева Л.А., Семенов В.Н.* 1972. Гидрология и гидрохимия Соловецких озер // Тр. СевНИОРХ. Т. 6. Петрозаводск: Изд-во "Карелия". С. 5.
- Дворянкин Г.А.* 2005. Озера Соловецкого архипелага: особенности ихтиофауны и состояние промысла // Матер. отчетной сессии Северного отделения ПИНРО по итогам НИР 2002–2003 гг. Архангельск: Изд-во АГТУ. С. 239.
- Дворянкин Г.А.* 2006. Ихтиофауна и рыбохозяйственное использование озер Соловецкого архипелага // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 9. С. 52.
- Досифей.* 1836. Географическое, историческое и статистическое описание ставропигиального перво-классного Соловецкого монастыря. Ч. 1. М.: Университетская типография.
- Жаков Л.А.* 1984. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука.
- Захаров Ю.С.* 2006. Озерно-канальные системы и гидротехнические сооружения Соловецких островов // Соловецкие острова. Духовное, культурное и природное наследие. М.: Российский НИИ природного и культурного наследия. С. 488.
- Захваткин А.А.* 1927. Соловецкие озера // Материалы Соловецкого отд. Арх. общества краеведения. Соловки: Бюро печати УСЛОН.
- Кирпичников В.С.* 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры // Тр. ВНИРО. Т. 21. С. 103.
- Козьмин А.К.* 2006. Результаты акклиматизации карася в контексте сохранения видового разнообразия в озерах Соловецкого архипелага // Мониторинг природной среды Соловецкого архипелага: предварительные результаты и дальнейшие перспективы. Соловки: Изд-во Соловецкого музея-заповедника. С. 26.
- Критский Ю.М.* 1983. Рыболовство и морской зверобойный промысел на Соловецких островах в середине XVIII–начале XX вв. // Фонд СГИАПМЗ. 11-23-83.
- Кудерский Л.А.* 2007. История гидробиологических исследований озер и морской акватории Соловецкого архипелага // Матер. IX науч. семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина". Санкт-Петербург: Кафедра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. С. 5.
- Мухомедияров Ф.Б.* 1963. Ряпушка соловецкая (бассейн Белого моря) // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Москва; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 1. С. 206.
- Никольский Г.В.* 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. Москва: Пищ. пром-сть.
- Новоселов А.П.* 1990. О целенаправленном формировании ихтиофауны Соловецких озер // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (Тез. докл. IV регион. конф.). Архангельск, сентябрь 1990 г. Архангельск: Северное отделение ПИНРО. С. 175.
- Новоселов А.П.* 2006. Биологическое разнообразие рыб и мониторинг ихтиофауны водоемов // Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. Архангельск: Институт экологических проблем Севера УрО РАН. С. 178.
- Новоселов А.П.* 2008. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Соловецкого архипелага // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага: Матер. III Всерос. науч. конф. Архангельск: Институт экологических проблем Севера УрО РАН. С. 49.
- Новоселов А.П.* 2010. Сиговодство как одно из направлений пресноводной аквакультуры в водоемах Соловецкого архипелага // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага. Архангельск: Институт экологических проблем Севера УрО РАН. С. 53.
- Новосельцева Р.И., Новосельцев Г.Е.* 1972. Питание золотого карася, акклиматизированного в оз. Карасевом (Б. Соловецкий остров) // Соловецкие озера. Тр. СевНИОРХ. Т. 6. Петрозаводск: Изд-во "Карелия". С. 111.
- Покровский В.В.* 1956. О ряпушке и рипусе Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. Т. 38. Л.: Ленсбтехиздат. С. 110.
- Поляков Г.И.* 1936. Отчет рыбпрома // Архив Соловецкого государственного историко-архитектурного и природного музея-заповедника (неопубл.)
- Правдин И.Ф.* 1951. Плотва соловецкая *Rutilus rutilus* (Linne) varietas novall // Тр. Карело-Финского отделения ВНИОРХ. Т. 3. С. 27.
- Природная среда Соловецкого архипелага в условиях меняющегося климата. 2007. Екатеринбург: УрО РАН.
- Ростовская В.* 1988. Строительная программа Соловков // Вестник политической информации. Архангельск: Отдел пропаганды и агитации Архангельского обкома КПСС. С. 20.
- Русакова С.А.* 1972. Питание ряпушки озер Горелого и Красного Большого // Соловецкие озера. Тр. СевНИОРХ. Т. 6. Петрозаводск: Изд-во "Карелия". С. 85.
- Соловкина Л.Н.* 1966. Рост и питание рыб Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохо-

- зайствованное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука. С. 137.
- Стерлигова О.П. 1972. О кильце *Coregonus albula kiletz* Michailowsky Онежского озера // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Вып. 1. Петрозаводск: Карельск. филиал АН СССР. С. 70.
- Тарнани И.К. 1891. Рыболовство Соловецкого монастыря // Вест. рыбпром. № 2–3. С. 53.
- Фомин А. 1797. Описание Белого моря с его берегами и островами. СПб: Имп. Акад. Наук.
- Челищев П.И. 1886. Путешествие по Северу России в 1791 году. СПб: Типография В.С. Балашева.
- Alekseeva Ja.A., Andreeva A.P., Gruzdeva M.A. et al. 2014. Freshwater Ichthyofauna of Solovetsky Islands (White Sea): Natural Colonization and Recent Introductions // Rus. J. Biol. Invasions. V. 5. № 3. P. 125.
- Borovikova E.A., Alekseeva Ya.I., Schreider M.J. et al. 2013. Morphology and genetics of the ciscoes vendace (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as a key to determination of the taxonomic position of ciscoes in Northeastern Europe // Acta Ichthyologica et Piscatoria. (accepted).
- Novoselov A.P. 2006. The potential of aquaculture development on freshwater of Arkhangelsk region (Russia) // "AQUA-2006" – Meeting Abstracts. № 840. P. 84.

## Ecological Features and Opportunities for Economic Use of the Solovetsky Archipelago Freshwater Ichthyofauna

A. P. Novoselov<sup>1, \*</sup> and G. A. Dvoryankin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia

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

The species composition and taxonomic diversity of the Solovetsky Archipelago freshwater ichthyofauna were revealed, and a description of the current state of the fish was given. The belonging of fish to freshwater faunistic complexes and ecological groups (nature of feeding and mode of natural reproduction) was examined. Currently, 14 species of fish were found in the inland waters of the Solovetsky Islands, including local and alien species with varying degrees of acclimatization effect. A possible annual catch of freshwater fish has been established, which could be considered optimal. If it is necessary to organize freshwater aquaculture, pasture cultivation in the lakes of the Solovetsky Archipelago of the whitefish complex seems promising. It is based on the collection and fertilization of eggs at temporary fish breeding stations, its subsequent incubation at fish farms and the release of reared juveniles into feeding lakes.

**Keywords:** White Sea, Solovetsky archipelago, freshwater ichthyofauna, origin, ecological diversity, freshwater aquaculture, whitefish grazing

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ БОЛГАРСКОЙ ЩИПОВКИ *Cobitis strumicae* (Teleostei: Cobitidae) В ТУРЦИИ<sup>1</sup>

© 2023 г. М. Озиджак<sup>a, \*</sup>, С. Йилмаз<sup>a</sup>, С. Сайгин<sup>a</sup>, Н. Полат<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Университет Ондокуз-Майис, факультет искусств и наук, биологический факультет,  
Атакум, Самсун, 55139 Турция

\*e-mail: melek.zengin@omu.edu.tr

Поступила в редакцию 27.05.2022 г.

После доработки 09.11.2022 г.

Принята к публикации 18.11.2022 г.

В настоящем исследовании сообщается о присутствии *Cobitis strumicae* Karaman, 1955 в р. Терме (Самсун, Черное море, Турция). Чтобы доказать присутствие вида в р. Терме, одновременно использованы молекулярный и морфометрический подходы. Семейство Cobitidae представляет собой уникальный элемент ихтиофауны. Хотя половой диморфизм может принимать множество различных форм, в таксономических исследованиях использовали лишь небольшое количество морфологических признаков, что оставило многие вопросы без ответа. Кроме оценки фенотипических признаков (продольные зоны Гамбетты, чешуйки Канестрини, морфология суборбитального отдела позвоночника, морфология усиков и ментальной доли), с помощью молекулярного анализа изучена вариация последовательности митохондриального гена цитохрома *b* (cyt *b*) (1140 п.н.). Описаны филогенетические взаимоотношения морфологически диагностируемого подрода *Bicanestrinia* из Малой Азии и Балкан. В филогенетическом анализе объединены образцы из р. Терме (регистрационные номера: ON116344 и ON116345) и ГенБанка. Находки в результате этого исследования позволили значительно обновить информацию о распределении *Cobitis strumicae* из р. Терме (водосборного бассейна южного побережья Черного моря) и подтвердить теорию викарианса.

**Ключевые слова:** *Cobitis*, Черное море, филогения, мтДНК, морфометрия, Малая Азия

DOI: 10.31857/S032096522303018X, EDN: POPBNQ

## New Data on the Distribution of the Bulgarian Spined Loach *Cobitis strumicae* (Teleostei: Cobitidae) in Turkey

M. Ozpicak<sup>a, \*</sup>, S. Yilmaz<sup>a</sup>, S. Saygin<sup>a</sup>, and N. Polat<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Biology Department, Faculty of Art and Sciences, Ondokuz Mayıs University, Atakum, Samsun, 55139 Turkey

\*e-mail: melek.zengin@omu.edu.tr

This study reports the presence of *Cobitis strumicae* Karaman, 1955 in Terme Stream (Samsun-Black Sea-Turkey). Molecular and morphometric approaches were used together to prove the existence of the species in Terme Stream. The family Cobitidae represents a unique element of ichthyofauna. Even while sexual dimorphism can take many different forms, taxonomy studies have only used a small number of morphological features, leaving many concerns unanswered. In addition to the assessments of phenotypic traits (Gambetta's longitudinal zones, Canestrini's scales, suborbital spine morphology, barbel and mental lobe morphology), mitochondrial cytochrome *b* gene (cyt *b*) (1140 bp) sequence variation was studied in molecular analysis. We present the phylogenetic relationships of morphologically diagnosable subgenus *Bicanestrinia* from Asia Minor and Balkans in here. Samples from Terme (Accession Numbers: ON116344 and ON116345) and GENBANK were combined in the phylogenetic analysis. Our findings offered a significant distribution update of *C. strumicae* from Terme Stream, a southern coastal Black Sea drainage, and support the vicariance theory, according to the results of this study.

**Keywords:** *Cobitis*, Black Sea, phylogeny, mtDNA, morphometry, Asia Minor

<sup>1</sup> Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 3 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212> или doi: 10.1134/S1995082923030161

## БЕЛКОВЫЙ ПРОФИЛЬ СРЕДЫ ИНКУБАЦИИ И ЭКСТРАКТА ЦЕСТОД ИЗ КИШЕЧНИКОВ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ РЫБ

© 2023 г. Т. В. Фролова<sup>а</sup>, \*, Г. И. Извекова<sup>а</sup>

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

\*e-mail: [bianka28061981@gmail.com](mailto:bianka28061981@gmail.com)

Поступила в редакцию 23.06.2021 г.

После доработки 21.10.2022 г.

Принята к публикации 29.11.2022 г.

Исследован белковый состав среды инкубации и экстрактов различных видов цестод, обитающих в кишечниках пресноводных рыб. В обеих биологических средах червей обнаружены белки с кажущейся молекулярной массой 10–312.5 кДа. У большинства исследованных червей от 64 до 82% белковых полос в инкубационной среде и экстракте имеют кажущуюся молекулярную массу <50 кДа. Высказано предположение о важности этих белков в жизнедеятельности гельминтов и необходимости дальнейших исследований этой составляющей протеома.

**Ключевые слова:** рыбы, цестоды, экскреторно-секреторные продукты, белки, электрофорез

**DOI:** 10.31857/S0320965223030075, **EDN:** PHKCPW

### ВВЕДЕНИЕ

В Рыбинском водохранилище ленточные черви (Cestoda) представлены 18 видами, самый многочисленный из 10 родов этого класса – род *Proteocephalus* (Экологические..., 2001). Специфичность к окончательному хозяину у большинства видов *Proteocephalus* считается довольно узкой. Однако некоторые из них специфичны для одного вида окончательного хозяина, другие – встречаются у различных видов рыб (Scholz, 1999). В Рыбинском водохранилище половозрелые цестоды рода *Proteocephalus* обитают в кишечнике ельца *Leuciscus leuciscus* L. (*Proteocephalus torulosus* (Batsch, 1786)), гольца *Barbatula barbatula* L. (*P. sagittus* (Grimm, 1872)), ерша *Gymnocephalus cernuus* L. (*P. cernuae* (Gmelin, 1790)) и синца *Ballerus ballerus* L. (*P. torulosus*). Окончательными хозяевами других видов цестод служат щука *Esox lucius* L., налим *Lota lota* L. и лещ *Abramis brama* L. Так, *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) – часто встречающийся и широко распространенный вид рода *Triaenophorus*. Этот вид цестод отмечен почти во всех водоемах Европы, Сибири и Северной Америки, где обитает его окончательный хозяин – щука (Куперман, 1988). *Eubothrium rugosum* (Batsch, 1786) – специфичный паразит налима, обитающий в его кишечнике. Найден исключительно у налима и распространен соответственно с хозяином, в отдельные годы экстенсивность инвазии налима достигает 100%. *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) – типичный представитель группы

монозоичных ленточных червей, заканчивающий свое развитие в кишечнике карповых рыб. Его основной окончательный хозяин – лещ.

У рыб, как и у других позвоночных, пищеварительный тракт – один из основных путей паразитарной инфекции. Он служит первым барьером, ограничивающим или предотвращающим проникновение патогенных организмов. Известно, что гельминты экскретируют или секретируют различные вещества в окружающую их среду обитания – в своих хозяев. При этом экскреторно-секреторные продукты трематод, цестод и нематод играют существенную роль в уклонении от иммунного ответа хозяина (Ranganathan, Garg, 2009; Dezfuli et al., 2016). Кроме того, кишечные гельминты влияют на секрецию слизи в кишечнике (Bosi et al., 2015) и продукцию антимикробных пептидов, что, в свою очередь, может сказываться на выживаемости бактерий и их пространственной организации (Dezfuli et al., 2013). Несмотря на успехи в изучении генома и протеома гельминтов, многие аспекты взаимодействия “хозяин – паразит” остаются неясными. По мнению (Bień et al., 2016), для лучшего понимания эволюции ленточных червей и их влияния на организм хозяина необходимы обширные исследования, посвященные этой “низко патогенной и забытой стадии развития” (Bień et al., 2016).

Исследование состава белков гельминтов имеет фундаментальное значение, поскольку лежит в основе молекулярных механизмов взаимоотно-

Таблица 1. Характеристика объектов исследования

| Хозяин—паразит                        | <i>n</i> | Средняя длина тела рыб, см | ИИ, экз.                      | Навески червей, г |
|---------------------------------------|----------|----------------------------|-------------------------------|-------------------|
| Щука— <i>Triaenophorus nodulosus</i>  | 8        | 39.06 ± 3.3                | $\frac{1-48}{14.43 \pm 6.2}$  | 0.75 ± 0.2        |
| Налим— <i>Eubothrium rugosum</i>      | 6        | 41.8 ± 0.8                 | $\frac{6-15}{10.6 \pm 1.6}$   | 1.85 ± 0.3        |
| Лещ— <i>Caryophyllaeus laticeps</i>   | 17       | 35.5 ± 1.1                 | $\frac{5-65}{21.25 \pm 5.3}$  | 1.41 ± 0.1        |
| Елец— <i>Proteocephalus torulosus</i> | 6        | 15.88 ± 0.8                | $\frac{1-12}{4.67 \pm 1.6}$   | 0.33 ± 0.12       |
| Голец— <i>P. sagittus</i>             | 28       | 7.96 ± 0.1                 | $\frac{1-35}{7.14 \pm 1.7}$   | 0.27 ± 0.03       |
| Ерш— <i>P. cernuae</i>                | 24       | 7.49 ± 0.4                 | $\frac{1-15}{3.46 \pm 0.7}$   | 0.12 ± 0.01       |
| Синец— <i>P. torulosus</i>            | 8        | 27.4 ± 0.7                 | $\frac{1-100}{19.9 \pm 12.3}$ | 0.74 ± 0.02       |

Примечание. ИИ — интенсивность инвазии. Над чертой — min—max, под чертой — среднее значение и его ошибка; *n* — число исследованных рыб, экз.

шений в системе “хозяин — паразит”. Несмотря на развитие технологий геномики, транскриптомики и протеомики и их применение при исследовании паразитических червей (Кочнева и др., 2018), данные о белковом составе последних, полученные с помощью электрофореза, остаются по-прежнему актуальными, поскольку дают представление о наиболее существенных для их жизнедеятельности белках и могут служить основой для их дальнейшего изучения.

Цель работы — сравнить белковый профиль среды инкубации и экстракта цестод из кишечника различных видов рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Объект исследования.** Объектами исследований послужили взрослые особи цестод, обитающие в кишечнике различных видов пресноводных костистых рыб (табл. 1).

**Приготовление препаратов.** Вскрытие извлеченных из рыб кишечника и дальнейшее приготовление препаратов осуществляли на ледяной бане. Извлеченных из кишечника хозяина цестод три раза тщательно промывали в растворе Рингера для холоднокровных животных, pH 7.5 (6 г NaCl; 0.14 г KCl; 0.5 мл 10% CaCl<sub>2</sub>; 0.54 г Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>; 0.02 г KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>; 0.16 г MgSO<sub>4</sub> в 1 л дистиллированной воды) с целью удаления ферментов хозяина, адсорбированных на их поверхности. Затем червей инкубировали в 2 мл раствора Рингера в течение 24 ч при температуре 7°C с целью получения секреторных/экскреторных продуктов цестод. Темпера-

тура, при которой проходила инкубация, должна была замедлить нежелательное развитие микробиоты и, таким образом, позволить избежать применения антибиотиков, используемых для той же цели (Pakchotan et al., 2016). В течение всего времени инкубации черви оставались живыми. После инкубации червей гомогенизировали с помощью стеклянного гомогенизатора фирмы Sartorius AG (Göttingen, Germany) и гомогенат разводили раствором Рингера в соотношении масса-объем 1 : 4. Гомогенаты червей центрифугировали при 5000 g в течение 5 мин при 4°C, для дальнейших исследований использовали супернатант (экстракт червей). Среда инкубации и экстракты замораживали и хранили ≤140 сут при –20°C (Solovyev, Gisbert, 2016) для дальнейшего анализа белкового состава среды инкубации и экстракта червей.

**Электрофорез в полиакриламидном геле.** Анализ белкового состава среды инкубации и экстракта червей проводили с помощью SDS-PAGE — электрофореза в денатурирующем полиакриламидном геле (12.5%) в присутствии 10%-ного раствора додецилсульфата натрия (SDS) в восстанавливающих условиях (Laemmli, 1970). Электрофорез проводили в вертикальной камере VE-20 (Helicon) со стеклами 20 × 20 см, толщиной геля 1 мм. Проба, введенная в лунку, состояла из 25 мкл образца (среды инкубации или экстракта червя) и 5 мкл содержащего SDS и 2-меркаптоэтанол буфера.

Электрофорез проводили при постоянном токе 15 мА на гель в течение 3.5 ч при 4°C. Затем гели промывали дистиллированной водой, фикси-

**Таблица 2.** Относительное количество белка (%) в общих полосах при анализе белкового состава среды инкубации (СИ) и экстракта (Э) цестод

| кДа                                        | <i>Triaenophorus nodulosus</i> | <i>Eubothrium rugosum</i> |     | <i>Caryophyllaeus laticeps</i> |      | <i>Proteocephalus torulosus</i> (елец) |     | <i>Proteocephalus torulosus</i> (синец) |     | <i>Proteocephalus cernuae</i> (ерш) |     | <i>Proteocephalus sagittus</i> (голец) |
|--------------------------------------------|--------------------------------|---------------------------|-----|--------------------------------|------|----------------------------------------|-----|-----------------------------------------|-----|-------------------------------------|-----|----------------------------------------|
|                                            | Э                              | СИ                        | Э   | СИ                             | Э    | СИ                                     | Э   | СИ                                      | Э   | СИ                                  | Э   | Э                                      |
| 47                                         | —                              | —                         | —   | 2.0                            | 2.5  | —                                      | —   | —                                       | —   | —                                   | —   | —                                      |
| 40                                         | 16.0                           | —                         | —   | 0.6                            | 13.1 | —                                      | —   | —                                       | —   | —                                   | —   | —                                      |
| 35                                         | —                              | —                         | —   | —                              | —    | 1.8                                    | 6.1 | —                                       | —   | —                                   | —   | —                                      |
| 32                                         | —                              | —                         | —   | —                              | —    | 12.5                                   | 7.5 | —                                       | —   | —                                   | —   | —                                      |
| 31                                         | 8.14                           | —                         | —   | —                              | —    | 5.3                                    | 6.2 | —                                       | —   | —                                   | —   | —                                      |
| 30                                         | —                              | 9.5                       | 5.2 | —                              | —    | 11.7                                   | 7.7 | —                                       | —   | 2.8                                 | 6.1 | 9.2                                    |
| 29                                         | 0.06                           | —                         | —   | —                              | —    | —                                      | —   | —                                       | —   | —                                   | —   | 2.8                                    |
| 28                                         | —                              | —                         | —   | —                              | —    | 3.6                                    | 0.1 | 4.3                                     | 7.6 | —                                   | —   | —                                      |
| 27                                         | —                              | —                         | —   | —                              | —    | —                                      | —   | 3.4                                     | 0.6 | —                                   | —   | —                                      |
| 26                                         | —                              | —                         | —   | —                              | —    | —                                      | —   | 3.7                                     | 3.0 | —                                   | —   | 2.1                                    |
| 21                                         | 0.34                           | —                         | —   | —                              | —    | —                                      | —   | 6.5                                     | 1.9 | —                                   | —   | —                                      |
| 19                                         | —                              | —                         | —   | 46.0                           | 3.3  | —                                      | —   | —                                       | —   | —                                   | —   | —                                      |
| 12                                         | 18.65                          | —                         | —   | —                              | —    | 2.90                                   | 0.6 | —                                       | —   | —                                   | —   | —                                      |
| Доля полос <50 кДа (%)                     | 44                             | 82                        | 67  | 64                             | 78   | 81                                     | 64  | 74                                      | 64  | 71                                  | 70  | 79                                     |
| Всего полос                                | 15                             | 27                        | 28  | 17                             | 28   | 22                                     | 23  | 27                                      | 26  | 23                                  | 36  | 20                                     |
| Число общих полос (в пределах одного вида) | —                              | 1                         |     | 3                              |      | 6                                      |     | 4                                       |     | 1                                   |     | —                                      |

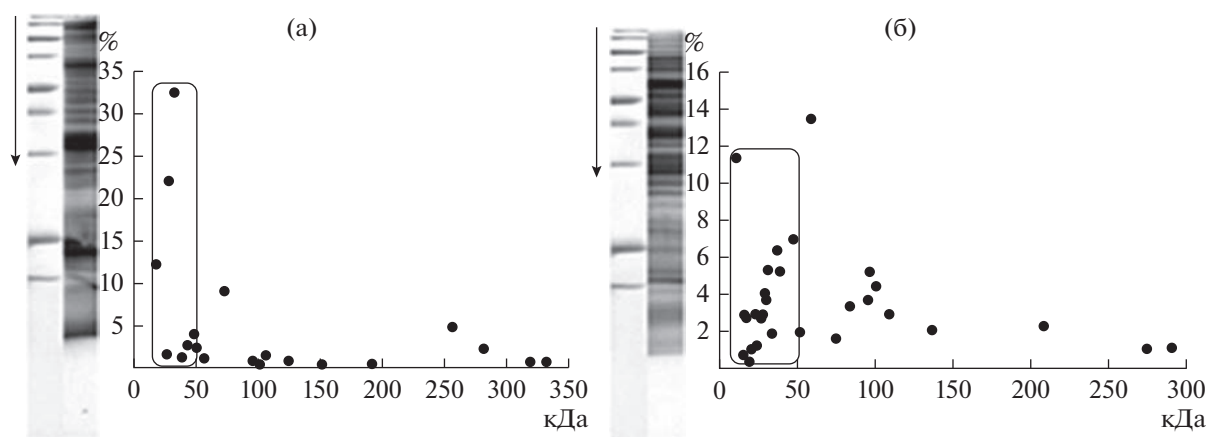
Примечание. “—” — отсутствие общих белковых полос с данной молекулярной массой.

ровали в 5%-ном растворе ТХУ (трихлоруксусной кислоты) перед окрашиванием 0.11%-ным кумаси бриллиантовым синим (BBS G-250) в растворе, содержащем 25% этанола и 5% уксусной кислоты. Обесцвечивание проводили тем же раствором без красителя. Ориентировочную молекулярную массу разделенных белков определяли с использованием маркеров PageRuler™ Wide Range Unstained Protein Ladder (5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 70, 100, 150 и 250 кДа; Thermo Scientific). Молекулярные массы белков рассчитывали с использованием программы ImageJ 1.46g (Национальный институт здравоохранения, Бетесда, Мэриленд, США) и приводили в кДа.

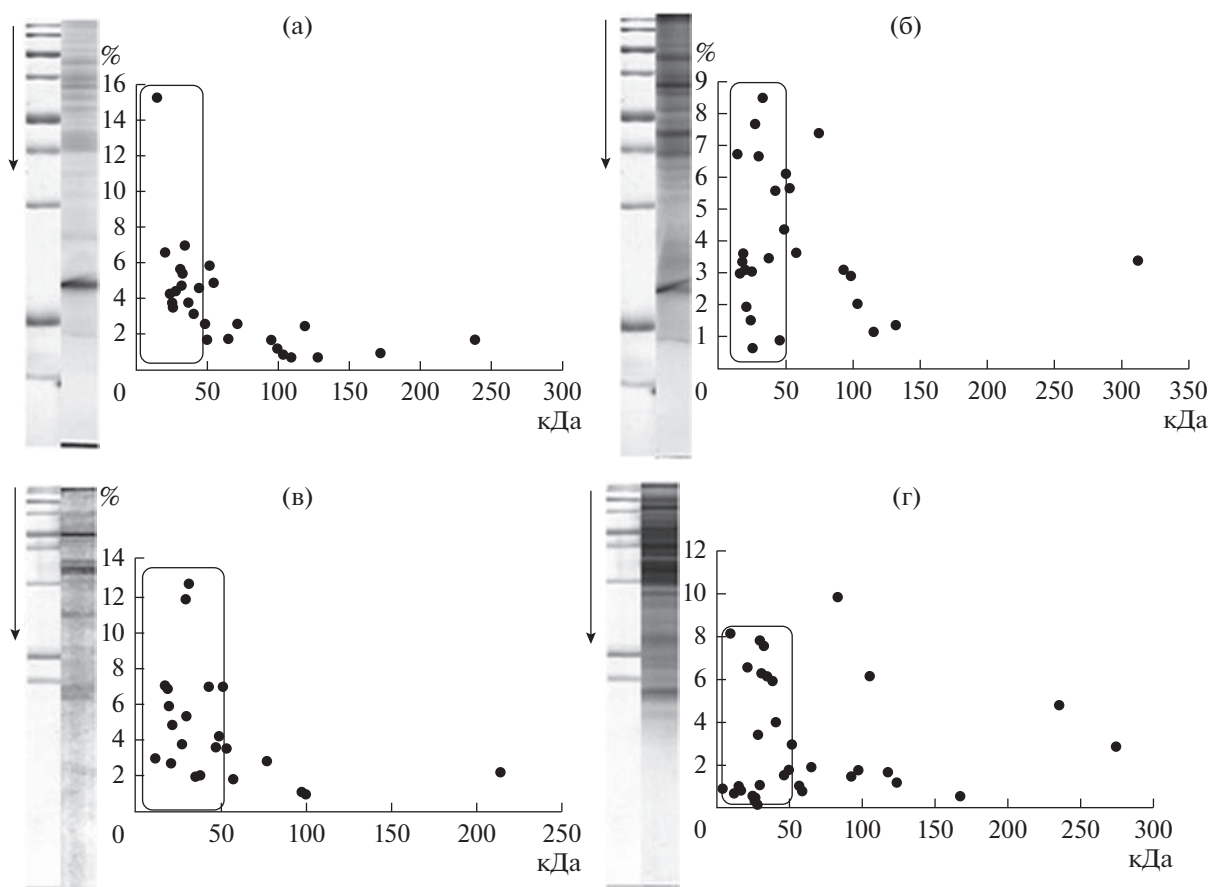
## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ белкового состава среды инкубации и экстракта исследованных червей показал наличие белковых полос с кажущимися молекулярными массами от 10 до 312.5 кДа. У разных видов цестод на электрофореграммах обнаружено от 15 до 36 белковых полос (табл. 2). Полосы с кажущимися молекулярными массами >300 кДа отмечены

только в среде инкубации *Caryophyllaeus laticeps* из кишечника леща (рис. 1) и в экстракте *Proteocephalus torulosus* из кишечника синца (рис. 2). Общие полосы в среде инкубации паразитов и их экстракте обнаружены при молекулярной массе <50 кДа. По одной общей полосе выявлено у *Eubothrium rugosum* и *Proteocephalus cernuae*. У *P. torulosus* из кишечника ельца обнаружено шесть общих полос в среде инкубации и экстракте червей. У четырех видов червей есть полосы с молекулярной массой 30 кДа (табл. 2). Кроме того, и в инкубационной среде, и в экстракте всех исследованных червей наибольшее число белковых полос имеют кажущуюся молекулярную массу <50 кДа (рис. 1–4). Доля полос с такой кажущейся молекулярной массой у большинства видов цестод колеблется от 64 до 82% (табл. 2), исключение — электрофореграмма экстракта *Triaenophorus nodulosus*, в которой полосы с такой молекулярной массой не превышают 44% всех белковых полос. Большая доля низкомолекулярных белков свидетельствует об их значении в жизнедеятельности червей и необходимости сосредоточения дальнейших усилий на исследовании этой составляющей протеома.



**Рис. 1.** Электрофореграмма и относительная ширина белковых полос (%) среды инкубации (а) и экстракта (б) цестоды *Caryophyllaeus laticeps* из кишечника леща. Здесь и на рис. 2–4: на электрофореграмме первая полоса – маркеры молекулярных масс (250, 150, 100, 70, 50, 40, 30, 20 и 15 кДа), стрелкой указано направление электрофореза; на графике по горизонтали – кажущаяся молекулярная масса, кДа, в рамках – полосы с кажущейся молекулярной массой < 50 кДа.

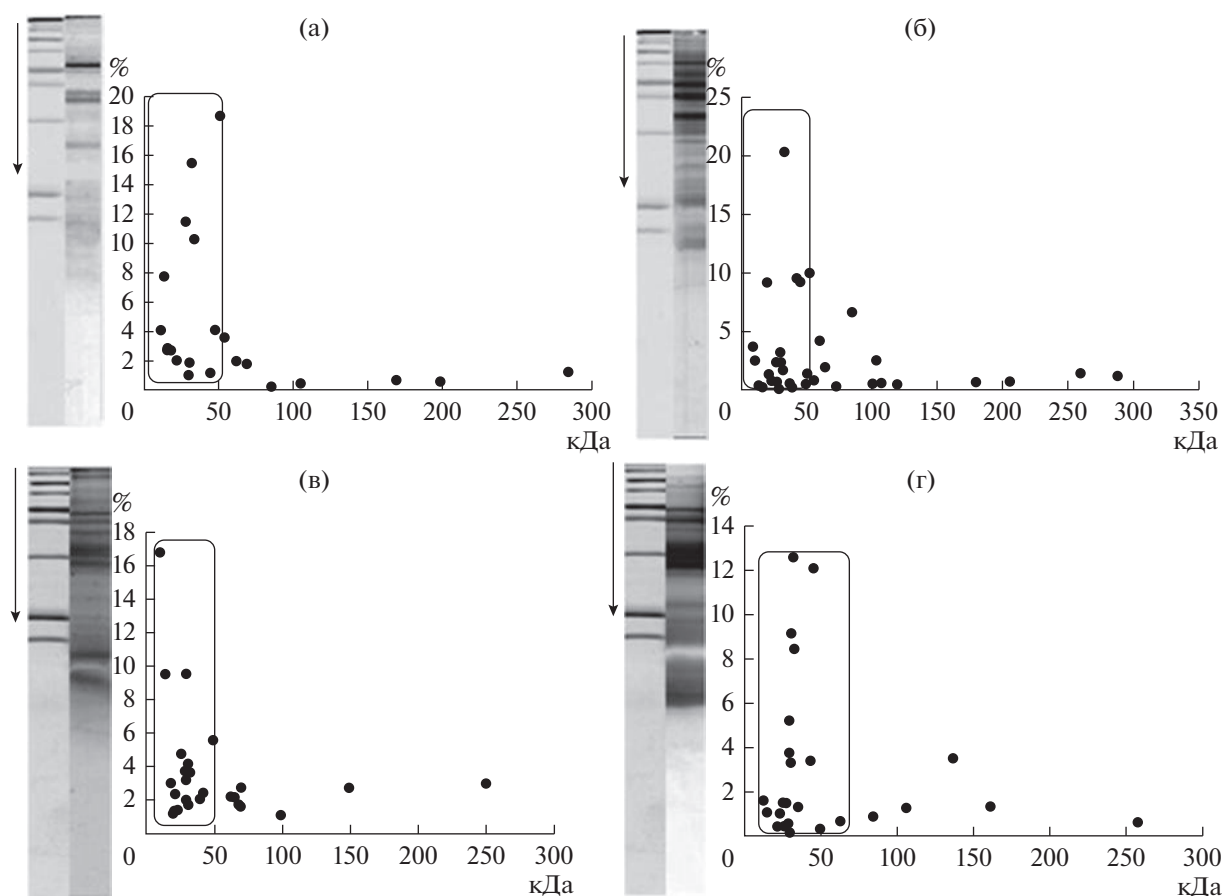


**Рис. 2.** Электрофореграмма и относительная ширина белковых полос (%) среды инкубации (а, в) и экстракта (б, г) цестод *Proteocephalus torulosus* из кишечника синца (а, б) и ельца (в, г).

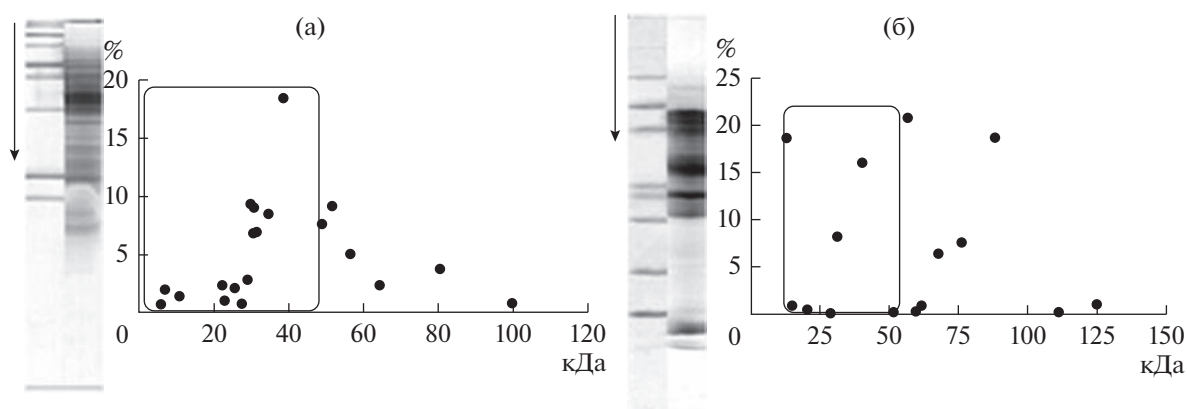
## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучение различных сторон жизнедеятельности цестод, обитающих в кишечнике рыб, при-

влекает внимание исследователей, поскольку некоторые цестоды паразитируют в пищеварительном тракте ценных промысловых видов рыб. Ранее нами установлено, что заражение исследо-



**Рис. 3.** Электрофореграмма и относительная ширина белковых полос (%) среды инкубации (а, в) и экстракта (б, г) цестод *Proteocephalus cernuae* из кишечника ерша (а, б) и цестод *Eubothrium rugosum* из кишечника налима (в, г).



**Рис. 4.** Электрофореграмма и относительная ширина белковых полос (%) экстракта цестод *Proteocephalus sagittus* из кишечника гольца (а) и *Triaenophorus nodulosus* из кишечника щуки (б).

ванных видов рыб цестодами сказывается на активности протеолитических ферментов кишечника их хозяев (Frolova, Izvekova, 2022). Одной из причин влияния червей на активность этих ферментов могут быть экскреторно-секреторные продукты цестод, которые ингибируют актив-

ность протеиназ хозяев (Извекова и др., 2018; Izvekova et al., 2017; Frolova et al., 2019). При этом известно, что большое количество ингибиторов протеиназ имеют белковое происхождение (Rawlings et al., 2004), а большинство изученных и охарактеризованных белковых ингибиторов отно-

сятся к группе ингибиторов сериновых протеиназ. Среди этих ингибиторов выделяют малые серин-протеазные ингибиторы — смапины, которые имеют в составе <100 аминокислотных остатков (Molehin et al., 2012).

Опираясь на эти данные, можно с большой долей уверенности предположить, что обнаруженные в составе инкубационной среды и экстрактов исследованных цестод белки могут быть ответственны за их ингибирующую способность по отношению к протеиназам хозяев — рыб. Это в большей мере касается белков с низкой кажущейся молекулярной массой, обнаруженных и в среде инкубации, и в экстрактах червей. Установлено, что наибольшее число белковых полос в инкубационной среде и экстракте всех исследованных червей имеют кажущуюся молекулярную массу ниже 50 кДа. Совокупность накопленных данных свидетельствует, что за ингибиторную способность по отношению к протеиназам у цестод, обитающих в кишечнике рыб, очевидно, ответственны низкомолекулярные белки (Bień et al., 2016; Frolova et al., 2019). В то же время, поскольку у исследованных цестод состав экскреторно-секреторных белков различается по количеству и кажущейся молекулярной массе полученных на электрофореграммах полос, то, по-видимому, у этих червей за ингибиторную способность по отношению к протеиназам хозяев ответственны различные белки. Поскольку ингибирующая способность у исследованных цестод обнаружена и в среде инкубации, и в экстракте червей (Извекова и др., 2018; Izvekova et al., 2017; Frolova et al., 2019), можно предположить, что эта способность червей определяется белками с одинаковыми молекулярными массами, обнаруженными в обоих случаях.

В том же диапазоне, что и для исследованных нами червей идентифицировано 39 белков в составе экскреторно-секреторных продуктов у цестоды *Hymenolepis diminuta* Rudolphi, 1819 из кишечника крысы. Установлено, что число белковых полос на электрофореграммах, полученных после инкубации червей 5 и 18 ч не различалось, ориентировочная масса полос колебалась от 15 до 250 кДа, а наибольшая оптическая плотность полос отмечена между 25 и 70 кДа (Bień et al., 2016). Большой интерес, по нашему мнению, представляют белки, обнаруживаемые в среде инкубации червей, поскольку они могут вступать во взаимодействие с хозяином.

Наличие белковых полос с высокими кажущимися молекулярными массами в экстрактах червей вполне закономерно. Частично полосы с высокими кажущимися молекулярными массами в среде инкубации могут быть связаны с обновлением щеточной каймы тегумента червей. Известно, что цестода *H. diminuta* при инкубации *in vitro*

выделяет в окружающую среду различные продукты, в том числе значительное количество белка (Barrett, Precious, 1995). Кроме того, некоторое количество этого белка появляется в результате обновления наружной поверхности тегумента червей (Oaks et al., 1977). Известно, что на этапе разделения белковых смесей методом одно- и двумерного электрофореза можно выделить только белки с достаточно высокой концентрацией, имеющие, вероятнее всего, большое значение для функционирования организма (Кочнева и др., 2018). По-видимому, полосы с высокими кажущимися молекулярными массами могут быть представлены, в основном, белками цитоскелета и мышечными белками. Это согласуется с данными ряда авторов, показавших, что в секретах гельминтов преобладают протеолитические ферменты, белки метаболизма глюкозы и пластического обмена, структурно-мышечные и регуляторные белки и белки антиоксидантной защиты (Кочнева и др., 2018).

Еще одной важной составляющей экскреторно-секреторных продуктов могут быть антимикробные пептиды — природные антибиотики, вырабатываемые всеми живыми организмами. У многоклеточных животных они действуют как факторы защиты хозяина, устраняя микробные патогены. Хотя многие антимикробные пептиды имеют общие структурные характеристики, например, размер от 10 до 100 аминокислот и положительный заряд, большинство из них специфичны для определенных таксонов и даже видов (Smith et al., 2010; Tassanakajon et al., 2015; Bruno et al., 2019). Антимикробные пептиды описаны для различных таксонов всего животного мира, но наиболее часто их выявляли у рыб и моллюсков, что отражает интерес к экономически важным животным (Smith et al., 2010).

Широкое распространение антимикробных пептидов позволило обнаружить врожденные защитные системы многоклеточных организмов, обеспечивающие сосуществование с микроорганизмами. Большинство животных для защиты от микроорганизмов в значительной степени полагаются на антимикробные пептиды. По мнению некоторых авторов, у каждого вида есть уникальная, специфическая коллекция этих соединений, настроенных для защиты от возможной встречи с микроорганизмами (Zaslhoff, 2002). Например, одна из наиболее распространенных групп антимикробных пептидов у рыб — писцидины, семейство линейных амфипатических пептидов, обладающих мощным антимикробным действием широкого спектра против вирусов, бактерий, грибов и паразитов (Dezfuli et al., 2013). Высказано предположение, что писцидины присутствуют у многих эволюционно развитых костистых рыб, они широко распространены и служат важным компонентом защиты многих рыб от болезней (Silphad-

uang et al., 2006). Возможно, что часть белковых полос с низкими кажущимися молекулярными массами, обнаруженная у исследованных нами цестод, представлена антимикробными пептидами, характеристика которых для цестод в доступной литературе отсутствует.

Знание структуры и функции белков, продуцируемых и выделяемых гельминтами, как и взаимодействий паразит–хозяин, происходящих с их помощью, может помочь в разработке мер борьбы с паразитарными инвазиями и вызываемыми гельминтами болезнями. Взаимодействие паразит–хозяин – сложный процесс, включающий молекулы, продуцируемые обоими партнерами. Возможности гельминтов вторгаться, мигрировать и выживать внутри хозяина способствует ряд их экскреторно-секреторных белков (Franchini et al., 2015; Huang et al., 2019). Некоторые из этих белков могут стать мишенями при разработке вакцин или лекарств против гельминтных инвазий (Bień et al., 2016).

**Выводы.** В среде инкубации и экстрактах всех исследованных видов цестод обнаружены белки с кажущейся молекулярной массой от 10 до 312.5 кДа. Значительная доля белковых полос и в инкубационной среде, и в экстракте червей имеет кажущуюся молекулярную массу <50 кДа, что свидетельствует о важности этих белков в жизнедеятельности гельминтов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод РАН (тема № 121051100100-8).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Извекова Г.И., Фролова Т.И., Жохов А.Е. 2018. Активность протеиназ активность протеиназ в кишечнике ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.) (Pisces) в зависимости от размера населяющих его цестод *Proteocephalus cernuae* (Gmelin) // Биология внутр. вод. № 1. С. 88.  
<https://doi.org/10.7868/S0320965218010114>
- Кочнева А.А., Борвинская Е.В., Бедулина Д.С. и др. 2018. Протеомные исследования особенностей жизнедеятельности паразитических червей // Паразитология. Т. 52. № 3. С. 177.
- Куперман Б.И. 1988. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука.
- Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. 2001. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос.-техн. ун-та.
- Barrett J., Precious W.Y. 1995. Application of metabolic control analysis to the pathways of carbohydrate breakdown in *Hymenolepis diminuta* // Int. J. Parasitol. V. 25. № 4. P. 431.  
[https://doi.org/10.1016/0020-7519\(94\)00144-D](https://doi.org/10.1016/0020-7519(94)00144-D)
- Bień J., Sałamatin R., Sulima A. et al. 2016. Mass spectrometry analysis of the excretory-secretory (E-S) products of the model cestode *Hymenolepis diminuta* reveals their immunogenic properties and the presence of new E-S proteins in cestodes // Acta Parasitologica. № 61(2). P. 429.  
<https://doi.org/10.1515/ap-2016-0058>
- Bosi G., Shinn A.P., Giari L., Dezfuli B.S. 2015. Enteric neuromodulators and mucus discharge in a fish infected with the intestinal helminth *Pomphorhynchus laevis* // Parasites & Vectors. V. 8. P. 359.  
<https://doi.org/10.1186/s13071-015-0970-7>
- Bruno R., Maresca M., Canaan S. et al. 2019. Worms' Antimicrobial Peptides // Marine Drugs. № 17(9). P. 512.  
<https://doi.org/10.3390/md17090512>
- Dezfuli B.S., Bosi G., DePasquale J.A. et al. 2016. Fish innate immunity against intestinal helminthes // Fish and Shellfish Immunol. V. 50. P. 274.  
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.02.002>
- Dezfuli B.S., Lui A., Giari L. et al. 2013. Piscidins in the intestine of European perch, *Perca fluviatilis*, naturally infected with an enteric worm // Fish and Shellfish Immunol. V. 35. P. 1539.  
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2013.08.023>
- Franchini G.R., Pórfido J.L., Shimabukuro M.I. et al. 2015. The unusual lipid binding proteins of parasitic helminthes and their potential roles in parasitism and as therapeutic targets // Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids. V. 93. P. 31.  
<https://doi.org/10.1016/j.plefa.2014.08.003>
- Frolova T.V., Izvekov E.I., Solovyev M.M., Izvekova G.I. 2019. Activity of proteolytic enzymes in the intestine of bream *Abramis brama* infected with cestodes *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidae) // Comp. Biochem. and Physiol. Part B. V. 235. P. 38.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.05.009>
- Huang S.-Y., Yue D.-M., Hou J.-L. et al. 2019. Proteomic analysis of *Fasciola gigantica* excretory and secretory products (FgESPs) interacting with buffalo serum of different infection periods by shotgun LC-MS/MS // Parasitol. Res. V. 118. P. 453.  
<https://doi.org/10.1007/s00436-018-6169-z>
- Izvekova G.I., Frolova T.V., Izvekov E.I. 2017. Adsorption and inactivation of proteolytic enzymes by *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) // Helminthologia. V. 54(1). P. 3.  
<https://doi.org/10.1515/helm-2017-0001>
- Frolova T.V., Izvekova G.I. 2022. A Comparative Analysis of the Effect of Intestinal Cestodes in Different Fish Species on Proteolytic Enzyme Activity // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 58. №. 3. P. 644.  
<https://doi.org/10.1134/S0022093022030024>
- Laemmli U.K. 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage // Nature. V. 4(227). № 5259. P. 680.
- Molehin A.J., Gobert G.N., McManus D.P. 2012. Serine protease inhibitors of parasitic helminthes // Parasitology. V. 139. № 6. P. 681.  
<https://doi.org/10.1017/S0031182011002435>
- Oaks J., Knowles W., Cain G. 1977. Simple method of obtaining an enriched fraction of tegumental brush border from *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. V. 63. № 3. P. 476.  
<https://doi.org/10.2307/3280005>
- Pakchotanon P., Molee P., Nuamtanong S. et al. 2016. Molecular characterization of serine protease inhibitor iso-

- form 3, SmSPI, from *Schistosoma mansoni* // Parasitol. Res. V. 115. № 8. P. 2981.  
<https://doi.org/10.1007/s00436-016-5053-y>
- Ranganathan S., Garg G. 2009. Secretome: clues into pathogen infection and clinical applications // Genome Medicine. V. 1. P. 113.  
<https://doi.org/10.1186/gm113>
- Rawlings N.D., Tolle D.P., Barrett A.J. 2004. Evolutionary families of peptidase inhibitors // Biochem. J. V. 378. P. 705.  
<https://doi.org/10.1042/BJ20031825>
- Scholz T. 1999. Life cycles of species of Proteocephalus, parasites of fishes in the Palearctic Region: a review // J. Helminthol. V. 73. № 1. P. 1.  
<https://doi.org/10.1017/S0022149X99000013>
- Silphaduang U., Colorni A., Noga E.J. 2006. Evidence for widespread distribution of piscidin antimicrobial peptides in teleost fish // Diseases of aquatic organisms. V. 72(3). P. 241.  
<https://doi.org/10.3354/dao072241>
- Smith V.J., Desbois A.P., Dyrinda E.A. 2010. Conventional and unconventional antimicrobials from fish, marine invertebrates and micro-algae // Marine Drugs. V. 8. P. 1213.  
<https://doi.org/10.3390/md8041213>
- Solovyev M.M., Gisbert E. 2016. Influence of time, storage temperature and freeze/thaw cycles on the activity of digestive enzymes from gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // Fish Physiol. and Biochem. V. 42. P. 1383.  
<https://doi.org/10.1007/s10695-016-0226-2>
- Tassanakajon A., Somboonwiwat K., Amparyup P. 2015. Sequence diversity and evolution of antimicrobial peptides in invertebrates // Devel. and Comp. Immunol. V. 48. P. 324.  
<https://doi.org/10.1016/j.dci.2014.05.020>
- Zaslhoff M. 2002. Antimicrobial peptides of multicellular organisms // Nature. V. 415(6870). P. 389.  
<https://doi.org/10.1038/415389a>

## Protein Profile of the Incubation Medium and Cestode Extract from the Intestines of Various Fish Species

T. V. Frolova<sup>1</sup>, \* and G. I. Izvekova<sup>1</sup>

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

\*e-mail: [bianka28061981@gmail.com](mailto:bianka28061981@gmail.com)

The protein composition of the incubation medium and extracts of various types of cestodes inhabiting the intestines of freshwater fish was investigated. Proteins with apparent molecular weights from 10 to 312.5 kDa were found in both biological media of worms. In most of the investigated worms, 64 to 82% of the protein bands in the incubation medium and the extract have an apparent molecular weight below 50 kDa. An assumption was made about the importance of these proteins in the vital activity of helminths and the need to concentrate further efforts on the study of this particular component of the proteome.

**Keywords:** fish, cestodes, excretory-secretory products, proteins, electrophoresis

## МИКРОАНАТОМИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА МЕЗОНЕФРОСА КАРПООБРАЗНЫХ РЫБ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ КАЗАХСТАНА

© 2023 г. Е. А. Флерова\*

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

\*e-mail: katarinum@mail.ru

Поступила в редакцию 13.07.2022 г.

После доработки 23.11.2022 г.

Принята к публикации 30.11.2022 г.

Изучена ультраструктура трех видов карпообразных рыб, обитающих на территории Казахстана. Показано, что микроанатомия туловищной почки гольца Кушакевича *Iskandaria kuschakewitschi*, обыкновенной маринки *Schizothorax intermedius* и тибетского гольца *Noemacheilus stoliczkaei* имеет единый план строения с пресноводными карпообразными. Большая площадь нефрогенной ткани, большее количество митохондрий на срезах проксимальных канальцев и срезах лейкоцитов, три типа везикул в клетках с радиально расположенными везикулами, больший диаметр дистальных канальцев, разнообразие митохондрий эпителиоцитов дистальных канальцев исследованных видов, по сравнению с ранее изученными представителями карповых водохранилищ Верхней Волги, свидетельствуют об адаптационной способности клеточных структур мезонефроса поддерживать водно-солевой гомеостаз, а также функционировании клеточного звена иммунитета в условиях рек Казахстана с их сезонным повышением температуры воды до 27°C. Разнообразие ультраструктуры гранул нейтрофилов и эозинофилов связано со стадиями жизненного цикла и особенностями функциональной активности клеток.

**Ключевые слова:** мезонефрос, микроанатомия, ультраструктура, карпообразные, Казахстан

**DOI:** 10.31857/S0320965223030063, **EDN:** PHDXUA

### ВВЕДЕНИЕ

Мезонефрос — один из наиболее полифункциональных органов, вся деятельность, которого направлена на реализацию механизмов стабилизации состава внутренней среды — гомеостаз (Наточин, 1976). Морфологию почки рыб изучают с 1960-х годов, но для большинства видов рыб информация отсутствует, еще меньше работ посвящено ультраструктурным исследованиям органа. Специализация рыб, связанная с адаптациями к окружающей среде, делает данную область изучения безграничной (Dantzler, 2016).

В сравнительно-эволюционном аспекте важно изучение дивергенции тканей почки как одного из механизмов приспособления различных видов рыб к условиям среды обитания. Отличия в функциональных нагрузках почки у рыб, обитающих в водоемах с различными гидрохимическими характеристиками, повышают интерес к изучению особенностей структурной организации функциональных единиц мезонефроса (Наточин, 1976).

Для сравнительной иммунологии, гистологии и цитологии большое значение имеют данные о структурной организации мезонефроса малоизученных представителей ихтиофауны. Особый ин-

терес представляет Азиатский регион — центр видообразования многих позвоночных животных. На территории стран этого региона обитают древние, с точки зрения эволюционного времени, виды костистых рыб (Кэрролл, 1992). К удобным объектам для исследований ультраструктуры почки относятся гольцы и маринки, повсеместно обитающие в реках и озерах Центральной, Средней Азии и Казахстана, предпочитая мелководные участки с галечным дном.

Цель работы — исследовать структуру мезонефроса карпообразных рыб *Iskandaria kuschakewitschi* (Herzenstein, 1890), *Nemachilus stoliczkaei* (Steindachner, 1866) и *Schizothorax intermedius* (Maclelland & Griffith, 1842), обитающих в двух реках Казахстана.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследовали строение мезонефроса трех видов костистых рыб отр. Карпообразные (Cypriniformes). Пробы отбирали 11.06.2010 г., особи находились в состоянии физиологического покоя. Экземпляры гольца Кушакевича *Iskandaria kuschakewitschi* (сем. Balitoridae) ( $n = 5$ , длина тела  $L = 6.7–7.1$  см) и обыкновенной маринки *Schizoto-*

*rax intermedius* (сем. Cyprinidae) ( $n = 7$ ,  $L = 15.1–15.6$  см) отлавливали в р. Арысь (бассейн р. Сырдарья), координаты  $42^{\circ}33'58.2''$  с.ш.,  $70^{\circ}07'25.1''$  в.д., экземпляры тибетского гольца *Noemacheilus stoliczkai* (сем. Cobitidae) ( $n = 3$ ,  $L = 8.1–8.3$  см) отлавливали в р. Талас, координаты  $42^{\circ}56'46.5''$  с.ш.,  $71^{\circ}27'59.6''$  в.д.

Бассейн р. Арысь расположен в пределах восточной части Туранской низменности. Протяженность реки 378 км, ширина 20–25 м, дно каменистое, местами глинистое. Вода в реке имеет низкую прозрачность и ржаво-коричневый цвет, температура воды в июне достигает  $27^{\circ}\text{C}$ , минерализация высокая —  $526 \text{ мг/дм}^3$ , жесткость  $4.25 \text{ мг-экв./дм}^3$  (Крупа, Романова, 2017).

Река Талас образуется от слияния рек Каракол и Уч-Кошой, берущих свое начало в ледниках Таласского хребта Киргизии. Протяженность реки 661 км, температура воды в летнее время  $26–27^{\circ}\text{C}$ , минерализация воды, в зависимости от участков, варьирует от 110 до  $1309 \text{ мг/дм}^3$  (Цыценко, Сумарокова, 1990; Мустафаев и др., 2017; Chen et al., 2018).

Каждую особь вскрывали и отбирали порцию медиальной части туловищной почки.

Образцы, предназначенные для гистологического и ультраструктурного анализа, фиксировали в растворе глутаральдегида и постфиксировали в 1%-ной четырехокиси осмия в течение 1 ч, обезживали в этаноле и пропиленоксиде и заливали в эпон-аралдит (Electron Microscopy Sciences, США) (Тимакова и др., 2014). Полутонкие срезы (2–3 мкм) делали на микротоме УМТП-3 (Россия). Готовили по десять срезов из каждого образца почки. Срезы окрашивали метиленовым синим. Всего было сделано 130 микросрезов, для каждого получено цифровое изображение с помощью светового микроскопа “Микромед-6” (Россия), которое обрабатывали с помощью программы Image Tool 3.0. Измеряли наружный диаметр канальцев и диаметр почечных телец. Площадь интерстиция рассчитывали как разницу между общей площадью среза и суммой площадей сосудов и нефронов, выраженную в процентах (Тимакова и др., 2014). Для каждого экземпляра получено 20 измерений каждой структуры.

Ультратонкие срезы изготавливали на приборе Leica EM UC7 Ultracut (Германия). Срезы окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца, цифровое изображение получали на просвечивающем электронном микроскопе JEM 1011 (Япония). Измерения площадей клеток, органелл и включений, длин эпителиальных клеток, зоны эндоцитоза и щеточной каемки, диаметров ресничек и микроворсинок проводили на цифровых изображениях с помощью программы Image Tool 3.0. На цифровых изображениях срезов клеток опре-

деляли количество митохондрий, специфических гранул, везикул и секреторных гранул.

Для определения различий между видами проводили в два этапа статистический анализ. На первом этапе рассчитывали средние значения и стандартную ошибку среднего для каждой особи, на втором — рассчитывали средние значения и стандартную ошибку среднего для группы особей. Для анализа данных использовали программное обеспечение Statgraphics Plus. Статистически значимые различия между средними значениями групп определяли с помощью непараметрического однофакторного дисперсионного анализа (H-критерий Краскела–Уоллиса) и попарных апостериорных сравнений (тест Данна). Уровень значимости был  $\leq 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Микроанатомически мезонефрос состоит из нефронов, начало которых образуют почечные тельца диаметром  $46–57 \text{ мкм}$ , затем следуют проксимальные канальцы внешним диаметром  $45 \text{ мкм}$ . При переходе к следующему, дистальному участку внешний диаметр канальцев увеличивается до  $51–53 \text{ мкм}$ . Доля интерстиция почки достигает  $48–61\%$  общей площади среза, данная ткань окружает нефроны и капилляры средним диаметром  $25–28 \text{ мкм}$  (табл. 1, рис. 1а, 1б).

В паренхиме мезонефроса исследованных видов обнаружено два типа капилляров. Первый тип капилляров — гемокапилляры с фенестрированным эндотелием и непрерывной базальной мембраной (рис. 1в), 2-й тип — гемокапилляры с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной (рис. 1д, 1ж). Все типы капилляров построены по единому принципу. Внутренний слой выслан равномерно лежащими на базальной мембране вытянутыми эндотелиальными клетками с центрально расположенным ядром овальной формы, имеющим множество инвагинаций. Клетки эндотелия тесно прилегают друг к другу (рис. 1в–1ж). В капиллярах фенестрированного типа в цитоплазме эндотелия различимы локальные истончения цитоплазмы (рис. 1в, 1г). На наружной стороне общей с эндотелиальными клетками базальной мембраны располагаются перициты (рис. 1в, 1ж). Перициты — крупные, вытянутые клетки с большим количеством митохондрий и овальным ядром, почти не имеющим инвагинаций (рис. 1г). Плотность расположения перицитов на базальной мембране неодинакова (рис. 1в, 1д, 1е). Снаружи от перицитов расположены адвентициальные клетки (рис. 1в, 1д). Это клетки овальной формы с овальным ядром, имеющим преимущественно ровные края. Адвентициальные клетки с аморфным веществом соединительной ткани, в котором находятся тонкие коллагеновые волокна (рис. 1г, 1д).

**Таблица 1.** Морфометрические параметры структур мезонефроса у исследованных рыб

| Показатель                                              | Голец Кушакевича<br>( <i>n</i> = 5) | Тибетский голец<br>( <i>n</i> = 3) | Обыкновенная маринка<br>( <i>n</i> = 7) |
|---------------------------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------------|
| Диаметр, мкм:                                           |                                     |                                    |                                         |
| капилляра                                               | $24.9 \pm 4.08$<br>18.7–30.1        | $28.3 \pm 5.65$<br>19.7–35.5       | $27.9 \pm 3.65$<br>20.8–36.1            |
| почечного тельца                                        | $45.6 \pm 1.85$                     | $52.2 \pm 5.39$                    | $57.2 \pm 14.5$                         |
| проксимального канальца                                 | $44.6 \pm 1.82$                     | $42.6 \pm 3.55$                    | $45.4 \pm 1.86$                         |
| дистального канальца                                    | $52.5 \pm 3.07$                     | $50.5 \pm 2.44$                    | $53.2 \pm 3.08$                         |
| Доля интерстиции, % общей площади<br>тканей мезонефроса | $47.6 \pm 5.26$                     | $53.9 \pm 5.97$                    | $60.9 \pm 3.74$                         |

Примечание. Даны среднее и его ошибка. Над чертой – среднее и его ошибка, под чертой – min–max. Здесь и в табл. 2–5, *n* – число особей.

Интерстиций мезонефроса сформирован в большей степени кроветворной тканью. Лимфоциты – клетки наименьшей площади, по сравнению с другими типами лейкоцитов, для них характерно крупное округлое ядро с одним-двумя ядрышками, занимающее почти весь объем клетки. В исследуемой ткани встречаются клетки, узкий ободок цитоплазмы которых содержит 3–5 митохондрий, площадью 0.05–0.06 мкм<sup>2</sup>. Количество митохондрий в цитоплазме лимфоцитов гольца Кушакевича больше по сравнению с клетками обыкновенной маринки (табл. 2). Кроме того, цитоплазма содержит свободные рибосомы и отдельные цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума. В цитоплазме некоторых клеток находится клеточный центр (рис. 2а, 2б).

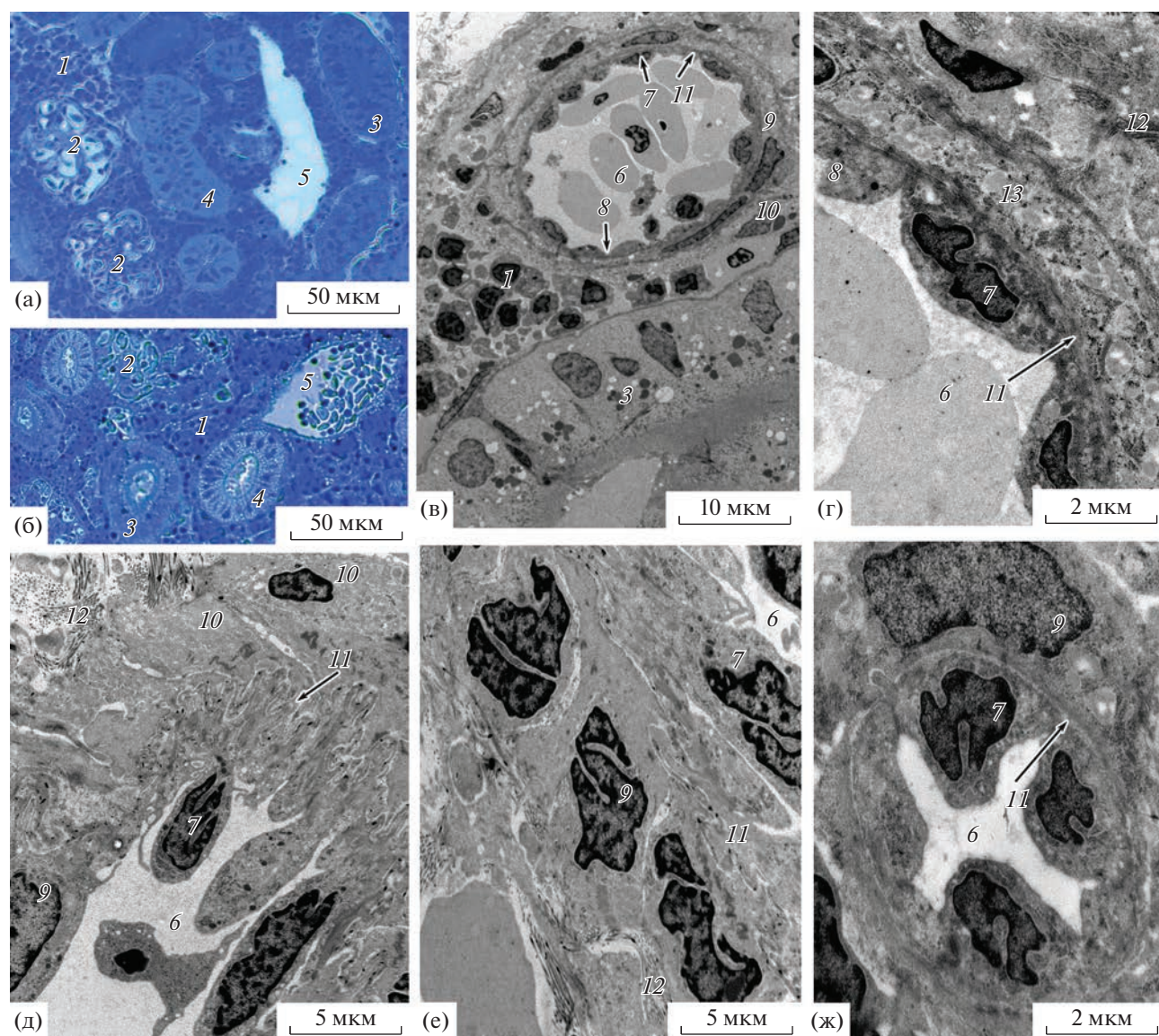
Плазматические клетки, как правило, овальной формы с эксцентрично расположенным округлым ядром. Эти клетки крупнее, чем лимфоциты (табл. 2). Цитоплазма содержит широкие цистерны хорошо развитого шероховатого эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы, 6–7 митохондрий, лизосомы. Площадь митохондрий в цитоплазме лимфоцитов гольца Кушакевича больше по сравнению с таковой обыкновенной маринкой (табл. 2, рис. 2в).

Макрофаги – наиболее крупные среди лейкоцитов клетки (табл. 2). Ядро макрофагов расположено ацентрично, содержит 1–2 ядрышка. Гетерохроматина мало, в основном он располагается на периферии ядра. Цитоплазма содержит 8–10 крупных фагосом, которые занимают почти весь объем клетки. Основная масса фагосом заполнена остатками разрушенных клеток. Помимо фагосом цитоплазма макрофагов содержит канальцы шероховатого эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы, лизосомы и четыре–пять митохондрий. Митохондрии в цитоплазме лимфоцитов гольца Кушакевича и тибетского гольца

большей площадью по сравнению с обыкновенной маринкой (табл. 2, рис. 2г).

Эозинофилы округлой формы. Площадь их клеток у тибетского гольца больше по сравнению с таковой гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 3). Ацентричные ядра зрелых эозинофилов палочковидной формы. Ядра эозинофилов тибетского гольца большей площадью по сравнению с клетками гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 3). Цитоплазма содержит шероховатый эндоплазматический ретикулум, лизосомы, крупные специфические гранулы, четыре–шесть митохондрий. Митохондрии эозинофилов тибетского гольца большей площадью по сравнению с клетками гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 3). Электронно-плотные, гомогенные специфические гранулы эозинофилов тибетского гольца и гольца Кушакевича полигональной формы. Специфические гранулы клеток обыкновенной маринки округлые с более плотной сердцевиной (рис. 2д, 2е). Количество специфических гранул обыкновенной маринки в 2 раза больше, чем у тибетского гольца и гольца Кушакевича (табл. 3).

Нейтрофилы всех исследованных видов рыб округлой формы с ацентрично расположенным палочковидным или сегментовидным ядром. У исследованных видов площадь нейтрофилов достигает 29–31 мкм<sup>2</sup>. Средняя площадь ядер клеток гольца Кушакевича больше по сравнению с нейтрофилами обыкновенной маринки (табл. 3). Цитоплазма этих клеток содержит пять митохондрий. Площадь митохондрий в цитоплазме лимфоцитов гольца Кушакевича больше по сравнению с клетками тибетского гольца и обыкновенной маринки (табл. 3). Кроме того, цитоплазма содержит канальцы шероховатого эндоплазматического ретикулума, а также 40–54 специфических гранул, с электронно-плотным кристаллоидом, сформированном из фибрилл. Площадь специфи-



**Рис. 1.** Микроанатомия почки и ультраструктура сосудов: а, б — основные структурные элементы (голец Кушакевича); в — капилляр с фенестрированным эндотелием и непрерывной базальной мембраной (тибетский голец); г — стенка капилляра с фенестрированным эндотелием и непрерывной базальной мембраной (тибетский голец); д — капилляр с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной (обыкновенная маринка); е — стенка капилляра с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной (обыкновенная маринка); ж — капилляр с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной (тибетский голец). 1 — интерстиций, 2 — почечное тельце, 3 — проксимальный каналец, 4 — дистальный каналец, 5 — капилляр, 6 — просвет капилляра, 7 — эндотелиоцит, 8 — фенестра, 9 — перицит, 10 — адвентициальная клетка, 11 — базальная мембрана, 12 — коллагеновые волокна адвентициальной оболочки, 13 — цитоплазма перицитов с большим количеством митохондрий.

ческих гранул нейтрофилов гольца Кушакевича больше по сравнению с таковой обыкновенной маринки (табл. 3, рис. 2ж, 2з).

Клетки с радиально расположенными везикулами, трехгранной или округлой формы, размеры сопоставимы с лимфоцитами (табл. 4). Ядра небольших размеров, бобовидной формы. Цитоплазма плотная, зернистая, содержит короткие цистерны гладкого эндоплазматического ретикула и пять–шесть митохондрий небольших раз-

меров (табл. 4). В околоядерной зоне находятся 22–26 везикул. Встречаются клетки с электронно-прозрачными везикулами, а также клетки с везикулами, содержащими фибриллы, и везикулами с электронно-плотной сердцевиной. Везикулы клеток гольца Кушакевича крупнее по сравнению с таковыми обыкновенной маринки (табл. 4, рис. 2и, 2к).

В интерстиции мезонефроса исследованных видов обнаружены палочковые клетки, находя-

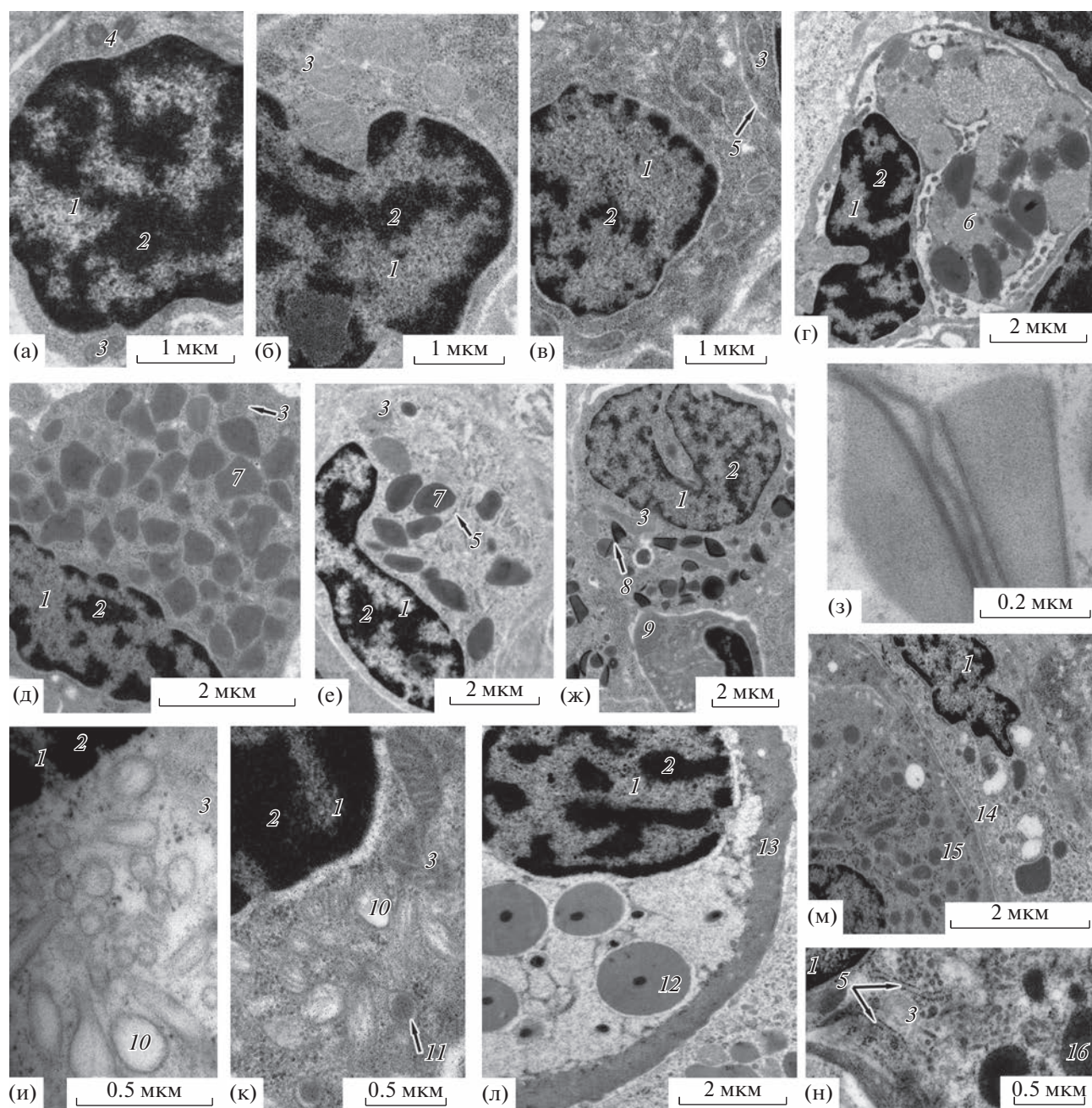
**Таблица 2.** Морфометрические параметры клеток и субклеточных структур гранулоцитов

| Показатель                        | Голец Кушакевича<br>( <i>n</i> = 5) | Тибетский голец<br>( <i>n</i> = 3) | Обыкновенная маринка<br>( <i>n</i> = 7) |
|-----------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------------|
| Лимфоцит                          |                                     |                                    |                                         |
| Площадь, мкм <sup>2</sup> :       |                                     |                                    |                                         |
| клетки                            | 5.93 ± 0.31                         | 11.4 ± 0.85 <sup>a</sup>           | 6.18 ± 1.03 <sup>a</sup>                |
| ядра                              | 3.71 ± 0.03                         | 8.72 ± 0.62                        | 4.13 ± 0.55                             |
| митохондрий                       | 0.06 ± 0.00                         | 0.06 ± 0.02                        | 0.05 ± 0.01                             |
| Число митохондрий                 | 5.00 ± 0.71 <sup>a</sup>            | 3.00 ± 0.35                        | 2.40 ± 0.27 <sup>a</sup>                |
| Плазматическая клетка             |                                     |                                    |                                         |
| Площадь, мкм <sup>2</sup> :       |                                     |                                    |                                         |
| клетки                            | 22.6 ± 6.23                         | 30.7 ± 5.90                        | 20.8 ± 3.00                             |
| ядра                              | 9.27 ± 2.40                         | 9.68 ± 1.62                        | 7.22 ± 0.56                             |
| митохондрий                       | 0.34 ± 0.02 <sup>a</sup>            | 0.18 ± 0.02                        | 0.09 ± 0.02 <sup>a</sup>                |
| Число митохондрий                 | 6.33 ± 2.27                         | 7.33 ± 1.78                        | 5.67 ± 0.82                             |
| Макрофаг                          |                                     |                                    |                                         |
| Площадь, мкм <sup>2</sup> :       |                                     |                                    |                                         |
| клетки                            | 46.2 ± 13.6                         | 70.3 ± 16.3                        | 59.5 ± 13.5                             |
| ядра                              | 6.85 ± 2.13                         | 10.7 ± 3.31                        | 7.64 ± 1.98                             |
| митохондрий                       | 0.52 ± 0.02 <sup>a</sup>            | 0.67 ± 0.08 <sup>b</sup>           | 0.12 ± 0.02 <sup>a, b</sup>             |
| Число митохондрий                 | 3.67 ± 0.82                         | 4.67 ± 0.82                        | 5.00 ± 1.41                             |
| Площадь фагосом, мкм <sup>2</sup> | 6.96 ± 2.54                         | 7.02 ± 1.69                        | 4.81 ± 1.29                             |
| Число фагосом                     | 7.67 ± 1.47                         | 8.00 ± 2.00                        | 10.3 ± 2.22                             |

Примечание. Здесь и в табл. 3–5 одинаковые буквенные надстрочные индексы – значимые различия между группами рыб при  $p \leq 0.05$ .

**Таблица 3.** Морфометрические параметры клеток и субклеточных структур гранулоцитов, клеток с радиально расположенными везикулами, ионтранспортирующих клеток

| Показатель                                     | Голец Кушакевича<br>( <i>n</i> = 5) | Тибетский голец<br>( <i>n</i> = 3) | Обыкновенная маринка<br>( <i>n</i> = 7) |
|------------------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------------|
| Нейтрофил                                      |                                     |                                    |                                         |
| Площадь, мкм <sup>2</sup> :                    |                                     |                                    |                                         |
| клетки                                         | 28.6 ± 4.86                         | 31.2 ± 3.70                        | 28.3 ± 1.94                             |
| ядра                                           | 9.02 ± 1.98 <sup>a</sup>            | 7.58 ± 2.50                        | 3.42 ± 0.46 <sup>a</sup>                |
| митохондрий                                    | 0.12 ± 0.01 <sup>a, b</sup>         | 0.06 ± 0.01 <sup>b</sup>           | 0.07 ± 0.01 <sup>a</sup>                |
| Количество митохондрий                         | 5.00 ± 0.35                         | 5.33 ± 0.82                        | 5.31 ± 0.54                             |
| Площадь специфических гранул, мкм <sup>2</sup> | 0.15 ± 0.03 <sup>a</sup>            | 0.14 ± 0.02                        | 0.12 ± 0.01 <sup>a</sup>                |
| Число специфических гранул                     | 42.5 ± 4.66                         | 54.0 ± 8.74                        | 39.2 ± 8.45                             |
| Эозинофил                                      |                                     |                                    |                                         |
| Площадь, мкм <sup>2</sup> :                    |                                     |                                    |                                         |
| клетки                                         | 22.1 ± 4.62 <sup>a</sup>            | 53.0 ± 7.78 <sup>a, b</sup>        | 29.1 ± 2.18 <sup>b</sup>                |
| ядра                                           | 5.44 ± 1.30 <sup>a</sup>            | 11.2 ± 2.25 <sup>a, b</sup>        | 5.24 ± 2.22 <sup>b</sup>                |
| митохондрий                                    | 0.16 ± 0.02 <sup>a</sup>            | 0.88 ± 0.11 <sup>a, b</sup>        | 0.42 ± 0.05 <sup>b</sup>                |
| Количество митохондрий                         | 6.00 ± 1.87                         | 3.75 ± 0.55                        | 5.15 ± 0.88                             |
| Площадь специфических гранул, мкм <sup>2</sup> | 0.16 ± 0.07                         | 0.24 ± 0.08                        | 0.25 ± 0.02                             |
| Число специфических гранул                     | 29.7 ± 7.08 <sup>a</sup>            | 17.7 ± 3.21 <sup>b</sup>           | 69.7 ± 16.6 <sup>a, b</sup>             |



**Рис. 2.** Ультраструктура клеток интерстиция: а – лимфоцит обыкновенной маринки, б – лимфоцит тибетского гольца, в – цитоплазматическая клетка гольца Кушакевича, г – макрофаг обыкновенной маринки, д – эозинофил тибетского гольца, е – эозинофил обыкновенной маринки, ж – нейтрофил гольца Кушакевича, з – гранулы нейтрофила гольца Кушакевича, и, к – клетки с радиально расположенными везикулами тибетского гольца, л – палочковая клетка обыкновенной маринки, м – ионтранспортирующая клетка гольца Кушакевича, н – цитоплазма ионтранспортирующей клетки гольца Кушакевича. 1 – ядро, 2 – гетерохроматин, 3 – митохондрии, 4 – клеточный центр, 5 – шероховатый эндоплазматический ретикулум, 6 – фагосомы, 7 – специфические гранулы эозинофила, 8 – специфические гранулы нейтрофила, 9 – клетка с радиально расположенными везикулами, 10 – электронно-прозрачные везикулы, 11 – везикулы с электронно-плотной сердцевиной, 12 – палочковая гранула, 13 – фибриллярная оболочка, 14 – ионтранспортирующая клетка между канальцами нефрона, 15 – проксимальный каналец нефрона, 16 – электронно-плотные гранулы.

щиеся на третьей стадии зрелости (рис. 2л). Площадь клеток и ядер тибетского гольца больше по сравнению с клетками гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 4). Клетки имеют

широкую фибриллярную оболочку. Над смещенным в базальную часть клетки овальным ядром располагаются шероховатый эндоплазматический ретикулум и мелкие везикулы. Почти вся

**Таблица 4.** Морфометрические параметры клеток и субклеточных структур

| Показатель                                   | Голец Кушакевича<br>(n = 5) | Тибетский голец<br>(n = 3)  | Обыкновенная маринка<br>(n = 7) |
|----------------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| Клетки с радиально расположенными везикулами |                             |                             |                                 |
| Площадь, мкм <sup>2</sup> :                  |                             |                             |                                 |
| клетки                                       | 6.26 ± 1.20                 | 8.21 ± 2.31                 | 13.2 ± 3.00                     |
| ядра                                         | 2.02 ± 0.88                 | 2.24 ± 0.61                 | 4.41 ± 0.57                     |
| митохондрий                                  | 0.05 ± 0.01                 | 0.08 ± 0.02                 | 0.06 ± 0.01                     |
| Количество митохондрий                       | 6.00 ± 1.22                 | 5.67 ± 1.08                 | 5.33 ± 2.27                     |
| Диаметр везикул, мкм                         | 0.16 ± 0.01 <sup>a</sup>    | 0.21 ± 0.02                 | 0.28 ± 0.02 <sup>a</sup>        |
| Количество везикул                           | 21.7 ± 1.63                 | 24.0 ± 2.45                 | 26.3 ± 4.32                     |
| Палочковые клетки                            |                             |                             |                                 |
| Площадь, мкм <sup>2</sup> :                  |                             |                             |                                 |
| клетки                                       | 10.3 ± 2.03 <sup>a</sup>    | 69.6 ± 3.35 <sup>a, b</sup> | 28.8 ± 2.36 <sup>a, b</sup>     |
| ядра                                         | 2.20 ± 0.58 <sup>a</sup>    | 10.2 ± 6.19 <sup>a, b</sup> | 1.46 ± 0.47 <sup>b</sup>        |
| гранул                                       | 0.28 ± 0.04 <sup>a</sup>    | 1.10 ± 0.14 <sup>a, b</sup> | 0.51 ± 0.04 <sup>b</sup>        |
| Количество гранул                            | 12.6 ± 0.67                 | 11.7 ± 3.56                 | 13.6 ± 2.73                     |
| Ионтранспортирующие (хлоридные) клетки       |                             |                             |                                 |
| Площадь, мкм <sup>2</sup> :                  |                             |                             |                                 |
| клетки                                       | 82.8 ± 3.05                 | 82.9 ± 2.63                 | 83.8 ± 2.22                     |
| ядра                                         | 6.29 ± 5.87                 | 6.40 ± 0.33                 | 6.73 ± 0.66                     |
| митохондрий                                  | 0.80 ± 0.04                 | 0.76 ± 0.03                 | 0.79 ± 0.03                     |
| Количество митохондрий                       | 12.3 ± 1.63                 | 13.7 ± 0.41                 | 12.7 ± 0.82                     |

цитоплазма заполнена 14–16 темными гомогенными по структуре палочковыми гранулами с электронно-плотной сердцевиной. Площадь палочковых гранул тибетского гольца превышают таковую гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 4, рис. 2л).

Ионтранспортирующие клетки характеризуются наибольшей площадью среди клеток интерстиция (табл. 4). Клетки имеют овальную форму, локализуются в непосредственной близости от канальцев нефрона мезонефроса (рис. 2м). Овальное ядро одинаковой площади с большим количеством инвагинаций располагается ближе к периферии клетки. Цитоплазма гетерогенная, содержит 12–14 митохондрий одинаковой площади (табл. 4, рис. 2м). На срезах клеток различимы крупные электронно-плотные гранулы и тубулы эндоплазматического ретикула, которые равномерно распределяются по всей клетке (рис. 2н).

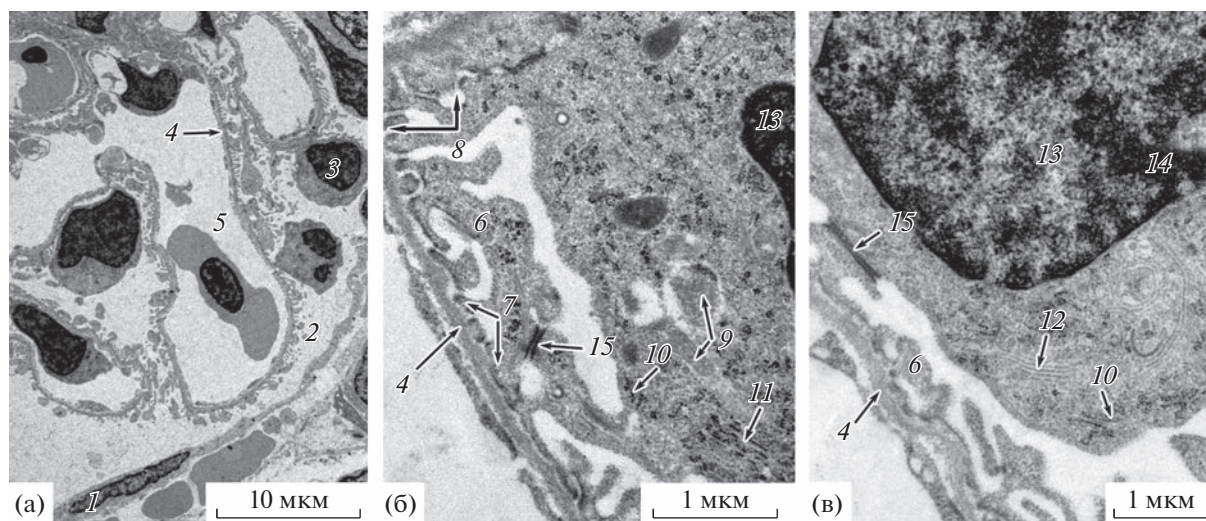
Почечное тельце состоит из боуменовой капсулы и клубочка капилляров. Площадь почечных телец тибетского гольца больше по сравнению с таковыми в мезонефросе гольца Кушакевича и обыкновенной маринки (табл. 5). Наружный слой капсулы построен из однослойного эпителия, находящегося на базальной мембране (рис. 3а). Клетки плоского эпителия обыкновенной ма-

ринки наиболее вытянутые и имеют большую площадь по сравнению с плоским эпителием гольца Кушакевича и тибетского гольца (табл. 5). Ширина мочевого пространства боуменовой капсулы имеет широкий диапазон вариации – от 1.6 до 5.5 мкм (табл. 5). Капилляры клубочка висцерального типа, площадью 10–11 мкм<sup>2</sup>. Внутренний слой образован подоцитами, которые находятся на наружной поверхности капилляров клубочка и образуют большое количество фильтрационных щелей. Ядра подоцитов округлой формы, с большим количеством инвагинаций. В цитоплазме обнаружены одна-две митохондрии, хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум, свободные рибосомы (табл. 5, рис. 3б, 3в). Толщина базальной мембраны внутреннего слоя капсулы наибольшая в почечных тельцах обыкновенной маринки (табл. 5).

Начало проксимального канальца образуют эпителиоциты 1-го типа. Эти вытянутые, пирамидальной формы клетки (табл. 5, рис. 4а–4в). Наиболее высокие и крупные клетки обнаружены в нефронах тибетского гольца. Округлые ядра расположены в центральной части клеток. Площадь срезов ядер наибольшая в эпителиоцитах тибетского гольца (табл. 5). Цитоплазма содержит скопления рибосом и 46–47 округлых мито-

Таблица 5. Морфометрические параметры структур нефрона

| Название структуры                                                               | Голец Кушакевича<br>(n = 5) | Тибетский голец<br>(n = 3)  | Обыкновенная<br>маринка (n = 7) |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| Почечное тельце                                                                  |                             |                             |                                 |
| Площадь почечного тельца, мкм <sup>2</sup>                                       | 6356 ± 46.0 <sup>a</sup>    | 9027 ± 39.3 <sup>a, b</sup> | 6296 ± 8.41 <sup>b</sup>        |
| Толщина базальной мембраны, мкм                                                  | 0.23 ± 0.03 <sup>a</sup>    | 0.17 ± 0.03 <sup>b</sup>    | 0.41 ± 0.05 <sup>a, b</sup>     |
| Площадь плоского эпителия наружного слоя<br>боуменовой капсулы, мкм <sup>2</sup> | 15.5 ± 0.49 <sup>a</sup>    | 15.5 ± 0.49 <sup>b</sup>    | 44.3 ± 1.01 <sup>a, b</sup>     |
| Площадь подоцитов, мкм <sup>2</sup>                                              | 11.7 ± 3.98                 | 14.7 ± 0.25                 | 11.7 ± 1.38                     |
| Диаметр просвета капилляров, мкм                                                 | 11.2 ± 2.06                 | 9.42 ± 0.64                 | 11.1 ± 2.30                     |
| Мочевое пространство, мкм                                                        | 1.63 ± 0.46                 | 4.86 ± 0.04                 | 5.51 ± 1.90                     |
| Эпителиоцит проксимального канальца 1-го типа                                    |                             |                             |                                 |
| Площадь клетки, мкм <sup>2</sup>                                                 | 41.4 ± 2.04 <sup>a</sup>    | 104 ± 24.6 <sup>a, b</sup>  | 39.3 ± 9.24 <sup>b</sup>        |
| Высота клетки, мкм                                                               | 18.1 ± 0.26 <sup>a</sup>    | 20.0 ± 1.84 <sup>b</sup>    | 15.9 ± 1.12 <sup>a, b</sup>     |
| Площадь ядра, мкм <sup>2</sup>                                                   | 10.6 ± 0.03 <sup>a</sup>    | 31.3 ± 2.25 <sup>a, b</sup> | 12.6 ± 1.86 <sup>b</sup>        |
| Площадь митохондрий, мкм <sup>2</sup>                                            | 0.11 ± 0.02 <sup>a</sup>    | 0.42 ± 0.13 <sup>a, b</sup> | 0.07 ± 0.00 <sup>b</sup>        |
| Количество митохондрий, шт.                                                      | 46.0 ± 4.95                 | 46.0 ± 3.08                 | 47.0 ± 5.52                     |
| Площадь секреторных гранул, мкм <sup>2</sup>                                     | 0.74 ± 0.05 <sup>a</sup>    | 1.04 ± 0.22                 | 1.87 ± 0.49 <sup>a</sup>        |
| Количество секреторных гранул, шт.                                               | 13.0 ± 2.83                 | 14.5 ± 3.41                 | 16.0 ± 4.30                     |
| Ширина канальцев гладкого эндоплазматиче-<br>ского ретикулума, мкм               | 0.08 ± 0.01                 | 0.07 ± 0.01                 | 0.07 ± 0.01                     |
| Зона эндоцитоза, мкм                                                             | 6.59 ± 1.00 <sup>a</sup>    | 3.30 ± 0.24 <sup>a</sup>    | 3.79 ± 0.38                     |
| Щеточная каемка, мкм                                                             | 3.95 ± 0.39                 | 4.08 ± 0.22                 | 3.31 ± 0.17                     |
| Эпителиоцит проксимального канальца 2-го типа                                    |                             |                             |                                 |
| Площадь клетки, мкм <sup>2</sup>                                                 | 43.5 ± 7.53 <sup>a</sup>    | 84.9 ± 5.43 <sup>a, b</sup> | 26.6 ± 6.72 <sup>b</sup>        |
| Высота клетки, мкм                                                               | 15.5 ± 1.29                 | 16.0 ± 0.93 <sup>a</sup>    | 14.2 ± 0.76 <sup>a</sup>        |
| Площадь ядра, мкм <sup>2</sup>                                                   | 10.4 ± 1.86 <sup>a</sup>    | 14.7 ± 1.87 <sup>a, b</sup> | 11.8 ± 2.33 <sup>b</sup>        |
| Площадь митохондрий, мкм <sup>2</sup>                                            | 0.18 ± 0.04 <sup>a</sup>    | 0.21 ± 0.03 <sup>b</sup>    | 0.08 ± 0.01 <sup>a, b</sup>     |
| Количество митохондрий, шт.                                                      | 37.5 ± 3.93                 | 35.5 ± 3.93                 | 38.3 ± 4.26                     |
| Ширина канальцев гладкого эндоплазматиче-<br>ского ретикулума, мкм               | 0.05 ± 0.01                 | 0.06 ± 0.01                 | 0.05 ± 0.00                     |
| Зона эндоцитоза, мкм                                                             | 4.43 ± 0.91                 | 3.12 ± 0.39                 | 2.60 ± 0.28                     |
| Щеточная каемка, мкм                                                             | 2.72 ± 0.40                 | 2.97 ± 0.13                 | 2.11 ± 0.19                     |
| Эпителиоцит дистального канальца                                                 |                             |                             |                                 |
| Площадь клетки, мкм <sup>2</sup>                                                 | 81.0 ± 13.4                 | 100 ± 9.85 <sup>a</sup>     | 63.1 ± 6.54 <sup>a</sup>        |
| Высота клетки, мкм                                                               | 16.5 ± 2.32                 | 19.8 ± 1.06 <sup>a</sup>    | 13.2 ± 0.63 <sup>a</sup>        |
| Площадь ядра, мкм <sup>2</sup>                                                   | 15.8 ± 4.44                 | 22.3 ± 0.25 <sup>a</sup>    | 9.83 ± 0.79 <sup>a</sup>        |
| Площадь митохондрий, мкм <sup>2</sup>                                            | 0.40 ± 0.10 <sup>a</sup>    | 1.91 ± 0.34 <sup>a</sup>    | 0.71 ± 0.02                     |
| Количество митохондрий, шт.                                                      | 32.0 ± 6.16                 | 35.7 ± 2.86                 | 31.3 ± 6.42                     |



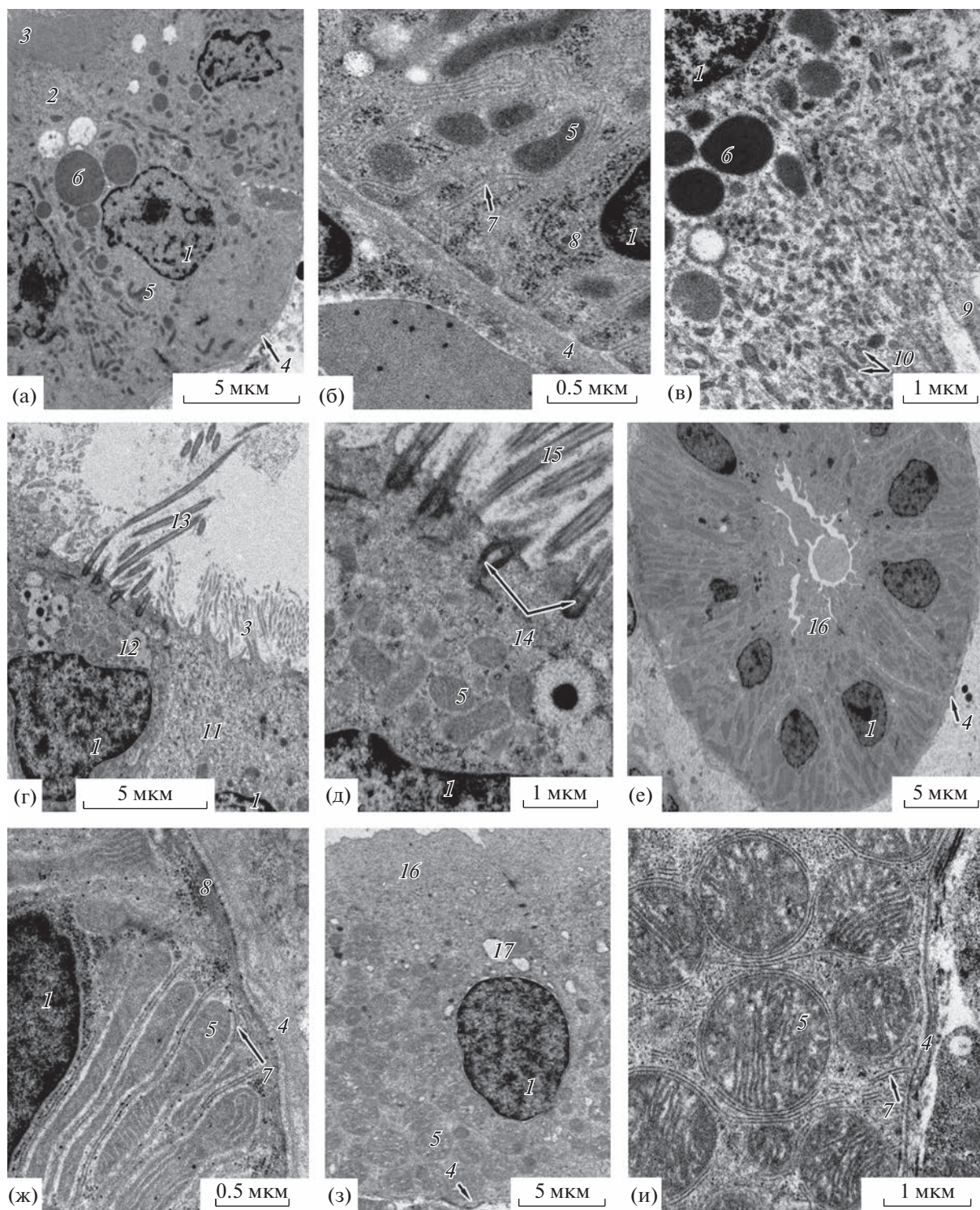
**Рис. 3.** Ультраструктура почечного тельца гольца Кушакевича: а – участок почечного тельца; б, в – подоцит. 1 – клетка плоского эпителия париетального листка боуменовой капсулы, 2 – мочевое пространство, 3 – подоцит, 4 – базальная мембрана, 5 – капилляр, 6 – трабекула подоцита, 7 – педикулы подоцита, 8 – фильтрационная щель, 9 – митохондрия, 10 – рибосомы, 11 – шероховатый эндоплазматический ретикулум, 12 – гладкий эндоплазматический ретикулум, 13 – ядро, 14 – гетерохроматин, 15 – десмосома.

хондрий, преимущественно локализирующихся в компартментах базального лабиринта, сформированного гладким эндоплазматическим ретикулумом с шириной цистерн 0.07–0.08 мкм (табл. 5, рис. 4б). Площадь митохондрий наибольшая в клетках тибетского гольца (табл. 5). В апикальной части клеток локализируются лизосомы и 13–16 электронно-плотных секреторных гранул. Секреторные гранулы эпителиоцитов обыкновенной маринки достоверно большей площадью по сравнению с секреторными гранулами гольца Кушакевича (рис. 4в, табл. 5). На границе со щеточной каемкой расположена зона эндоцитоза длиной 3–7 мкм, характеризующаяся большим количеством тубул гладкого эндоплазматического ретикулума и везикулами (рис. 4е). Протяженность зоны эндоцитоза в клетках гольца Кушакевича больше по сравнению с эпителиоцитами тибетского гольца (табл. 5). Щеточная каемка состоит из микроворсинок длиной 3–4 мкм, обращенных в просвет канальца (табл. 5).

Эпителиоциты 2-го типа проксимального канальца по плану строения схожи с клетками 1-го типа, но меньше таковых по высоте (табл. 5, рис. 4г–4е). Ядра округлой формы, расположены в центральной части клеток. Наибольшие высота и площадь клеток, площадь ядер эпителиоцитов 2-го типа обнаружены в нефронах тибетского гольца (табл. 5). Цитоплазма содержит меньшее, по сравнению с вышеописанными типами эпителиоцитов, количество округлых митохондрий. Они расположены в компартментах базального лабиринта, сформированного гладким эндоплазматическим ретикулумом с шириной цистерн

0.05–0.06 мкм (табл. 5). Характерный признак эпителиоцитов 2-го типа – отсутствие в цитоплазме секреторных гранул. Зона эндоцитоза развита слабее по сравнению с клетками 1-го типа, ее длина составляет 3–4 мкм (табл. 5). Длина микроворсинок щеточной каемки два–три мкм (табл. 5). Кроме того, на данном участке канальца между эпителиоцитами 2-го типа встречаются одиночные клетки, щеточная каемка которых образована ресничками (рис. 4г). В цитоплазме обнаружено центрально расположенное ядро. Большая часть митохондрий локализуется в непосредственной близости от погруженных в цитоплазму базальных телец ресничек (рис. 4д). Зона эндоцитоза отсутствует. Реснитчатые клетки на срезах канальцев встречаются крайне редко.

Эпителиоциты дистального канальца пирамидальной формы (рис. 4е). Ядра округлой формы, расположены в центральной части клеток. Наибольшие высота клеток, площадь клеток и ядер эпителиоцитов дистального канальца обнаружены в нефронах тибетского гольца (табл. 5). Наиболее крупные митохондрии также обнаружены в клетках дистального канальца тибетского гольца. Следует отметить, что митохондрии на срезах клеток тибетского гольца и гольца Кушакевича лентовидной формы (рис. 4ж), митохондрии на срезах клеток обыкновенной маринки округлые (рис. 4и). Апикальная часть данного типа клеток у всех исследованных видов образована лопастевидными цитоплазматическими выростами, обращенными в просвет канальца (рис. 4е, 4з).



**Рис. 4.** Ультраструктура канальцев: а – эпителиоцит проксимального канальца 1-го типа (тибетский голец); б – базальная часть эпителиальной клетки проксимального канальца 1-го типа (тибетский голец); в – зона эндоцитоза и участок щеточной каемки эпителиальной клетки проксимального канальца 1-го типа (тибетский голец); г – вставочная клетка проксимального канальца 2-го типа (обыкновенная маринка); д – апикальная часть вставочной клетки проксимального канальца 2-го типа (обыкновенная маринка); е – участок дистального канальца (тибетский голец); ж – базальная часть эпителиальной клетки дистального канальца (тибетский голец); з – участок дистального канальца (обыкновенная маринка); и – базальная часть эпителиальной клетки дистального канальца (обыкновенная маринка). 1 – ядро, 2 – зона эндоцитоза, 3 – щеточная каемка, состоящая из микроворсинок, 4 – базальная мембрана, 5 – митохондрии, 6 – секреторные гранулы, 7 – гладкий эндоплазматический ретикулум, 8 – скопление рибосом, 9 – микроворсинки, 10 – тубулярный ретикулум, 11 – эпителиоцит 2-го типа, 12 – вставочная клетка, 13 – реснички, 14 – базальное тельце реснички, 15 – аксонема реснички, 16 – лопацевидные выросты, 17 – везикула.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Гистологический анализ показал, что туловищная почка *Iskandaria kuschakewitschi*, *Schizothorax intermedius*, *Noemacheilus stoliczkaei* имеет единый план строения с ранее исследованными карпообразными (Botham, Manning, 1981; Morovvati et al., 2012; Gargya et al., 2014; Mokhtar, 2020). Интерстиций образован кроветворной тканью, экскреторный компонент — почечными тельцами и двумя типами канальцев. Ультраструктура капилляров характерна для анамний и амниот (Imagawa et al., 1994; Криштофрова, Стегайло-Стоянова, 2012; Флерова, Евдокимов, 2019). Вместе с тем, анализ полученных результатов выявил особенности структурной организации мезонефроса исследованных видов по сравнению с ранее изученными нами карпообразными бассейна Верхней Волги. Показано, что степень развития интерстиция нефрона исследованных видов на 10–15% уступает таковой у представителей сем. Cyprinidae, обитающих в бассейне Верхней Волги (Флерова, 2012). Принимая во внимание данные по ультраструктуре нефрона, сделан вывод, что развитие кроветворной ткани в изучаемом органе напрямую связано с более развитой системой канальцев в мезонефросе исследованных видов.

Анализ состава лейкоцитов показал, что лимфоциты, плазматические клетки и макрофаги всех исследованных видов не имеют каких-либо особенностей в тонком строении, по сравнению с ранее исследованными лейкоцитами карпообразных, незначительно различаясь лишь размерами (Cenini, 1984; Балабанова, Заботкина, 1988; Балабанова, 1997; Флерова, 2012).

Основные различия наблюдали в ультраструктуре специфических гранул нейтрофилов и эозинофилов. Кристаллоид специфических гранул нейтрофилов тибетского гольца и обыкновенной маринки ранее описан для *Cyprinus carpio* L., а также представителей сем. Cyprinidae, обитающих в реках Верхневолжского бассейна (Cenini, 1984; Флерова, 2012; Flerova, Balabanova, 2013). Показано, что структура гранул нейтрофилов гольца Кушакевича принципиально отличается от таковой нейтрофилов представителя сем. Balitoridae — усатого гольца *Barbatula barbatula* (L.). Тонкая структура специфических гранул в клетках усатого гольца характеризуется наличием электронно-плотной гомогенной округлой сердцевинки. Кристаллоид в гранулах усатого гольца не обнаружено (Флерова, 2012). Количество гранул на срезах нейтрофилов исследованных видов сопоставимо с таковым в нейтрофилах *Tinca tinca* (L.), *Abramis ballerus* (L.), *Barbatula barbatula* (L.), *Cobitis tae-*

*nia* L. и уступает данному показателю в клетках *Carassius auratus* (L.), *Abramis brama* (L.), *Rutilus rutilus* (L.) (Flerova, Balabanova, 2013).

Ранее для близкородственных видов карпообразных описаны округлые электронно-плотные гомогенные гранулы, а также гранулы с электронно-прозрачной сердцевинкой. Округлых специфических гранул с более электронно-плотной сердцевинкой, а также гранул полигональной формы в эозинофилах карпообразных не обнаружено (Cenini, 1984; Flerova, Balabanova, 2013). Следует отметить, что в эозинофилах *Rutilus rutilus* (L.) ранее описаны гранулы двух типов — электронно-плотные гомогенные гранулы и гранулы с эксцентрично расположенным более прозрачным участком (Флерова, 2012). Вероятно, ультраструктурное разнообразие специфических гранул эозинофилов связано с особенностями локализации ферментов в специфических гранулах. Количество гранул на срезах эозинофилов тибетского гольца и гольца Кушакевича сопоставимо с таковым в клетках *Abramis brama* (L.), *A. ballerus* (L.), *Barbatula barbatula* (L.), *Cobitis taenia* L. и уступает количеству гранул в эозинофилах *Rutilus rutilus* (L.), *Carassius auratus* (L.). Количество гранул на срезах эозинофилов обыкновенной маринки почти в 2 раза превышает этот показатель для ранее исследованных видов сем. Cyprinidae (Флерова, 2012).

Таким образом, кристаллоидная структура гранул нейтрофилов и гомогенная структура гранул эозинофилов не может рассматриваться как единственные для карпообразных рыб. При сопоставлении полученных данных и опубликованных ранее результатов не удалось обнаружить зависимость ультраструктуры специфических гранул гранулоцитов от систематического положения и условий обитания видов. Учитывая отсутствие какой-либо связи количества специфических гранул от систематической принадлежности видов, можно предположить, что изменение данного показателя зависит от стадии жизненного цикла и особенностей функциональной активности клеток.

Отсутствие базофилов среди многих представителей карпообразных подтверждено рядом работ (Cenini, 1984; Kralj-Klobukar, 1991; Балабанова, 1997; Flerova, Balabanova, 2013).

В целом, количество митохондрий на срезах лейкоцитов исследованных видов ближе к морским рыбам (Флерова, 2016).

Обнаруженные в интерстиции мезонефроса исследованных видов клетки с радиально расположенными везикулами имеют единый план строения с типом клеток, описанным для других видов карпообразных. Обращает внимание осо-

бенность тонкого строения везикул, которые на срезах клеток тибетского гольца трех типов, тогда как для ранее исследованных карпообразных описаны включения только одного типа — везикулы с фибриллярной структурой. Следует отметить, что в цитоплазме клеток с радиально расположенными везикулами лососеобразных отмечены электронно-плотные везикулы (Балабанова, 2006; Flerova et al., 2019). Предполагается, что ультраструктурные особенности везикул этих клеток связаны с количественными характеристиками и локализацией ферментов, формирующих антимикробную активность клеток (Lopez, 2001). И как следствие, с особенностями функционирования клеточного звена иммунитета у рыб в условиях рек Казахстана.

Ультраструктура палочковых клеток, описываемых в настоящей работе, сходна с ультраструктурой палочковых клеток *Tinca tinca* (L.), находящихся на соответствующей стадии зрелости (Флерова, 2012).

Количество митохондрий на срезах клеток — основной показатель, характеризующий работу ионотранспортирующих клеток, было близко у исследованных видов к таковому у пресноводных карпообразных рыб (Флерова, 2012).

Большинство морфометрических показателей, а также основные черты ультраструктуры основных отделов нефрона *Iskandaria kuschakewitschi*, *Noemacheilus stoliczkai* и *Schizothorax intermedius* подобны видам ранее исследованных карпообразных (Винниченко и др., 1975; Флерова, 2012; Mokhtar, 2020). Интересен факт, что высота эпителиоцитов проксимального канальца обыкновенной маринки сходна с таковой у представителей сем. Cyprinidae, а высота эпителиоцитов 1-го типа проксимального канальца гольца Кушакевича и тибетского гольца — соответственно с *Barbatula barbatula* (L.). Количество митохондрий на срезах проксимальных канальцев исследованных видов выше, чем у карпообразных рыб Верхневолжского бассейна (Флерова, 2012). В экспериментальных работах было показано, что с увеличением температуры воды увеличивается активность  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы почек (Vargas-Chacoff et al., 2020). Увеличение уровня синтеза АТФ коррелирует с увеличением количества митохондрий в ионоцитах (Матей, 1996). Поскольку пробы отбирали в летний период, то рыбы были адаптированы к высоким температурам воды  $\sim 26\text{--}27^\circ\text{C}$ . Вероятно, с этим фактом связано большее количество митохондрий на срезах проксимальных канальцев, исследованных обыкновенной маринки и гольцов, по сравнению с карповыми во-

дохранилищ Верхней Волги, где средняя температура воды в летний период  $\sim 18^\circ\text{C}$ .

Наружный диаметр дистальных канальцев исследованных видов несколько превышает таковой карпообразных рыб Верхневолжского бассейна. Следует отметить, что вытянутая форма митохондрий гольцов характерна для видов сем. Cyprinidae, округлая форма митохондрий обыкновенной маринки — для пресноводных рыб сем. Percidae (Флерова, 2012). Сравнительный анализ этих показателей демонстрирует более высокую скорость реабсорбции через стенку дистального канальца у исследуемых видов, чем у карповых в водохранилищах Верхней Волги (Katoh et al., 2008).

**Выводы.** Микроанатомия туловищной почки *Iskandaria kuschakewitschi*, *Schizothorax intermedius*, *Noemacheilus stoliczkai* имеет единый план строения с ранее исследованными пресноводными карпообразными. Большая площадь нефрогенной ткани за счет более развитой системы канальцев в мезонефросе, большее количество митохондрий на срезах проксимальных канальцев и срезах лейкоцитов, три типа везикул у клеток с радиально расположенными везикулами, больший диаметр дистальных канальцев, разные формы митохондрий эпителиоцитов дистальных канальцев исследованных видов по сравнению с ранее изученными представителями карповых водохранилищ Верхней Волги характеризуют адаптационную способность клеточных структур мезонефроса поддерживать водно-солевой гомеостаз, а также функционирование клеточного звена иммунитета в условиях рек Казахстана. Ультраструктура гранул нейтрофилов и эозинофилов зависит от стадии жизненного цикла и особенностей функциональной активности клеток.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в научно-образовательной лаборатории “Молекулярная генетика и биотехнология” в рамках программы развития ЯрГУ до 2030 г.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. 1988. Ультраструктура клеток иммунной системы карпа *Cyprinus carpio* в норме и при иммунизации // Цитология. Т. 30. № 6. С. 657.
- Балабанова Л.В. 1997. Ультраструктура иммунокомпетентных клеток почек рыб сем. Cyprinidae // Биология внутр. вод. № 2. С. 65.
- Балабанова Л.В. 2006. Клетки с радиально расположенными везикулами у рыб разных видов // Цитология. Т. 48. № 8. С. 636.

- Винниченко Л.Н., Наточин Ю.В., Сабинин Г.В. 1975. Ультраструктура и функции клеток проксимального и дистального сегментов нефрона проходных и пресноводных рыб // Цитология. Т. 17. № 4. С. 403.
- Криштофрова Б.В., Стегайло-Стоянова А.В. 2012. Морфология почек и их кровеносных сосудов у суточных щенков собаки // Научные труды южного филиала национального университета биоресурсов и природопользования Украины “Крымский агротехнологический университет”. Серия: ветеринарные науки. № 142. С. 93.
- Крупа Е.Г., Романова С.М. 2017. Гидрохимия водоемов бассейна реки Арысь на территории Южно-Казахстанской области // Экология. Т. 4. № 424. С. 77.
- Кэрролл Р. 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 1. Москва: Мир. (Carroll R. 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. V. 1. New York: Freeman).
- Матей В.Е. 1996. Жабры пресноводных костистых рыб. СПб: Наука.
- Мустафаев Ж.С., Козыкеева А.Т., Иванова Н.И. и др. 2017. Оценка техногенной нагрузки на водосборной территории бассейна трансграничной реки Талас на основе интегральных показателей антропогенной деятельности // Известия Национальной Академии наук Республики Казахстан. Т. 2. № 38. С. 48.
- Наточин Ю.В. 1976. Ионрегулирующая функция почки. Л.: Наука.
- Тимакова Т.К., Флерова Е.А., Заботкина Е.А. 2014. Методы световой и электронной микроскопии в биологии и ветеринарии. Ярославль: ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”.
- Флерова Е.А. 2012. Клеточная организация почек костистых рыб (на примере отрядов Cypriniformes и Perciformes). Ярославль: ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”.
- Флерова Е.А., Евдокимов Е.Г. 2019. Особенности строения кровеносных сосудов мезонефроса *Polypterus senegalus* // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 87(90). С. 76.
- Цыцененко К.В., Сумарокова В.В. 1990. Гидрологические основы оросительных мелиораций в бассейнах рек Чу и Талас. Л.: Гидрометеиздат.
- Botham J.W., Manning M.J. 1981. The histogenesis of the lymphoid organs in the carp *Cyprinus carpio* L. and the ontogenetic development of allograft reactivity // J. Fish Biol. V. 19. P. 403.
- Cenini P. 1984. The ultrastructure of leucocytes in carp (*Cyprinus carpio*) // J. of Zool. V. 204. № 4. P. 509.
- Chen Y., Li Z., Fang G., Li W. 2018. Large Hydrological Processes Changes in the Transboundary Rivers of Central Asia // J. Geoph. Res.: Atmospheres. V. 123. P. 5059. <https://doi.org/dx.doi.org/10.1029/2017JD028184>
- Dantzer W.H. 2016. Transport of Inorganic Ions by Renal Tubules // Comparative Physiology of the Vertebrate Kidney. New York: Springer. P. 81.
- Flerova E.A. The ultrastructure of the interstitial cells of the mesonephros in the teleost fishes of the Black Sea // Russ. J. Mar. Biol. 2016. V. 42. № 2. P. 146. <https://doi.org/10.1134/S1063074016020036>
- Flerova E.A., Balabanova L.V. 2013. Ultrastructure of granulocytes of teleost fish (Salmoniformes, Cypriniformes, Perciformes) // J. Evol. Biochem. Phys. V. 49. № 2. P. 223. <https://doi.org/10.1134/S0022093013020126>
- Flerova E.A., Morozov A.A., Bogdanova A.A. et al. 2019. Morphological and physiological traits of the mesonephros in a freshwater fish, grayling *Thymallus thymallus* // Regul. Mech. Biosyst. V. 10. № 1. P. 9. <https://doi.org/10.15421/021902>
- Gargya A., Bahuguna S.N., Upadhyay M.K. 2014. Study of Excretory Organ (Kidney) in Post Flexion to Fingerling Stages of *Schizothorax plagiostomus* (Heckel) // Advances in Zoology and Botany. V. 2. № 3. P. 49. <https://doi.org/10.13189/azb.2014.020301>
- Imagawa T., Kitagawa H., Uehara M. 1994. Ultrastructure of blood vessels in the head kidney of the carp, *Cyprinus carpio* // J. Anat. V. 185. P. 521.
- Katoh F., Cozzi R.R.F., Marshall W.S., Goss G.G. 2008. Distinct  $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$  cotransporter localization in kidneys and gills of two euryhaline species, rainbow trout and killifish // Cell and Tiss. Res. V. 334. № 2. P. 265. <https://doi.org/10.1007/s00441-008-0679-4>
- Kralj-Klobukar N. Differentiation of eosinophilic granulocytes of carp (*Cyprinus carpio* L.) // Int. J. Dev. Biol. 1991. V. 35. P. 341.
- Lopez F.P., Pazquin B., Diago M.L., Villena A. 2001. Pear-shaped lymphocytes in rainbow trout: characterization, tissue distribution and organ // Book of abstracts. X International Conference “Disease fish and shellfish”. Dublin. P. 71.
- Morovvati H., Mahabady M.K., Shahbazi S. 2012. Histo-morphological and anatomical study of kidney in berrzem (*Barbus pectoralis*) // Int. J. Fisheries and Aquaculture. V. 4. № 11. P. 221. <https://doi.org/0.5897/IJFA12.082>
- Mokhtar D.M. 2020. The structural and ultrastructural organization of the cellular constituents of the trunk kidney of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) // Microsc. Res. Tech. V. 84. P. 537. <https://doi.org/10.1002/jemt.23610>
- Vargas-Chacoff L., Francisco A.J., Ruiz-Jarabo I. et al. 2020. Water temperature affects osmoregulatory responses in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) // J. Therm. Biol. V. 88. P. 102526. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102526>

## Microanatomy and Ultrastructure of the Mesonephros of Cyprinids Inhabiting the Territory of Kazakhstan

E. A. Flerova\*

*Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia*

*\*e-mail: katarinum@mail.ru*

The ultrastructure of three species of cyprinids inhabiting the territory of Kazakhstan has been studied. It is shown that the microanatomy of the trunk bud of the Kushakevich char *Iskandaria kuschakewitschi*, the common marinka *Schizothorax intermedius* and the Tibetan char *Noemacheilus stoliczkai* has a common body plan with freshwater cyprinids. Larger area of nephrogenic tissue, greater number of mitochondria on sections of proximal tubules and leukocyte sections, three types of vesicles in cells with radially arranged vesicles, larger diameter of distal tubules, diversity of mitochondria of epitheliocytes of distal tubules of the studied species, compared with previously studied representatives of carp reservoirs of the Upper Volga, testify to the adaptive ability of the cellular structures of the mesonephros to maintain water-salt homeostasis, as well as the functioning of the cellular link of immunity in the life of the rivers of Kazakhstan with a seasonal increase in water temperature up to 27°C. The diversity of the ultrastructure of granules of neutrophils and eosinophils depends on the stage of the life cycle and the characteristics of the functional activity of cells.

**Keywords:** mesonephros, microanatomy, ultrastructure, cyprinids, Kazakhstan

## ПОЛИХЛОРИРОВАННЫЕ БИФЕНИЛЫ В ЛЕЩЕ *Abramis brama* ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: ЗАВИСИМОСТЬ ОТ ВОЗРАСТА РЫБ И ОЦЕНКА РИСКА ДЛЯ ЗДОРОВЬЯ ЧЕЛОВЕКА<sup>1</sup>

© 2023 г. А. В. Герман<sup>а</sup>, \*, А. А. Мамонтов<sup>б</sup>, Е. А. Мамонтова<sup>б</sup>

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

<sup>б</sup>Институт геохимии им. А.П. Виноградова Сибирское отделение Российской академии наук, Иркутск, Россия

\*e-mail: gera@ibiw.ru

Поступила в редакцию 10.02.2022 г.

После доработки 21.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

В экстрагируемых липидах тушек самок леща *Abramis brama* (L.) были измерены концентрации 32 конгенов полихлорированных бифенил (ПХБ) разного возраста в преднерестовый период. Обнаружено увеличение концентрации ПХБ с 257 до 449 нг/г у рыб в возрасте от 8 до 19 лет. В пересчете на сырую массу содержание ПХБ возрастало с 19.8 нг/г у восьмилетних самок до 57.9 нг/г у тринадцатилетних, затем снижалось до 21 нг/г у самок в возрасте 19 лет. Концентрации ПХБ 5/8, 28, 31, 44, 49, 52, 70/76, 87/115 не зависели от возраста рыб ( $R^2 < 0.3$ ,  $p < 0.05$ ). Для конгенов ПХБ 74, 95/66, 97, 99, 105, 90/101, 110, 118 обнаружена умеренная линейная корреляция с возрастом рыб ( $0.4 < R^2 < 0.6$ ,  $p < 0.05$ ). Конгены ПХБ 138, 153, 180, 183, 128/167 и 170/190 показали наиболее сильные линейные корреляции с возрастом леща ( $R^2 \geq 0.7$ ,  $p < 0.05$ ). Наибольшую долю в общем количестве ПХБ занимали 5-ХБ — от 46 до 58%, затем 6-ХБ — от 17 до 29%, 4-ХБ — от 12 до 18%. С возрастом происходило смещение конгенерного состава в сторону увеличения относительного содержания высокохлорированных ПХБ. Содержание ПХБ в тушке леща Волжского плеса Рыбинского водохранилища (0.02–0.06 мг/кг сырой массы) не превышало существующие в России ПДК в рыбе 2 мг/кг. Средний показатель неканцерогенного риска был больше единицы (0.82–2.39), что указывает на возможное развитие неканцерогенных заболеваний в органах и системах-мишенях человека. Показатели канцерогенного риска превышали уровень пренебрежимо малого риска ( $1 \times 10^{-6}$ ) и соответствовали предельно допустимому риску или верхней границе приемлемого риска ( $1 \times 10^{-6}$ – $1 \times 10^{-4}$ ). Данные риски подлежат постоянному контролю, населению рекомендуется ограничивать потребление крупного леща с высоким содержанием жира.

**Ключевые слова:** полихлорированные бифенилы, лещ, возраст, канцероген

**DOI:** 10.31857/S0320965223030099, **EDN:** PMATDN

## Polychlorinated Biphenyls in the Bream *Abramis brama* from the Volga Ples the Rybinsk Reservoir: Fish Age Effect and Human Health Risk Assessment

A. V. German<sup>1</sup>, \*, A. A. Mamontov<sup>2</sup>, and E. A. Mamontova<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Vinogradov Institute of Geochemistry, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

\*e-mail: gera@ibiw.ru

<sup>1</sup> Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2023, Vol. 16, No. 2 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212> и DOI: <https://doi.org/10.1134/S1995082923020074>.

Bream, *Abramis brama* (L.), is an important commercial species and the object of monitoring pollution of freshwater bodies with polychlorinated biphenyls (PCBs). However, the dependence of the PCB content on the age of the bream has been studied very poorly. In this regard, the concentrations of 32 PCB congeners were measured in the carcasses of female bream of different ages in the pre-spawning period. It is shown that the concentration of PCBs in the body lipids increases from 257 to 449 ng/g over a period of 8 to 19 years. In terms of wet weight, the concentration of PCBs increases from 19.8 to 57.9 ng/g over a period of 8 to 13 years and then decreases to 21 ng/g at the age of 19 years. The largest share was 5-XB – from 46 to 58%, then 6-XB – from 17 to 29%, 4-XB – from 12 to 18%, 3-XB – from 4 to 8%, 7-XB – from 4 to 6% and 2-XB – from 0.1 up to 0.5%. PCB concentrations 5/8, 28, 31, 44, 49, 52, 74, 70/76, 87/115, 95/66 do not depend on age ( $R^2 < 0.5$ ); PCBs 97, 99, 105, 90/101, 110, 118. They have an average dependence ( $0.5 < R^2 < 0.6$ ); PCBs 138, 153, 180, 183, 128/167 and 170/190 strongly depend ( $R^2 \geq 0.7$ ). With age, the congener composition changes towards an increase in highly chlorinated PCBs. The content of PCBs in the carcass of bream of the Volga Ples of the Rybinsk reservoir does not exceed the existing in Russia MPC in fish, amounting to 2 mg/kg of raw weight. The average indicator of non-carcinogenic risk exceeds 1 (0.82–2.39), which indicates the possible development of non-carcinogenic diseases in target organs and systems. The indicator of carcinogenic risk exceeds the level of negligible risk ( $1 \times 10^{-6}$ ) and corresponds to the range 2 – the maximum permissible risk or the upper limit of acceptable risk ( $1 \times 10^{-6}$ – $1 \times 10^{-4}$ ). These risks are subject to constant monitoring, the population is recommended to limit the consumption of large fish with a high fat content.

**Keywords:** polychlorinated biphenyls, bream, age, carcinogenic and non-carcinogenic risk

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 597-152.6:597.553.2

# ИЗУЧЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ СМЕРТНОСТИ У МУКСУНА И ПЕЛЯДИ р. ОБЬ ПУТЕМ ПОСТРОЕНИЯ ЗАВИСИМОСТЕЙ УБЫЛИ ЧИСЛЕННОСТИ ГЕНЕРАЦИЙ

© 2023 г. А. К. Матковский\*

Тюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,  
Тюмень, Россия

\*e-mail: Matkovskiy@gosrc.ru

Поступила в редакцию 11.10.2021 г.

После доработки 08.11.2022 г.

Принята к публикации 14.11.2022 г.

Показана возможность определения естественной смертности рыб на примере муксуна и пеляди р. Обь путем построения зависимостей убыли численности генераций. Подтверждено, что динамика смертности имеет U-образный вид. Минимальные значения смертности приходятся на возраст, когда половой зрелости достигает >65% особей. Показано влияние на естественную смертность различных природных и антропогенных факторов. Отмечено, что периодически возникающий дефицит растворенного в воде кислорода оказывает существенное влияние на зимующую ихтиофауну в южной части Обской губы. Зарегистрировано увеличение смертности в периоды миграций рыб, что может служить одним из критериев периодичности нереста сеговод. Установлено, что многочисленные поколения благоприятных лет нагула и воспроизводства отличаются более высокой выживаемостью особей.

**Ключевые слова:** численность, естественная смертность, генерация, выживаемость, популяция

**DOI:** 10.31857/S0320965223030154, **EDN:** POEWTT

## ВВЕДЕНИЕ

Определение естественной смертности рыб имеет особое значение в сырьевых исследованиях. Без знания этого показателя нельзя точно рассчитать численность рыб, понять, что происходит с популяцией и как рационально использовать биоресурс (Тюрин, 1962).

До недавнего времени запасы сеговодных рыб в Обь-Иртышском бассейне занимали одно из ведущих мест в мире. Однако в результате чрезмерного промысла, загрязнения, ухудшения условий нагула и воспроизводства численность этих видов стала сокращаться (Решетников и др., 2011; Тяптыганов, 2016; Матковский, 2019а). Восстановление биоресурсов требует знаний особенностей функционирования популяций, что невозможно без изучения естественной смертности.

К сожалению, до настоящего времени надежные методы определения естественной смертности отсутствуют. Целый ряд методов (Колесник, 1970; Alverson, Carney, 1975; Pauly, 1980; Hoenig, 1983; Jensen, 1996; Then et al., 2015) для генерации

дают лишь единственную ее оценку. Чаще всего авторы определяют смертность для возраста наступления половой зрелости (Бевертон, Холт, 1958; Рихтер, Ефанов, 1977). Между тем, смертность в онтогенезе довольно существенно меняется, в том числе и в разрезе разных генераций (Pope et al., 2021). Мнения ученых по характеру функций, описывающих эту динамику, также различаются. Одни (Тюрин, 1962, 1972; Гулин, 1971; Зыков, Слепокуров, 1982; Третьяк, 1984; Gunderson, Dygert, 1988) предлагают использовать параболическую зависимость, другие (Peterson, Wroblewski, 1984; Chen, Watanabe, 1989; Lorenzen, 1996) — степенную. Поскольку результаты, полученные разными методами, могут существенно различаться, то неслучайно отдельные авторы (Ильин и др., 2013; Then et al., 2015) в когортных моделях используют некие усредненные величины. В связи с этим, актуальным становится получение значений смертности из зависимостей убыли генераций (Матковский, 2019б). Ранее предлагалось аппроксимировать текущие значения естественной смертности для нескольких возрастов, если эта информация достаточно надежна (Булгакова, Ефимов, 1982).

**Сокращения:** *lim* — пределы изменчивости;  $A \pm m$  — средняя и ее ошибка, *t*-критерий — критерий Стьюдента; *p* — уровень значимости.

Цель работы — анализ зависимости естественной смертности от различных факторов у муксуна (*Coregonus muksun* Pallas) и пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) р. Обь. Для этого необходима апробация ранее рассмотренного подхода к определению естественной смертности (Матковский, 20196), изучение изменения естественной смертности под воздействием заморных явлений и браконьерского вылова, а также анализ видовых и возрастных особенностей естественной смертности и сравнение смертности у разных по численности генераций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения естественной смертности строили зависимости убыли численности генераций муксуна и пеляди. В качестве отдельных реперных точек использовали возрастные группы, по которым существующими методами можно наиболее точно рассчитать численность. Расчеты проводили для возрастов максимальной продуктивности, наибольшего и последнего улова с учетом максимальной продолжительности жизни вида.

В возрасте максимальной продуктивности численность рассчитывали по уравнению Ф.И. Баранова (1918). При этом показатель общей смертности определяли по методу Бевертон и Холта (1958), естественной смертности — через удельную скорость роста массы с использованием метода Алверсона—Карни (Князев, Крохалевский, 1995; Князев, 2014; Матковский, 2014).

$$N_i = \frac{C_i Z_i}{F_i (1 - e^{-Z_i t})},$$

где  $N_i$  — численность генерации на начало года  $i$ , экз.;  $C_i$  — улов из той же генерации в  $i$ -й год, экз.;  $Z_i$  — мгновенный коэффициент общей смертности генерации в  $i$ -й год, 1/год;  $F_i$  — мгновенный коэффициент промысловой смертности генерации в  $i$ -й год, 1/год;  $t$  — временной интервал в долях года.

$$Z = \frac{K(L_\infty - l_{cp})}{l_{cp} - l_{min}},$$

где  $K$ ,  $L_\infty$  — коэффициент роста и предельная длина рыб в уравнении Берталанфи;  $l_{min}$  — длина рыбы наименьшей размерной группы, полностью представленной в уловах;  $l_{cp}$  — средняя длина выловленных рыб, размер которых больше  $l_{min}$ .

Численность в возрасте максимального улова определяли по вероятностной когортной модели (Матковский, 2014, 2019в).

$$N_i = V_i + V_{i+1}(1 - P_{i+2}) + \dots + V_{k-1}(1 - P_k) + C_k + n_{mk+j},$$

где  $V_i$  — виртуальная численность генерации в  $i$ -й год, экз.;  $P_i$  — вероятность гибели от промысла в  $i$ -й год;  $n_{mk+j}$  — гибель рыб от естественных причин после года  $k$  за  $j$  последующих лет жизни генерации, экз.

$$P_i = \frac{C_i}{N_i}; \quad V_i = \sum_{j=i}^k C_j; \quad n_{mk+j} = N_k - C_k - n_{mk}.$$

Принимали допущение, что коэффициент промысловой смертности в год  $k$  равен 0.33, а  $n_{mk} = C_k$ . Данное допущение не оказывало существенного влияния на определяемые значения численности в возрастах максимального улова.

Стартовое значение численности для определения показателя  $P$  в возрасте максимального улова генерации рассчитывали методом восстановления запаса (Матковский, 2001, 2006)

$$N_j = \sum_{i=j}^{j+x-1} V_i,$$

где  $x$  — возраст, с которого происходит устойчивое снижение улова, годы.

Для последней возрастной группы в улове численность рассчитывали, исходя из среднего коэффициента вылова, установленного по другим возрастным классам для расчетного года. В возрасте максимальной продолжительности жизни особей популяции численность генерации приравнивали к единице. Данную точку использовали только для муксуна, как вида с длинным жизненным циклом.

Таким образом, входной информацией для расчета численности рыб служили данные по уловам, росту и размерно-возрастной структуре популяций.

Расчетные значения численности муксуна наилучшим образом аппроксимировались полиномиальным уравнением, а у пеляди — степенным. Уравнения имели вид:

$$y = -dx^3 + cx^2 - bx + a; \quad y = ax^{-b},$$

где  $y$  — численность рыб, тыс. экз.;  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  — коэффициенты;  $x$  — возраст, годы.

Коэффициенты уравнений представлены в табл. 1.

На основе полученных зависимостей динамики численности генераций рассчитывали коэффициенты смертности.

$$Z_i = -\ln\left(\frac{N_{i+1}}{N_i}\right), \quad \varphi_{Zi} = 1 - e^{-Z_i t},$$

где  $\varphi_{Zi}$  — действительный коэффициент общей смертности генерации в  $i$ -й год, доли;

$$\varphi_{Fi} = \frac{C_i}{N_i},$$

**Таблица 1.** Коэффициенты уравнений для расчета численности муксуна (*Coregonus muksun* Pallas) и пеляди (*Coregonus peled* Gmelin)

| Год рождения<br>генерации | Коэффициент |        |        |        | $R^2$ |
|---------------------------|-------------|--------|--------|--------|-------|
|                           | $a$         | $b$    | $c$    | $d$    |       |
| Муксун                    |             |        |        |        |       |
| 1996                      | 3920.7      | 608.38 | 31.725 | 0.5588 | 0.999 |
| 1997                      | 3327.8      | 516.60 | 27.842 | 0.5273 | 0.997 |
| 1998                      | 4012.8      | 686.76 | 40.702 | 0.8351 | 0.993 |
| 1999                      | 4671.6      | 831.81 | 51.131 | 1.0816 | 0.984 |
| 2000                      | 5263.2      | 943.90 | 57.907 | 1.2117 | 0.994 |
| Пелядь                    |             |        |        |        |       |
| 1998                      | 3000000     | 4.634  | —      | —      | 0.986 |
| 1999                      | 516763      | 2.999  | —      | —      | 0.990 |
| 2000                      | 2000000     | 3.897  | —      | —      | 0.984 |
| 2001                      | 6000000     | 4.916  | —      | —      | 0.953 |
| 2002                      | 3000000     | 4.459  | —      | —      | 0.997 |

Примечание. “—” — коэффициент отсутствует.  $R$  — коэффициент детерминации.

где  $\varphi_{Fi}$  — действительный коэффициент промысловой смертности генерации в  $i$ -й год, доли;

$$\varphi_{Mi} = \varphi_{Zi} - \varphi_{Fi}$$

где  $\varphi_{Mi}$  — действительный коэффициент естественной смертности генерации в  $i$ -й год, доли;

$$M_i = \frac{\varphi_{Mi} Z_i}{\varphi_{Zi}}$$

где  $M_i$  — мгновенный коэффициент естественной смертности генерации в год  $i$ .

Объем выборки пеляди за период 1994–2017 гг. был 1750 экз., муксуна за период 1994–2015 гг. — 3618 экз.

Предельный возраст рассчитывали по зависимости между промысловой длиной и возрастом (Зыков, 2005). При этом предельную длину определяли по уравнению Бергаланфи.

Для построения зависимостей между длиной и возрастом рыб наряду с данными натурных измерений использовали сведения из различных литературных источников по предельным размерам рыб в Обском бассейне. В частности, для пеляди — 54 см, 2700 г и 15 лет (Бурмакин, 1953), для муксуна — 67 см, 6000 г и 22 года соответственно (Чаликов, 1931).

Перерасчет действительных коэффициентов естественной смертности, определенных методами П.В. Тюрина (1962) и Л.А. Зыкова, В.А. Слепокурова (1982), в мгновенные значения осуществлялся через соотношение коэффициентов (Матковский, 2014)

$$M = \frac{\varphi_M Z}{\varphi_Z}.$$

Увеличение естественной смертности у пеляди от замора 2007 г. определяли разницей между естественной смертностью в год замора и ее среднемноголетним значением за 2002–2006 и 2008–2011 гг.

Для понимания связи естественной смертности с возрастом достижения половой зрелости анализировали данные по состоянию гонад с апреля по июнь. Принимали, что к повторно созревающим относились рыбы, имеющие стадии зрелости гонад II–III и III (Крохалевский, 1983). По пеляди использовали материал за 2003 г. и 2007–2010 гг., по муксуну — 2000–2010 гг.

Сравнительный анализ естественной смертности, рассчитанной разными методами, проводили на примере 4-годовалых особей пеляди и 9-годовалых особей муксуна. По методу (Jensen, 1996) первый расчет выполнен по уравнению  $M = 1.5K$ , второй — по уравнению:  $M = 1.65/t_m$ , где  $t_m$  — возраст массовой половой зрелости (50%). Соответственно, по методу (Then et al., 2015):  $M = 4.899t_{\max}^{-0.916}$  и  $M = 4.118K^{0.73}L_{\infty}^{-0.33}$ , где  $t_{\max}$  — продолжительность жизни.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Возрастную динамику наблюдаемой численности различных поколений пеляди 1998–2002 г.р. и муксуна 1996–2000 г.р. оценивали на основе уравнений аппроксимации (табл. 1).

У пеляди и муксуна прослеживается общая тенденция снижения относительной убыли рыб от малочисленных к более многочисленным генерациям. U-образный характер динамики кривой

**Таблица 2.** Достоверность различий действительного коэффициента естественной смертности у малочисленных и многочисленных поколений муксуна и пеляди

| Возраст<br>рыб, лет | Малочисленные<br>поколения |                     | Многочисленные<br>поколения |                     | <i>n</i> | <i>t</i> -критерий | <i>p</i> |
|---------------------|----------------------------|---------------------|-----------------------------|---------------------|----------|--------------------|----------|
|                     | min–max                    | <i>A</i> ± <i>m</i> | min–max                     | <i>A</i> ± <i>m</i> |          |                    |          |
| Муксун              |                            |                     |                             |                     |          |                    |          |
| 5                   | 0.34–0.40                  | 0.375 ± 0.008       | 0.30–0.33                   | 0.315 ± 0.005       | 11       | 5.43               | 0.001    |
| 6                   | 0.21–0.25                  | 0.238 ± 0.006       | 0.18–0.20                   | 0.188 ± 0.003       | 11       | 6.07               | 0.001    |
| 7                   | 0.20–0.27                  | 0.244 ± 0.011       | 0.19–0.21                   | 0.198 ± 0.003       | 11       | 3.26               | 0.009    |
| 8                   | 0.19–0.28                  | 0.231 ± 0.017       | 0.19–0.21                   | 0.199 ± 0.002       | 11       | 1.55               | 0.144    |
| 9                   | 0.18–0.30                  | 0.231 ± 0.017       | 0.17–0.19                   | 0.187 ± 0.004       | 11       | 2.07               | 0.065    |
| 10                  | 0.16–0.25                  | 0.189 ± 0.012       | 0.18–0.22                   | 0.193 ± 0.008       | 11       | 0.26               | 0.771    |
| 11                  | 0.25–0.38                  | 0.324 ± 0.016       | 0.15–0.27                   | 0.208 ± 0.020       | 11       | 4.06               | 0.003    |
| 12                  | 0.35–0.70                  | 0.547 ± 0.047       | 0.17–0.32                   | 0.263 ± 0.024       | 11       | 4.60               | 0.001    |
| 13                  | 0.41–0.70                  | 0.539 ± 0.044       | 0.28–0.41                   | 0.343 ± 0.022       | 11       | 3.37               | 0.008    |
| 14                  | 0.45–0.63                  | 0.523 ± 0.027       | 0.36–0.48                   | 0.453 ± 0.033       | 11       | 1.48               | 0.168    |
| 15                  | 0.47–0.71                  | 0.525 ± 0.034       | 0.39–0.61                   | 0.548 ± 0.060       | 10       | 0.31               | 0.772    |
| В целом             |                            | 0.360 ± 0.019       |                             | 0.277 ± 0.017       | 120      | 2.45               | 0.012    |
| Пелядь              |                            |                     |                             |                     |          |                    |          |
| 4                   | 0.19–0.45                  | 0.336 ± 0.042       | 0.28–0.51                   | 0.370 ± 0.045       | 10       | 0.51               | 0.631    |
| 5                   | 0.20–0.62                  | 0.396 ± 0.071       | 0.29–0.38                   | 0.311 ± 0.020       | 10       | 0.94               | 0.394    |
| 6                   | 0.18–0.65                  | 0.382 ± 0.068       | 0.13–0.24                   | 0.194 ± 0.025       | 10       | 2.14               | 0.069    |
| 7                   | 0.16–0.46                  | 0.324 ± 0.047       | 0.11–0.32                   | 0.219 ± 0.040       | 10       | 1.53               | 0.172    |
| 8                   | 0.27–0.45                  | 0.384 ± 0.030       | 0.10–0.36                   | 0.238 ± 0.049       | 10       | 2.71               | 0.027    |
| 9                   | 0.30–0.54                  | 0.424 ± 0.037       | 0.17–0.28                   | 0.220 ± 0.023       | 10       | 4.02               | 0.004    |
| В целом             |                            | 0.374 ± 0.020       |                             | 0.257 ± 0.017       | 60       | 3.97               | 0.001    |

Примечание. *n* – лет.

смертности наиболее отчетлив у пеляди (рис. 1), как более короткоциклового вида, для муксуна этот эффект менее выражен (рис. 2). Однако, если сравнить многочисленное поколение муксуна для многоводного 1994 г. с малочисленным поколением маловодного 2004 г., то эти различия становятся более явными (рис. 3). Естественная смертность у многочисленных (1989, 1991–1994 г.г.) и малочисленных (1997, 1998, 2001–2004 г.г.) поколений достоверно различается в ряде возрастных групп (табл. 2). При этом численность 5-годовалых рыб у многочисленных генераций варьировала в пределах 1912–2549 тыс. экз., у малочисленных – 240–1398 тыс. экз.

У пеляди, в отличие от муксуна, отмечали заметное увеличение смертности в 2007 г., когда в Обской губе от зимнего замора погибло 9.7 тыс. т рыбы (Матковский и др., 2008). Основные места зимовки муксуна расположены в более северной части губы, где заморные процессы менее выражены. Поэтому результаты расчетов подтвердили, что замор 2007 г. сильнее сказался на численности пеляди. У всех анализируемых генераций пеля-

ди, за исключением 1998 г.г., в 2007 г. зарегистрирован всплеск увеличения смертности (табл. 3), нарушающий ее общую динамику. В наибольшей степени он прослеживался у поколений 2000–2001 г.г., которые после нереста или его пропуска зимовали в губе. В год замора смертность в отдельных возрастных группах возросла в 1.5–2.7 раза. В результате была утрачена ихтиомасса в 219 т (8.4%), аналогично снизилась и промысловая численность пеляди (табл. 3). Ранее по методу прямого учета данную потерю оценивали в размере 523 т (Матковский и др., 2008).

У пеляди, как и у муксуна, многочисленные генерации имели более низкую смертность (табл. 2). При этом в качестве таковых использовали поколения 1987–1989 и 1993 г.г. с численностью 4-годовалых особей равной 9355–15450 тыс. экз., а в качестве малочисленных поколений – 2002, 2003, 2006–2009 г.г. с численностью 1768–3732 тыс. экз.

Минимальные значения естественной смертности у пеляди и муксуна приходились на 4–7-годовалых и 9–12-годовалых особей соответственно, когда ~65–90% рыб находилось в состоянии

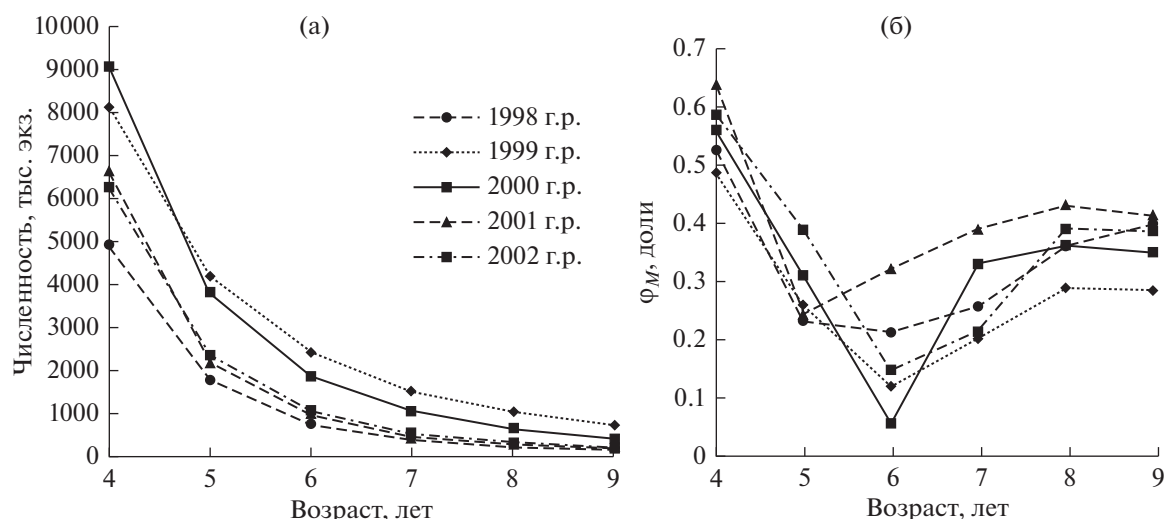


Рис. 1. Расчетные значения численности (а) и естественной смертности (б) отдельных поколений пеляди.

повторного созревания (табл. 4, табл. 5). При этом в период массового достижения половой зрелости (в возрасте четырех лет и восьми-девяти лет) смертность была на сравнительно высоком уровне (рис. 1, рис. 2, рис. 3б), особенно у пеляди.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные по оценке влияния замора на зимовальные скопления муксуна и пеляди в Обской губе свидетельствуют о допустимости использования рассматриваемого подхода для изучения естественной смертности рыб. Результаты подтвердили более существенное влияние замора на зимовальные скопления пеляди. Отмечаемое современное сокращение численности муксуна почти не связано с заморными явлениями в Обской губе. Исходя из зимнего распределения рыбы в губе, губительному воздействию заморов подвержены в основном ерш, корюшка, налим,

ряпушка, пелядь, а также молодь сига-пыжьяна, чира и муксуна, но, как показано далее, влияние на молодь рыб снижения растворенного в воде кислорода минимально.

Полученные данные (табл. 3) подтверждают разную восприимчивость разноразмерных рыб к дефициту растворенного в воде кислорода. Чем крупнее рыба, тем она чувствительнее к воздей-

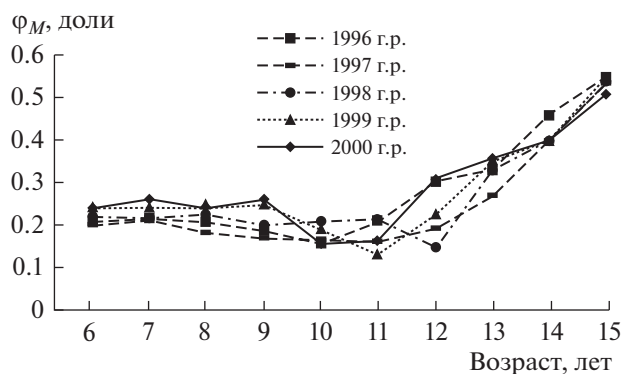


Рис. 2. Расчетные значения естественной смертности отдельных поколений муксуна.

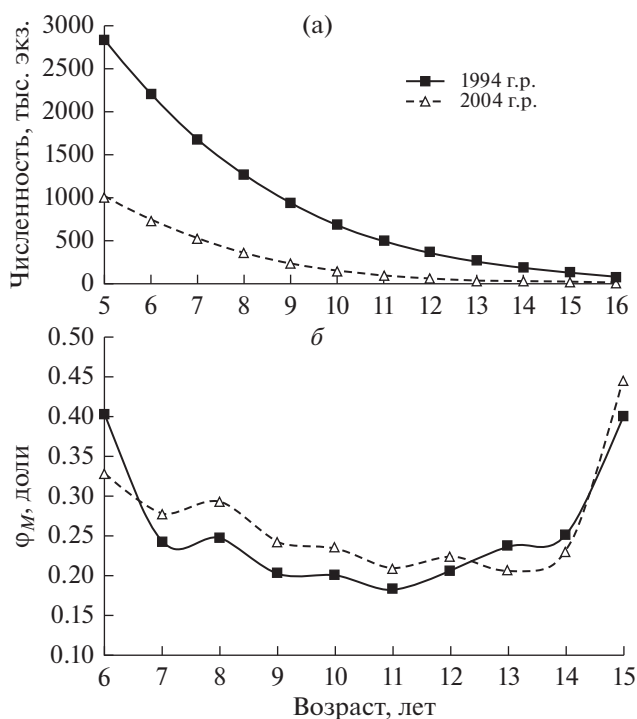


Рис. 3. Динамика численности (а) и естественной смертности (б) многочисленной (1994 г.р.) и мало-численной (2004 г.р.) генераций муксуна.

**Таблица 3.** Определение увеличения годового коэффициента естественной смертности (ГКЕС) и расчет потери ихтиомассы пеляди в результате замора в Обской губе в 2007 г.

| Показатель                    | Возраст, лет |       |        |       |       |       | Итого |
|-------------------------------|--------------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|
|                               | 4            | 5     | 6      | 7     | 8     | 9     |       |
| Смертность без замора*        | 0.56         | 0.25  | 0.12   | 0.25  | 0.37  | 0.35  |       |
| Смертность при заморе         | 0.61         | 0.38  | 0.31   | 0.32  | 0.27  | 0.39  |       |
| Величина увеличения (ГКЕС)    | 0.05         | 0.13  | 0.19   | 0.06  | 0.00  | 0.04  |       |
| Увеличение ГКЕС, %            | 9.71         | 52.75 | 168.11 | 25.24 | 0.00  | 11.97 |       |
| Численность рыб, тыс. экз.    | 2901         | 2293  | 897    | 1017  | 1011  | 114   | 8233  |
| Число погибших рыб, тыс. экз. | 157          | 299   | 173    | 65    | 0     | 5     | 699   |
| Средняя масса особи, кг       | 0.247        | 0.311 | 0.348  | 0.381 | 0.417 | 0.445 |       |
| Ихтиомасса, т                 | 717          | 714   | 312    | 387   | 422   | 51    | 2602  |
| Потеря ихтиомассы, т          | 39           | 93    | 60     | 25    | 0     | 2     | 219   |
| Убыль численности, %          | 5.40         | 13.06 | 19.33  | 6.37  | 0.00  | 4.13  | 8.42  |

\* 2002–2006 гг., 2008–2011 гг.

**Таблица 4.** Процент неполовозрелых, впервые и повторно созревающих особей (в %) обской пеляди

| Характеристика особей | Возраст, лет |      |      |      |      |      |      |       |
|-----------------------|--------------|------|------|------|------|------|------|-------|
|                       | 2            | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9     |
| Неполовозрелые        | 40.0         | 2.5  | 0.9  | 0.6  | 0.5  | 0.0  | 0.0  | 0.0   |
| Впервые созревающие   | 60.0         | 24.1 | 18.0 | 13.3 | 10.7 | 9.7  | 7.7  | 0.0   |
| Повторно созревающие  | 0.0          | 73.4 | 81.0 | 86.2 | 88.8 | 90.3 | 92.3 | 100.0 |
| <i>n</i> , экз.       | 5            | 79   | 211  | 347  | 197  | 62   | 13   | 2     |

Примечание. Здесь и в табл. 5 *n* — количество особей

ствию замора (Семенченко, Смешливая, 2017), в наших расчетах исключением были лишь особи 7–9-годовалого возраста, что, по-видимому, связано с относительно невысокой их численностью в Обской губе, поскольку значительная часть производителей пеляди после нереста остается зимовать в реке (Венглинский и др., 1979). Исходя из динамики естественной смертности, можно предположить, что к концу своего жизненного цикла полупроходная пелядь в значительной мере переходит к жилному образу жизни. Однако этот аспект биологии требует дальнейшего изучения.

В целом гибель пеляди от заморов не превышает 20% численности, в отдельных генерациях (табл. 3), и хотя эта величина существенна, ее нельзя считать критичной для восстановления численности вида. При такой гибели относительно короткоцикловый вид способен сравнительно быстро восстанавливаться. На примере пеляди становится очевидным, что наличие различных экологических форм и пространственное разобщение мест зимовки способствуют не только более эффективному воспроизводству и использованию кормовой базы водоемов (Венглинский, 1966, 1974; Венглинский и др., 1967, 1974), но и выживанию вида в условиях зимних заморов Обского бассейна.

**Таблица 5.** Процент неполовозрелых, впервые и повторно созревающих особей обского муксуна

| Характеристика особей | Возраст, лет |      |      |      |      |      |      |      |      |      |       |       |
|-----------------------|--------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|
|                       | 5            | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   | 11   | 12   | 13   | 14   | 15    | 16    |
| Неполовозрелые        | 0.0          | 20.0 | 0.0  | 0.7  | 0.0  | 0.0  | 0.0  | 0.0  | 0.0  | 0.0  | 0.0   | 0.0   |
| Впервые созревающие   | 100.0        | 60.0 | 84.6 | 47.5 | 32.3 | 27.8 | 19.0 | 8.8  | 4.7  | 3.2  | 0.0   | 0.0   |
| Повторно созревающие  | 0.0          | 20.0 | 15.4 | 51.8 | 67.7 | 72.2 | 81.0 | 91.2 | 95.3 | 96.8 | 100.0 | 100.0 |
| <i>n</i> , экз.       | 1            | 5    | 39   | 139  | 297  | 385  | 374  | 377  | 232  | 126  | 37    | 3     |

**Таблица 6.** Мгновенная естественная смертность отдельных поколений муксуна и пеляди в возрасте массового наступления половой зрелости, рассчитанная разными методами

| Мгновенная естественная смертность |      |      |      |      |         | Литературный источник<br>метода расчета |
|------------------------------------|------|------|------|------|---------|-----------------------------------------|
| Муксун                             |      |      |      |      | Средняя |                                         |
| 1996                               | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 |         |                                         |
| 0.21                               | 0.20 | 0.25 | 0.29 | 0.31 | 0.25    | Данные автора                           |
| 0.35                               | 0.35 | 0.31 | 0.34 | 0.31 | 0.33    | Тюрин, 1972                             |
| 0.31                               | 0.32 | 0.28 | 0.33 | 0.30 | 0.31    | Зыков, Слепокуров, 1982                 |
| 0.30                               | 0.30 | 0.30 | 0.30 | 0.30 | 0.30    | Рихтер, Ефанов, 1977                    |
| 0.52                               | 0.53 | 0.58 | 0.37 | 0.40 | 0.48    | Alverson, Carney, 1975                  |
| 0.26                               | 0.27 | 0.23 | 0.27 | 0.24 | 0.25    | Hoenig, 1983                            |
| 0.32                               | 0.32 | 0.31 | 0.33 | 0.33 | 0.32    | Petersen, Wroblewski, 1984              |
| 0.20                               | 0.20 | 0.26 | 0.14 | 0.17 | 0.19    | Chen, Watanabe, 1989                    |
| 0.21                               | 0.21 | 0.28 | 0.15 | 0.18 | 0.20    | Jensen, 1996                            |
| 0.18                               | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.18    | То же                                   |
| 0.39                               | 0.38 | 0.37 | 0.39 | 0.39 | 0.38    | Lorenzen, 1996                          |
| 0.25                               | 0.25 | 0.22 | 0.25 | 0.23 | 0.24    | Hewitt, Hoenig, 2005                    |
| 0.21                               | 0.20 | 0.27 | 0.13 | 0.18 | 0.20    | Gislason et al., 2010                   |
| 0.23                               | 0.22 | 0.30 | 0.15 | 0.20 | 0.22    | Charnov et al., 2013                    |
| 0.37                               | 0.37 | 0.33 | 0.37 | 0.34 | 0.36    | Then et al., 2015                       |
| 0.26                               | 0.26 | 0.31 | 0.20 | 0.23 | 0.25    | То же                                   |
| Пелядь                             |      |      |      |      | Средняя |                                         |
| 1998                               | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 |         |                                         |
| 0.83                               | 0.66 | 0.83 | 1.05 | 0.91 | 0.86    | Данные автора                           |
| 0.72                               | 0.63 | 0.63 | 0.79 | 0.71 | 0.70    | Тюрин, 1972                             |
| 0.64                               | 0.52 | 0.55 | 0.72 | 0.63 | 0.61    | Зыков, Слепокуров, 1982                 |
| 0.50                               | 0.50 | 0.50 | 0.50 | 0.50 | 0.50    | Рихтер, Ефанов, 1977                    |
| 0.81                               | 0.56 | 0.91 | 1.40 | 0.86 | 0.91    | Alverson, Carney, 1975                  |
| 0.38                               | 0.36 | 0.35 | 0.42 | 0.38 | 0.38    | Hoenig, 1983                            |
| 0.46                               | 0.46 | 0.41 | 0.44 | 0.45 | 0.44    | Petersen, Wroblewski, 1984              |
| 0.34                               | 0.25 | 0.42 | 0.52 | 0.36 | 0.38    | Chen, Watanabe, 1989                    |
| 0.24                               | 0.18 | 0.30 | 0.37 | 0.25 | 0.27    | Jensen, 1996                            |
| 0.41                               | 0.41 | 0.41 | 0.41 | 0.41 | 0.41    | То же                                   |
| 0.58                               | 0.58 | 0.51 | 0.54 | 0.56 | 0.55    | Lorenzen, 1996                          |
| 0.36                               | 0.34 | 0.34 | 0.40 | 0.37 | 0.36    | Hewitt, Hoenig, 2005                    |
| 0.28                               | 0.27 | 0.28 | 0.44 | 0.27 | 0.31    | Gislason et al., 2010                   |
| 0.29                               | 0.28 | 0.29 | 0.45 | 0.29 | 0.32    | Charnov et al., 2013                    |
| 0.52                               | 0.50 | 0.48 | 0.56 | 0.56 | 0.52    | Then et al., 2015                       |
| 0.32                               | 0.25 | 0.37 | 0.43 | 0.43 | 0.34    | То же                                   |

В целом построенные зависимости выявили три характерные черты изменения естественной смертности. Во-первых, в онтогенезе естественная смертность имеет U-образный характер, что отмечали и ранее (Тюрин, 1972; Борисов, 1976; Зыков, Слепокуров, 1982; Третьяк, 1984). Во-вторых, далеко не всегда смертность минимальна в возрасте массового наступления половой зрелости. В-третьих, для каждой генерации присущи свои особенности динамики смертности. Можно предположить, что выявленная специфика изменения смертности у разных генераций зависит и от условий их формирования, и от силы воздействующих природных и антропогенных факторов.

Возраст максимальной продуктивности у пеляди приходится на четырехгодовалых рыб и совпадает с массовой половой зрелостью (Дрягин, 1948; Москаленко, 1958; Венглинский и др., 1967; Шишмарев, 1979; Крохалевский, 1983). Исходя из теоретических положений П.В. Тюрин (1972), в возрасте наступления массовой половой зрелости естественная смертность должна быть минимальной (Соколовский, 1973; Зыков, Слепокуров, 1982; Третьяк, 1984). Однако в приведенных нами примерах эти значения приходятся на шестой год жизни, т.е. на верхнюю границу достижения половой зрелости (Бурмакин, 1953; Крохалевский, 1983), когда >80% особей были половозрелыми (табл. 4). Ранее данную особенность никогда не отмечали. Аналогичная ситуация по минимальным значениям смертности выявлена и у муксуна. Возраст особей с максимальной продуктивностью у этого вида в основном варьирует в пределах 5–6 лет, а достижение половой зрелости – от 6 до 12 лет (Москаленко, 1958). Возраст массового наступления половой зрелости приходится на девятый год жизни. В приведенных нами примерах, хотя на протяжении всего периода наступления половой зрелости естественная смертность действительно низкая, минимальные ее значения, как правило, наблюдаются у 9–12-годовалых рыб, когда доля впервые созревающих рыб снижается с 48 до 8%, а повторно созревающих превышает 65% (табл. 5).

Таким образом, в рассматриваемых примерах минимальные значения естественной смертности не совпадают ни с возрастом максимальной продуктивности (кульминации ихтиомассы), ни с достижением массовой половой зрелости и, наиболее вероятно, связаны с завершением активного участия генераций в нересте. По факту, это наиболее сильные особи, которые смогли выжить после нерестовых миграций и еще готовы к дальнейшему воспроизводству.

В период миграций смертность возрастает от браконьерства, от воздействия хищников (Матковский и др., 1990; Матковский, 1995), а также в результате нерестового истощения организма ры-

бы (Решетников и др., 1970; Шатуновский, 1980). Поэтому у муксуна из-за растянутого созревания и периодичности нереста выделяются отдельные пики смертности. Интервал между этими пиками составляет, как правило, 2–3 года, что соответствует периоду пропуска нереста (Москаленко, 1958; Вотинов, 1963; Селюков, 2002; Исаков, Селюков, 2003). В 90-х годах прошлого столетия и в начале 2000-х возраст муксуна в нерестовом стаде варьировал в пределах 7+ ...13+ (Еньшина, 1996). В возрасте до 9+ это были в основном впервые созревающие особи (табл. 5), т.е. за жизнь муксун успевал 2–3 раза принять участие в нересте.

Кривые естественной смертности муксуна и пеляди существенно различаются, что связано с разной продолжительностью жизни видов. Следует отметить, что характер изменения естественной смертности пеляди имеет сходство с зависимостями от воздействия хищников (Pore et al., 2021). Действительно, пелядь как более мелкий вид сильнее подвержен такому влиянию. Для муксуна основной причиной смертности, по-видимому, служит браконьерский вылов.

Таким образом, приведенные значения смертности отражают не только естественную, но и антропогенную составляющую. Однако вычлнить степень воздействия браконьерства из общей смертности сложно, поскольку, как показано, влияние природных факторов по годам также меняется.

Полученные оценки по смертности муксуна в период миграций вполне сопоставимы с ранее проведенными исследованиями. Так, по нашим данным, в этот период действительный коэффициент естественной смертности возрастает от 0.01 до 0.06. По результатам мечения суточный мгновенный коэффициент естественной смертности определен в размере 0.0011 (Полымский, 1986), а учитывая, что миграция муксуна длится ~80 сут, суммарный мгновенный коэффициент равен ~0.088. Выявленная специфика изменения смертности у различных генераций может быть связана с особенностями формирования поколений, находящихся в зависимости от условий преднерестового нагула и процессов жиронакопления (Белянина, Макарова, 1965; Решетников, 1966, 1967; Решетников и др., 1971). Полученные данные подтверждают, что выживаемость потомства зависит от условий нагула производителей (Владимиров и др., 1965; Шатуновский, 1980).

Многочисленные генерации сигов появляются в благоприятные годы водности (Замятин, 1977; Богданов, Агафонов, 2001; Matkovskiy, 2014). Положительное влияние обеспеченности пищей на формирование нерестовых стад и выживаемость рыб, особенно на ранних этапах онтогенеза, отмечали многие исследователи (Дехник и др., 1985; Желтенкова и др., 1985). Именно поэтому

динамика водности во многих бассейнах определяет периодичность появления урожайных поколений (Никольский, 1965).

Разная скорость убыли многочисленных и малочисленных поколений объясняет часто наблюдаемую ситуацию, когда многочисленная генерация на протяжении ряда лет составляет основу промысла. При этом, когда повторно возникают благоприятные условия нагула, подобным генерациям отводится ключевая роль в формировании новых многочисленных поколений. В условиях нестабильного гидрологического режима р. Обь наличие поколений с более высокой численностью и выживаемостью важно для сохранения сложившегося ритма функционирования популяций.

К сожалению, исходя из того, что выживаемость у муксуна снижается в 2000-х годах (табл. 2) и в благоприятные для нагула и воспроизводства годы (2001, 2002 гг.) (Матковский, Красноперова, 2022), можно предположить, что качество производителей зависит не только от водности и температурного режима, но и от других факторов. В частности, таким отрицательным фактором может служить многолетний интенсивный селективный плавной промысел, изымающий наиболее быстро растущих особей, а также тех рыб, которые могли второй раз принять участие в нересте. Эволюция рыб, индуцированная промыслом (Мина, 2015), явно идет не на пользу популяции муксуна.

Хотя выполненное тестирование по году мощного замора в Обской губе позволило отследить происходящие изменения в численности рыб, остался вопрос: насколько верно были определены сами значения смертности? Частично на него можно ответить, сопоставив наши результаты с другими методами расчета.

Поскольку в наибольшей степени проработан вопрос определения смертности в средних размерных группах, соответствующих, как правило, возрасту наступления половой зрелости (Дрягин, 1934), такой анализ выполним для этого периода жизни рыбы. В качестве теста воспользуемся уже рассмотренными примерами по муксуну и пеляди (табл. 6). Видно, что расхождения в оценках, полученных разными методами, довольно существенные. Кратность различий достигает 2.6–3.4 раза, причем методы, дающие близкие результаты для обоих видов рыб, также различаются. По муксуну наименьшее отклонение с нашими результатами по степени сходства отмечено с методами Hoenig (1983), Hewitt, Hoenig (2005), Then et al. (2015), Jensen (1996), Зыкова, Слепокурова (1982), Рихтера, Ефанова (1977) и Chen, Watanabe (1989), по пеляди – с методами Alverson, Carney (1975), Тюрина (1972) и Зыкова, Слепокурова (1982).

Расхождения в оценках разных методов связаны с различиями применяемых уравнений и биологии видов. Например, для муксуна как относительно длинноциклового вида, имеющего сравнительно продолжительный период наступления половой зрелости, эти отклонения оказались ниже, чем для пеляди. По всем использованным методам получена более высокая смертность у пеляди. Ранее по муксуну Л.А. Зыковым (1996) дана близкая к нашим результатам оценка действительного коэффициента естественной смертности, равная 0.192.

В отличие от муксуна пелядь в большей степени испытывает воздействие хищников и заморных вод. Гибель рыбы в Обской губе от заморов происходит почти ежегодно, но в разных масштабах. В целом, полученные результаты по определению естественной смертности муксуна и пеляди р. Обь оказались сопоставимы с другими методами ее изучения.

Поскольку установлен U-образный характер изменения естественной смертности рыб, возникает вопрос о целесообразности использования иных видов зависимостей и применения неких постоянных значений этого показателя (Борисов, 1985; Pope et al., 2021). Применение постоянных и неверных коэффициентов может приводить к существенному искажению реальной численности рыб и рекомендуемых объемов вылова (Булгакова, Ефимов, 1982; Бабаян и др., 1984; Lee et al., 2011; Thorson et al., 2015; Hamel, 2015; Jacobsen et al., 2019; Punt et al., 2021). Определение естественной смертности через показатели роста, по-видимому, удобно только с позиции формализации расчетного процесса в различных моделях динамики численности (Ильин и др., 2012; Pope et al., 2021).

Относительно показателей роста, которые часто используются для определения смертности рыб, следует заметить, что большинство из них далеко не всегда изменяются пропорционально численности рыб (Kenchington, 2014). На примере пеляди видно, что при наличии мощного природного фактора смертность может существенно возрастать. При этом дефицит кислорода может угнетать рост. Из всей совокупности рассмотренных методов исключение, по-видимому, составляет лишь определяемая смертность для возраста максимальной продуктивности, когда убыль биомассы уравновешивается ростом массы особей. Поэтому, выражая биомассу как произведение численности на среднюю массу особей, получаем, что скорость убыли становится равной скорости роста массы.

**Выводы.** Построение зависимостей динамики численности отдельных генераций рыб можно использовать для определения естественной смертности. Для построения таких зависимостей достаточно минимального набора биолого-про-

мысловой информации. Не претендуя на абсолютную точность получаемых оценок смертности, рассмотренный способ позволяет проанализировать происходящие в популяциях рыб изменения под влиянием различных природных и антропогенных факторов, что важно для понимания особенностей их функционирования. Полученные результаты подтверждают, что естественная смертность в онтогенезе имеет U-образную динамику, и это необходимо учитывать при моделировании численности популяций. Выявлены четыре важные особенности функционирования обских популяций сиговых рыб: 1) многочисленные генерации, появляющиеся после благоприятных лет нагула и воспроизводства, характеризуются более высокой выживаемостью; 2) в период нерестовых миграций естественная смертность может существенно возрастать; в этом случае возможно присутствие и браконьерской составляющей; 3) минимальные значения смертности приходится на возраст, когда половой зрелости достигает >65% особей; 4) динамика смертности каждой генерации имеет свои особенности, исходя из условий их формирования и воздействующих факторов. Наличие поколений с разной степенью выживаемости особей имеет важное адаптивное значение в саморегуляции численности популяций. Не менее важной адаптацией служит и наличие у сиговых различных экологических форм и пространственное разобщение мест зимовки рыбы. В условиях Обь-Иртышского бассейна это снижает гибель рыбы от зимних заморозов и способствует более быстрому восстановлению популяций.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Госзадания Тюменского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии ("Госрыбцентр"), номер темы 076-00007-22-01 (часть II, раздел 4).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаян В.К., Булгакова Т.Н., Бородин Р.Г., Ефимов Ю.Н. 1984. Методические рекомендации. Применение математических методов и моделей для оценки запасов рыб. М.: ВНИРО.
- Баранов Ф.И. 1918. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Известия отделения рыбоводства и научно-промысловых исследований. Т. 1. Вып. 1. С. 84.
- Бевертон Р.Дж.Х., Холт С.Дж. 1958. Обзор методов определения смертности облавливаемых популяций рыбы. Источники возникновения ошибок при взятии проб из уловов. М.: Мосгорсовнархоз. (Beverton R.J.H., and Holt S.J. 1956. A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special references to sources of bias in catch sampling // Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 140. P. 67).
- Белянина Т.Н., Макарова Н.П. 1965. Некоторые закономерности распределения жира в организме рыб в связи с созреванием // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 42.
- Богданов В.Д., Агафонов Л.И. 2001. Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология. № 1. С. 50.
- Борисов В.М. 1976. Результаты применения метода П.В. Тюрина для определения естественной смертности аркто-норвежской трески *Gadus morhua morhua* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 5. С. 889.
- Борисов В.М. 1985. Естественная смертность как фактор динамики численности промысловых популяций рыб // Теория формирования численности и рациональное использование стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 158.
- Булгакова Т.И., Ефимов Ю.Н. 1982. Метод определения величины возможного улова с учетом зависимости естественной смертности рыб от возраста // Вопр. рыболовства. Т. 22. Вып. 2. С. 200.
- Бурмакин Е.В. 1953. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди // Тр. Барабинского отделения ВНИОРХ. Новосибирск. Т. 6. Вып. 1. С. 25.
- Венглинский Д.Л. 1966. Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов. Биология промысловых рыб Нижней Оби // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. СО АН СССР. Свердловск: УФ СО АН СССР. Вып. 49. С. 17.
- Венглинский Д.Л. 1974. Приспособления сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточ. науч. центр АН СССР. С. 159.
- Венглинский Д.Л., Добринская Л.А., Амтиславский А.З. 1967. Особенности биологии некоторых промысловых рыб Обского Севера // Проблемы Севера. М.: Наука. Вып. 11. С. 194.
- Венглинский Д.Л., Шишмарев В.М., Мельниченко С.М., Паракетов И.А. 1979. Экологические аспекты естественного воспроизводства и охраны сиговых рыб // Морфологические особенности рыб Бассейна реки Северной Сосьвы. Свердловск: Уральск. науч. центр АН СССР. С. 3.
- Владимиров В.И., Семенов К.И., Жукин В.Н. 1965. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых видов рыб // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 19.
- Вотинов Н.П. 1963. Муксун как объект искусственного разведения и акклиматизации // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне // Тр. Обь-Тазовского отд. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Нов. серия. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во. Т. 3. С. 115.
- Гулин В.В. 1971. Теоретическое обоснование и практическая разработка методов оценки общей промысловой и естественной смертности рыб во внутренних водоемах // Изв. ГосНИОРХ. Т. 73. С. 33.
- Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г. 1985. Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений // Теория формирования

- численности и рациональное использование стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 56.
- Дрягин П.А. 1934. Размеры рыб при наступлении половозрелости // Рыб. хоз-во. № 4. С. 27.
- Дрягин П.А. 1948. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. НИИ оз. и реч. хоз-ва. Л.: НИИ оз. и реч. хоз-ва. Т. 25. Вып. 2. С. 3.
- Еньшина С.А. 1996. К вопросу о влиянии промысла ценных полупроходных видов рыб в Томской области на их запасы / Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири // Тез. докл. Всерос. конф. (17–18 сентября 1996 г., Тюмень). Тюмень: СибрыбНИИпроект. С. 40.
- Желтенкова М.В., Коган А.В., Попова О.А., Шатуновский М.И. 1985. Трофологические аспекты динамики популяций рыб // Теория формирования численности и рациональное использование стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 83.
- Замятин В.А. 1977. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы р. Оби // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отд. СибрыбНИИпроект. Нов. серия. Свердловск: Средне-Уральское книж. изд-во. Т. 4. С. 76.
- Зыков Л.А. 2005. Биологические и рыбохозяйственные аспекты теории естественной смертности рыб. Астрахань: Изд. дом “Астраханский университет”.
- Зыков Л.А., Слепокуров В.А. 1982. Уравнение для оценки естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь) // Рыб. хоз-во. № 3. С. 36.
- Зыков Л.А. 1996. Рост и естественная смертность основных промысловых рыб Обь-Иртышского бассейна. Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири // Тез. докл. Всерос. конф. (17–18 сентября 1996 г., Тюмень). Тюмень: СибрыбНИИпроект. С. 56.
- Ильин О.И., Трофимов И.К., Золотов А.О. и др. 2013. Оценка естественной смертности тресковых рыб (Gadidae) прикамчатских вод // Матер. отчетной сессии ФГУП “КамчатНИРО” по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 283.
- Исаков П.В., Селюков А.Г. 2003. Половое созревание и половые циклы обского муксуна *Coregonus muksun* (Coregonidae, Salmoniformes) // Тр. Междунар. форума по проблемам науки, техники и образования. М. Т. 2. С. 149.
- Князев И.В., Крохалевский В.Р. 1995. Ретроспективный анализ изменения темпа роста промысловых рыб Обь-Иртышского бассейна // Гидробионты Обского бассейна в условиях антропогенного воздействия: Сб. науч. тр. ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. СПб: ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. Вып. 327. С. 79.
- Князев И.В. 2014. Биомасса серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) в эвтрофном озере Западной Сибири // Сибирский вестн. сельхоз. науки. № 1(236). С. 76.
- Колесник Ю.А. 1970. Метод определения мгновенного коэффициента естественной смертности минтая залива Петра Великого // Вопр. ихтиологии. Вып. 6(65). С. 1116.
- Крохалевский В.Р. 1983. Половое созревание и периодичность нереста обской пеляди // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 93.
- Кудерский Л.А. 1986. Типы популяций промысловых рыб // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука. С. 231.
- Матковский А.К. 1995. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб Средней Оби в осенний период // Сб. науч. тр. ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. СПб: ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. Вып. 327. С. 92.
- Матковский А.К. 2001. Алгоритмы метода “восстановленного запаса рыб” для изучения изменения промыслового запаса и прогнозирования общедопустимых уловов (ОДУ) на примере обского чира (*Coregonus nasus*). Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб // Матер. шестого Всерос. научно-производственного совещания. Тюмень: СибрыбНИИпроект. С. 95.
- Матковский А.К. 2006. Апробация метода восстановления запаса рыб по тесту ИКЕС и совершенствование метода для определения численности пополнения // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 2(26). С. 332.
- Матковский А.К. 2014. Определение смертности и численности рыб с использованием стандартизованного улова, данных по селективности и интенсивности промысла // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 1. № 4(4). С. 35.
- Матковский А.К. 2019а. Причины сокращения запасов полупроходных сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 6. № 1(21). С. 27.
- Матковский А.К. 2019б. Построение зависимостей для расчета коэффициентов естественной смертности рыб // Современное состояние водных биоресурсов. Матер. V Междунар. конф. (27–29 ноября 2019 г., г. Новосибирск). Новосибирск: Новосибирский гос. аграрный университет. С. 97.
- Матковский А.К. 2019в. Ограничения и возможности использования вероятностной когортной модели для определения численности рыб // Вопр. рыболовства. Т. 20. № 2. С. 253.
- Матковский А.К., Убаськин А.В., Кочетков П.А. 1990. Влияние хищных рыб реки Оби на численность нерестовых стад сиговых рыб // Тез. докл. четвертого Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (ноябрь 1990 г., г. Вологда). Л.: ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. С. 53.
- Матковский А.К., Степанов С.И., Вылежинский А.В. 2008. Зимний замор рыбы в Обской губе // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 12. С. 36.
- Матковский А.К., Красноперева Т.А. 2022. Рост муксуна *Coregonus muksun* в различных условиях водности р. Обь // Биология внутр. вод. № 3. С. 278. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030147>
- Мина М.В. 2015. Эволюционные аспекты рыбохозяйственных исследований // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 106.
- Москаленко Б.К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отд. ВНИОРХ. Нов. серия. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во. Т. 1.
- Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука.

- Полымский В.Н. 1986. Естественная и промысловая смертность полупроходных сиговых рыб Обского бассейна в период анадромной миграции // Сб. науч. тр. ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. Вып. 243. С. 30.
- Решетников Ю.С. 1966. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука. С. 93.
- Решетников Ю.С. 1967. Периодичность размножения у сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 6(47). С. 1019.
- Решетников Ю.С., Паранюшкина Л.П., Кияшко В.И. 1970. Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови и жирности сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 6(65). С. 1065.
- Решетников Ю.С., Белянина Т.Н., Паранюшкина Л.П. 1971. Характер жиронакопления и созревание сигов // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 60.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А. 2011. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях среды обитания (на примере оз. Имандра) // Рыб. хоз-во. № 6. С. 48.
- Рихтер В.А., Ефанов В.Н. 1977. Об одном из подходов к оценке естественной смертности рыбных популяций // Тр. АтлантНИРО. Вып. 73. С. 75.
- Селюков А.Г. 2002. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. 2. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 225.
- Семенченко С.М., Смешливая Н.В. 2017. О причинах летних локальных заморов в старицах Иртыша // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 4. № 2(14). С. 14.
- Соколовский А.С. 1973. К методике определения естественной смертности у рыб // Тр. ТИНРО. Вып. 4. С. 142.
- Третьяк В.Л. 1984. Метод оценки коэффициентов естественной смертности рыб в разном возрасте (на примере арктонорежской трески). Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое использование // Сб. науч. тр. ПИНРО Мурманск: ПИНРО. С. 85.
- Тюрин П.В. 1962. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 3. С. 403.
- Тюрин П.В. 1972. "Нормальные" кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства // Тр. ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. Т. 71. С. 71.
- Тяптурганов М.М. 2016. Изменение рыбного населения пресноводных водоемов Якутии в условиях антропогенного загрязнения. М.: Изд-во ООО "Полиграф-плюс".
- Чаликов Б.Г. 1931. Из биологии муксуна бассейна р. Оби в связи с вопросом его охраны. Томск: Биол. факультет Томск. гос. ун-та. Т. 3. С. 316.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука.
- Шишмарев В.М. 1979. Морфологическая характеристика некоторых видов рыб бассейна реки Северной Сосьвы // Морфологические особенности рыб Бассейна реки Северной Сосьвы. Свердловск: Уральск. науч. центр АН СССР. С. 38.
- Alverson D., Carney M. 1975. A Graphic Review of the Growth and Decay of Population Cohorts // Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. V. 36(2). P. 133.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/36.2.133>
- Chen S., Watanabe S. 1989. Age Dependence of Natural Mortality Coefficient in Fish Population Dynamics // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55. P. 205.
- Charnov E.L., Gislason H., Pope J.G. 2013. Evolutionary assembly rules for fish life histories // Fish and Fishery. V. 14. P. 213.  
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2012.00467.x>
- Gislason H., Daan N., Rice J.C., Pope J.G. 2010. Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish // Fish and Fisheries. V. 11. № 2. P. 149.  
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2009.00350.x>
- Gunderson D.R., Dygert P.H. 1988. Reproductive Effort as a Predictor of Natural Mortality Rate // Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. V. 44. P. 200.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/44.2.200>
- Hamel O.S. 2015. A method for calculating a meta-analytical prior for the natural mortality rate using multiple life history correlates // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 62.
- Hewitt D., Hoenig J. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity // Fish. Bull. V. 103. P. 433.
- Hoenig J. 1983. Empirical Use of Longevity Data to Estimate Mortality Rates // Fish. Bull. V. 81. P. 893.
- Jacobsen N.S., Thorson J.T., Essington T.E. 2019. Detecting mortality variation to enhance forage fish population assessments // ICES J. Mar. Sci. V. 76. № 1. P. 124.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy160>
- Jensen A. 1996. Beverton and Holt Life History Invariants Result from Optimal Trade-Off of Reproduction and Survival // Can. J. Fish and Aquat. Sci. V. 53. P. 820.  
<https://doi.org/10.1139/f95-233>
- Kenchington T.J. 2014. Natural mortality estimators for information-limited fisheries // Fish and Fisheries. V. 41. № 1. P. 31.  
<https://doi.org/10.1111/faf.12027>
- Lee H.H., Maunder M.N., Piner K.R., Methot R.D. 2011. Estimating natural mortality within a fisheries stock assessment model: an evaluation using simulation analysis based on twelve stock assessments // Fisheries Res. V. 109. P. 89.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.01.021>
- Lorenzen K. 1996. The Relationship between Body Weight and Natural Mortality in Juvenile and Adult Fish: A Comparison of Natural Ecosystems and Aquaculture // J. Fish Biol. V. 49. P. 627.
- Matkovskiy A.K. 2014. The influence of the hydrological regime on populations of whitefish in the Ob basin // 12th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid fishes (25–30 August, 2014, Irkutsk, Listvyanka, Russia). P. 50.
- Pauly D. 1980. On the Interrelationships between Natural Mortality, Growth Parameters, and Mean Environmental Temperature in 175 Fish Stocks // Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. V. 39(2). P. 175.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.175>
- Peterson I., Wroblewski J. 1984. Mortality Rate of Fishes in the Pelagic Ecosystem // Can. J. Fish and Aquat. Sci.

- V. 41. P. 1117.  
<https://doi.org/10.1139/f84-131>
- Pope J.G., Gislason H., Rice J.C., Daan N. 2021. Scrabbling around for understanding of natural mortality // Fisheries Res. V. 240.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.105952>
- Punt A.E., Castillo-Jordán C., Hamel O.S. et al. 2021. Consequences of error in natural mortality and its estimation in stock assessment models // Fisheries Res. V. 233.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105759>
- Then A.Y., Hoenig J.M., Hall N.G., Hewitt D.A. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 82.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu136>
- Thorson J.T., Monnahan C.C., Cope J.M. 2015. The potential impact of time-variation in vital rates on fisheries management targets for marine fishes // Fisheries Res. V. 169. P. 8.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.007>

## Study of the Features of Natural Mortality in Muksun and Peladi of the Ob River by Constructing Dependences of the Number of Their Generations

A. K. Matkovskiy\*

Tyumen Branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("Gosrybtsentr"), Tyumen, Russia

\*e-mail: Matkovskiy@gosrc.ru

It is shown that it is possible to determine the natural mortality of fish, using the example of muksun (*Coregonus muksun*) and peled (*Coregonus peled*) of the Ob River, by constructing dependences of the decrease in the number of generations. It is established that the dynamics of mortality has a U-shaped form. The minimum mortality rates are at the age when sexual maturity reaches more than 70% of individuals. The influence of various natural and anthropogenic factors on natural mortality is shown. It is noted that periodically occurring deficiency of dissolved oxygen has a significant impact on the wintering fish in the southern part of the Gulf of Ob. There was an increase in mortality during fish migrations and this fact can serve as one of the criteria for the periodicity of whitefish spawning. It is established that numerous generations of favorable years of feeding and reproduction are characterized by a higher survival rate of individuals. The presence of generations with different degrees of survival is an important adaptive property of populations.

**Keywords:** number, natural mortality, generation, survival, population

---

КРАТКИЕ  
СООБЩЕНИЯ

---

УДК 581.132:581.526.3

## ПИГМЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МАКРОФИТОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Л. Е. Сигарева<sup>а</sup>, \*, Н. А. Тимофеева<sup>а</sup>

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

\*e-mail: sigareva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 09.08.2022 г.

После доработки 31.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Получены первые данные о пигментных характеристиках высших водных растений в Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга, РФ). Среднее содержание хлорофилла *a* в листьях составляет  $7.5 \pm 0.6$ , стеблях —  $4.0 \pm 1.4$  мг/г органического вещества или  $6.1 \pm 0.5$  и  $3.3 \pm 1.2$  мг/г сухой массы растительного материала соответственно. Среднее отношение углерод/хлорофилл *a* в листьях —  $76 \pm 6.2$ , стеблях —  $408 \pm 150$ . Гелофиты, преобладающие в водохранилище по биомассе и площади зарастания, выделяются рекордной концентрацией органического вещества ( $90.2 \pm 0.8\%$ ). Концентрация хлорофилла *a* и относительное содержание каротиноидов зависят от условий среды и видовой принадлежности растений.

**Ключевые слова:** хлорофилл *a*, органическое вещество, макрофиты, Рыбинское водохранилище

**DOI:** 10.31857/S0320965223030233, **EDN:** PPVRLV

Изучение растительных пигментов, прежде всего хлорофилла, — одно из направлений продукционных работ (Behrenfeld et al., 2005; Иванов и др., 2020; Сигарева и др., 2022). В современных гидробиологических исследованиях выявляют закономерности пространственно-временного распределения концентрации Хл как показателя биомассы, интенсивности фотосинтеза и первичной продукции ОВ фитопланктона, фитоперифитона, микрофитобентоса, макрофитов (Yasobi, Zohary, 2010; Структура..., 2018). Интерес к пигментам обусловлен также первостепенной ролью фотосинтетического аппарата водных и наземных растений в адаптации к условиям внешней среды (Попова и др., 1989; Ронжина и др., 2004; Шерстнева, 2004; Иванов и др., 2020; Maksimović et al., 2020).

Особый интерес представляют макрофиты водохранилищ — водоемов с существенной изменчивостью уровня и динамичным зарастанием акватории (Поддубный и др., 2017, 2022; Структура..., 2018). Макрофиты влияют на самоочищение, эвтрофирование и воспроизводство рыбных запасов. При этом значимость отдельных экологических групп высшей водной растительности (гидрофитов, гелофитов, гигрогелофитов и др.) в

формировании продуктивности водохранилищ и качества воды неодинакова. Литературные данные по функционированию фотосинтетического аппарата макрофитов в разных условиях обитания неоднозначны (Bianchi, Findlay, 1990; Новиковская, Дымова, 2012; Дымова, Далькэ, 2016). Чтобы оценить роль фотосинтетического аппарата водных и наземных растений в адаптации к условиям внешней среды, исследовали количественные характеристики пигментного комплекса разнотипных макрофитов в крупном неглубоком Рыбинском водохранилище, в котором доминируют гелофиты и гигрогелофиты.

Рыбинское водохранилище (создавали в 1941–1947 гг.) — третья ступень Волжского каскада, источник пресной воды РФ, транспортная артерия и зона рекреации. Площадь 4550 км<sup>2</sup>, средняя глубина 5.6 м. За годы наблюдений прослеживалось периодическое повышение продуктивности растительных сообществ и эвтрофирование на фоне потепления климата (Структура..., 2018). Зарастание мелководий в водохранилище было связано с их морфометрией, уровнем воды и водностью года (Поддубный и др., 2017, 2022). В разные годы макрофиты занимали от 2 до 3.2% всей площади. Многолетние флуктуации зарастания приводят к медленному сокращению акватории. Большая часть биомассы высшей водной растительности в Рыбинском водохранилище создается за счет ге-

**Сокращения:** Хл — хлорофилл *a*, ОВ — органическое вещество, С — углерод.

**Таблица 1.** Содержание органического вещества и пигментные характеристики листьев гидрофитов, гелофитов и гиригеллофитов в Рыбинском водохранилище

| Вид                                  | ОВ, %      | Хл               |            | С/Хл     | $E_{480}/E_{665}$ |
|--------------------------------------|------------|------------------|------------|----------|-------------------|
|                                      |            | мг/г сухой массы | мг/г ОВ    |          |                   |
| Гидрофиты                            |            |                  |            |          |                   |
| <i>Potamogeton perfoliatus</i> L.    | 69.3 ± 5.1 | 5.4 ± 1.4        | 7.4 ± 1.4  | 81 ± 12  | 0.99 ± 0.06       |
| <i>Ceratophyllum demersum</i> L.     | 86.1 ± 4.3 | 5.0 ± 0.3        | 5.8 ± 0.3  | 86 ± 4   | 0.70 ± 0.00       |
| Среднее                              | 71.4 ± 4.9 | 5.4 ± 1.2        | 7.2 ± 1.2  | 81 ± 11  | 0.96 ± 0.06       |
| Гелофиты                             |            |                  |            |          |                   |
| <i>Sagittaria sagittifolia</i> L.    | 89.7 ± 0.5 | 6.6 ± 0.5        | 7.4 ± 0.6  | 70 ± 5   | 0.86 ± 0.03       |
| <i>Sparganium erectum</i> L.         | 91.4 ± 2.6 | 4.7 ± 1.2        | 5.1 ± 1.3  | 112 ± 27 | 0.81 ± 0.03       |
| Среднее                              | 90.2 ± 0.8 | 6.1 ± 0.6        | 6.8 ± 0.6  | 82 ± 9   | 0.85 ± 0.02       |
| Гигрогелофиты                        |            |                  |            |          |                   |
| <i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.   | 81.9 ± 0.9 | 9.0 ± 1.8        | 11.0 ± 2.4 | 48 ± 10  | 0.68 ± 0.05       |
| <i>Oenanthe aquatilis</i> (L.) Poir. | 67.1 ± 9.8 | 6.4 ± 0.7        | 9.6 ± 0.4  | 52 ± 2   | 0.91 ± 0.07       |
| Среднее                              | 74.5 ± 5.9 | 7.7 ± 1.1        | 10.3 ± 1.0 | 50 ± 4   | 0.80 ± 0.07       |

Примечание. Даны среднее и ошибка среднего (число исследованных образцов ( $n$ ) – 12 для каждого вида макрофитов).

лофитов и гиригеллофитов, минимальная биомасса обусловлена развитием гидрофитов (Структура..., 2018).

Образцы растительного материала собирали в 2012 г. в литорали Волжского плеса Рыбинского вдхр. в период максимального развития макрофитов (июле и августе). Виды высших водных растений и их принадлежность к экотипам определяли по работе (Лисицына и др., 2009). Исследовали широко распространенные в водохранилище макрофиты: гидрофиты (рдест пронзеннолистный *Potamogeton perfoliatus* L., рогилистник погруженный *Ceratophyllum demersum* L.), гелофиты (стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia* L., ежеголовник прямой *Sparganium erectum* L.), гиригеллофиты (жерушник земноводный *Rorippa amphibia* (L.) Bess., омежник водный *Oenanthe aquatilis* (L.) Poir. Для анализа брали по три растения перечисленных видов каждые 2 нед. Хлорофилл определяли в 90%-ных ацетоновых экстрактах из свежего растительного материала на спектрофотометре Lambda 25 (Perkin Elmer, США) методом (Jeffrey, Humphrey, 1975). Соотношение между каротиноидами и Хл оценивали по отношению оптических плотностей экстрактов в максимумах поглощения на длинах волн 480 и 665 нм (индекс  $E_{480}/E_{665}$ ) после вычитания неспецифического поглощения на длине волны 750 нм. Органическое вещество рассчитывали по потере сухой массы при прокаливании при температуре 600°C, органический углерод принимали равным 50% ОВ. Расчеты выполняли с помощью пакетов программ MS Excel и Statistica 8.0. Достоверность различий средних значений оценивали по  $t$ -критерию Стьюдента ( $p < 0.05$ ).

Результаты работы показали, что содержание ОВ в макрофитах и его распределение по экологическим группам в литорали Рыбинского водохранилища было типичным для водохранилищ р. Волга. ОВ в макрофитах изменялось в пределах 51–95% сухой массы. Минимальный вклад ОВ отмечен в образцах растений с интенсивными обрастаниями. Листья и стебли существенно не различались по содержанию ОВ (табл. 1). Максимальное среднее значение ОВ в листьях гелофитов достоверно выше, чем у гидрофитов ( $p < 0.05$ ). Аналогичный результат получен ранее в Ивановском, Угличском, Горьковском и Волгоградском водохранилищах (Довбня, 1979): пониженное содержание ОВ зафиксировано у свободноплавающих ( $76.2 \pm 1.3\%$ ) и погруженных макрофитов ( $80.4 \pm 1.2\%$ ), более высокое – у воздушно-водных ( $90.3 \pm 0.7\%$ ).

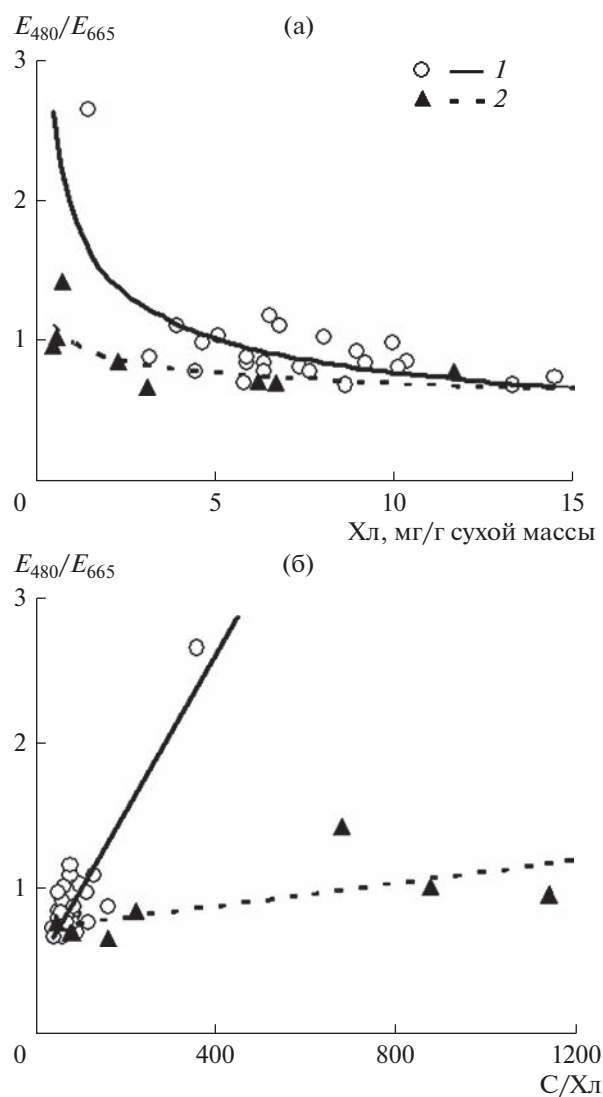
Содержание Хл в листьях макрофитов Рыбинского вдхр. сопоставимо с таковым в других водоемах (Новаковская, Дымова, 2012; Дымова, Далькэ, 2016). Выявлена тенденция увеличения среднего содержания Хл от гидрофитов к гиригеллофитам (табл. 1). Напротив, отношение органического углерода к Хл в листьях уменьшается от гидрофитов (81) к гиригеллофитам (50). Листья заметно отличаются от стеблей по пигментным характеристикам. Среднее содержание Хл в листьях для всего массива данных ( $6.1 \pm 0.5$  мг/г сухой массы,  $7.5 \pm 0.6$  мг/г ОВ) было в 1.8 раза больше, чем в стеблях ( $3.3 \pm 1.2$  мг/г сухой массы,  $4.0 \pm 1.4$  мг/г ОВ) ( $p < 0.05$ ). Отношение С/Хл для листьев ( $76 \pm 6$ ) в 5.4 раз меньше, чем для стеблей ( $408 \pm 150$ ) ( $p < 0.05$ ).

Данные изучения пигментного аппарата растений при разной степени контакта с водной сре-

дой противоречивы. Так, в окрестностях г. Сыктывкара среднее содержание Хл в прибрежно-водных и типично водных растениях различалось незначительно и достигало 6.0 и 5.0 мг/г сухой массы (Дымова, Далькэ, 2016) или 6.1 и 5.9 мг/г сухой массы (Новаковская, Дымова, 2012) соответственно. В листьях отдельных прибрежно-водных растений может содержаться существенно больше фотосинтетических пигментов — хлорофиллов до 17.0 и каротиноидов до 3.5 мг/г сухой массы (Новаковская, Дымова, 2012). В то же время в работе (Ронжина и др., 2004) показано, что у растений с погруженными листьями (у гидрофитов) концентрация хлорофиллов значительно выше, чем у видов с надводными и плавающими листьями. Напротив, в р. Гудзон у погруженных макрофитов накопление Хл было выражено гораздо меньше, чем у видов с надводными частями (Bianchi, Findlay, 1990). В листьях рдестов содержание каротиноидов, хлорофиллов и соотношение между ними варьировали при изменении мутности воды (Шерстнева, 2004). Для наземных экосистем показано, что содержание Хл в лесных (теневыносливых) растениях ( $7.2 \pm 0.7$  мг/г сухой массы) заметно выше, чем в степных ( $3.5 \pm 0.2$  мг/г сухой массы) (Иванов и др., 2020).

Одним из проявлений зависимости фотосинтетического аппарата от окружающей среды может быть корреляция  $E_{480}/E_{665}$  с содержанием Хл и ОВ (рис. 1). Отрицательная нелинейная связь выявлена между индексом  $E_{480}/E_{665}$  и содержанием Хл, прямая положительная — между  $E_{480}/E_{665}$  и отношением С/Хл. Коэффициенты детерминации характеризуют эти связи как умеренные. Индекс  $E_{480}/E_{665}$  уменьшается от 0.96 до 0.80 от гидрофитов к гигрогелофитам на фоне тенденции увеличения концентрации Хл от 5.4 до 7.7 мг/г сухой массы (табл. 1). В целом, в листьях макрофитов Рыбинского вдхр. значения С/Хл сопоставимы с величинами для фитопланктона (Behrenfeld et al., 2005; Yacobi, Zohary, 2010), а также для наземной лесной растительности (Иванов и др., 2020), что характеризует все эти сообщества как теневыносливые.

Особый интерес представляет сравнение концентраций Хл в единицах сухой или сырой биомассы макрофитов и фитопланктона. Для Рыбинского вдхр. ранее получены уникальные данные о содержании Хл в единице сырой биомассы, рассчитанной по объему клеток планктонных водорослей в эвфотическом слое (0–2 м) (Елизарова, 1974). Показано, что Хл в период интенсивного развития диатомовых водорослей в фитопланктоне водохранилища достигает 0.17–0.37% сырой (Елизарова, 1974) или 0.65–1.42% сухой биомассы, если принять, что содержание сухого вещества водорослей 25.6% сырой биомассы (Behrendt, 1990). По данным нашей работы (табл. 1),



**Рис. 1.** Связь пигментного индекса  $E_{480}/E_{665}$  с содержанием Хл (а) и отношением С/Хл (б) в макрофитах Рыбинского вдхр.: а — листья ( $R^2 = 0.50$ ) и стебли ( $R^2 = 0.56$ ); б — листья ( $R^2 = 0.78$ ) и стебли ( $R^2 = 0.42$ ). 1 — листья; 2 — стебли. Даны средние значения показателей для трех экземпляров растений.

содержание Хл в листьях доминирующих видов макрофитов (рдест, стрелолист, жерушник) Рыбинского вдхр. варьирует от 0.54 до 0.90% (среднее 0.61%) сухой массы. Следовательно, содержание Хл в листьях макрофитов и фитопланктоне сходное.

Небольшая продуктивность гидрофитов в Рыбинском водохранилище по сравнению с воздушно-водными растениями может быть обусловлена сильным ослаблением фотосинтетически активной радиации в верхних слоях воды из-за высокой цветности (до 180 град) и небольшой прозрачности (~130 см) (Структура..., 2018). Одним из факторов доминирования гелофитов и гигро-

гелофитов может быть увеличение фотосинтетической активности этих экологических групп по сравнению с гидрофитами. Так, в водоемах Среднего Урала интенсивность фотосинтеза листьев погруженных макрофитов в 2–2.5 раза ниже, чем у видов с надводными и плавающими листьями (Ронжина и др., 2004).

Пигментные характеристики макрофитов могут применяться при математическом моделировании функционирования экосистем. Особый интерес представляет соотношение между Хл и биомассой растительных организмов для интерпретации полевых данных, полученных различными контактными и дистанционными методами, а также для мониторинга продуктивности водоемов.

**Выводы.** Получены новые данные о содержании фотосинтетических пигментов в макрофитах разных экологических групп в период современного эвтрофирования Рыбинского водохранилища. Гелофиты, доминирующие по биомассе и площади зарастания, характеризуются наибольшим содержанием ОВ. Выявлена тенденция возрастания содержания Хл от гидрофитов к гирогелофитам. Концентрация Хл и отношение С/Хл в листьях макрофитов Рыбинского водохранилища сопоставимы с таковыми фитопланктона. Изменчивость пигментных характеристик отдельных экологических групп макрофитов свидетельствует об адаптациях к условиям среды. Возрастание содержания хлорофилла у растений, занимающих большую часть акватории мелководной зоны, может рассматриваться как показатель эвтрофирования водоема за счет доминирующих групп макрофитов.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100099-5.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Довбня И.В. 1979. Значение гидрофильной растительности волжских водохранилищ в круговороте веществ // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 42(45). С. 155.
- Дымова О.В., Далькэ И.В. 2016. Фотосинтетические пигменты и CO<sub>2</sub>-газообмен водных макрофитов в подзоне средней тайги // Изв. Коми науч. центра УрО РАН. № 1(25). С. 37.
- Елизарова В.А. 1974. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 28(31). С. 46.
- Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К. и др. 2020. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества // Физиол. раст. Т. 67. № 3. С. 278.
- Лисицына Л.И., Папченко В.Г., Артеменко В.И. 2009. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Новаковская Т.В., Дымова О.В. 2012. Видовое разнообразие и пигментный комплекс макрофитов водоемов окрестностей г. Сыктывкара (Республика Коми) // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. № 5(1). С. 127.
- Поддубный С.А., Папченко В.Г., Чемерис Е.В., Бобров А.А. 2017. Зарастание защищенных мелководий верхневолжских водохранилищ в связи с их морфометрией // Биология внутр. вод. № 1. С. 65. <https://doi.org/0.7868/S0320965217010144>
- Поддубный С.А., Чемерис Е.В., Кутузов А.В. и др. 2022. Динамика высшей водной растительности защищенного мелководья в связи с уровнем воды в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 136. <https://doi.org/10.31857/S0320965222020085>
- Попова И.А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. 1989. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука. С. 115.
- Ронжина Д.А., Некрасова Г.Ф., Пьянков В.И. 2004. Сравнительная характеристика пигментного комплекса надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиол. раст. Т. 51. № 1. С. 27.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. 2022. Растительные пигменты в кернах как показатели трофии крупных мелководных озер Воже и Лача (Северо-Запад России) // Биология внутр. вод. № 3. С. 256. <https://doi.org/S0320965222030159>
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. М.: РАН.
- Шерстнева О.А. 2004. Пигментный комплекс подводных листьев некоторых видов Potamogeton (Potamogetonaceae) в разных условиях освещенности // Ботан. журн. Т. 89. № 5. С. 821.
- Behrendt H. 1990. The chemical composition of phytoplankton and zooplankton in an eutrophic shallow lake // Arch. Hydrobiol. Bd. 118. № 2. P. 129. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/118/1990/129>
- Behrenfeld M.J., Boss E., Siegel D.A., Shea D.M. 2005. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // Glob. Biogeochem. Cycles 19. GB1006. <https://doi.org/10.1029/2004GB002299>
- Bianchi T.S., Findlay S. 1990. Plant pigments as tracers of emergent and submergent macrophytes from the Hudson River // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 47. P. 492. <https://doi.org/10.1139/f90-054>
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. V. 167. № 2. P. 191. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
- Maksimović T., Lolić S., Kukavica B. 2020. Seasonal changes in the content of photosynthetic pigments of dominant macrophytes in the Bardača fishpond area // Ekológia (Bratislava). V. 39. № 3. P. 201. <https://doi.org/10.2478/eko-2020-0015>
- Yacobi Y.Z., Zohary T. 2010. Carbon: chlorophyll *a* ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton // Hydrobiologia. V. 639. P. 185. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-0023-3>

## Pigment Characteristics of Macrophytes from the Rybinsk Reservoir

L. E. Sigareva<sup>1, \*</sup> and N. A. Timofeeva<sup>1</sup>

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

*\*e-mail: sigareva@ibiw.ru*

The first data on the pigment characteristics of higher aquatic plants in the Rybinsk Reservoir (Upper Volga, Russia) are presented. The average content of chlorophyll *a* is  $7.5 \pm 0.6$  mg/g organic matter in leaves, and  $4.0 \pm 1.4$  mg/g organic matter in stems, or  $6.1 \pm 0.5$  and  $3.3 \pm 1.2$  mg/g dry plant material, respectively. The average carbon/chlorophyll *a* ratio is  $76 \pm 6.2$  in leaves and  $408 \pm 150$  in stems. Helophytes, which dominate in the reservoir in terms of biomass and overgrowth area, are distinguished by a record concentration of organic matter ( $90.2 \pm 0.8\%$ ). The concentration of chlorophyll *a* and the relative content of carotenoids depend on environmental conditions and plant species.

**Keywords:** chlorophyll *a*, organic matter, macrophytes, Rybinsk reservoir

КРАТКИЕ  
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556:574.2

ОБНАРУЖЕНИЕ ГОЛУБОЙ ТИЛЯПИИ *Oreochromis aureus* (Cichlidae)  
В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (р. ВОЛГА)

© 2023 г. Ю. В. Кодухова<sup>а</sup>, Д. П. Карабанов<sup>а, \*</sup>

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

\*e-mail: dk@ibiw.ru

Поступила в редакцию 27.06.2022 г.

После доработки 02.09.2022 г.

Принята к публикации 07.12.2022 г.

Описана первая находка голубой тилляпии *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864) в районе Костромской ГРЭС, р. Волга (57°28'02" с.ш., 41°11'06" в.д.). Приведены данные по морфологии и нуклеотидному разнообразию (локусы COI, 16S и 18S) для *O. aureus*. Предположительно, вектор инвазии связан с деятельностью человека. Выявлена высокая вероятность формирования многочисленной популяции тилляпии в данном районе.

**Ключевые слова:** рыбы, чужеродные виды, Cichlidae, голубая тилляпия, *Oreochromis aureus*, Волга, новые местообитания

**DOI:** 10.31857/S0320965223030130, **EDN:** PNAEUB

Биологические инвазии, несомненно, являются одним из глобальных вызовов современности. Виды-вселенцы каждый год наносят мировой экономике огромные убытки и часто служат источником непосредственного ущерба сельскому хозяйству и даже здоровью населения (Дгебуадзе и др., 2018; Naubrock et al., 2021). Инвазии чужеродных видов могут приводить к самым серьезным последствиям для экосистем, агроценозов и аквакультуры. Вселение чужеродных видов имеет серьезные экологические последствия, оказывает зачастую ключевое влияние на качество природной среды, вызывая необратимые трансформации экосистем. Помимо экономической значимости, изучение последствий расселения видов за пределы исторических ареалов представляет сейчас актуальную фундаментальную проблему биологии (Дгебуадзе и др., 2018).

Один из самых важных векторов биологических инвазий — преднамеренная интродукция животных, которая в значительной степени связана с сельскохозяйственной эксплуатацией среды и распространением аквакультуры во всех странах мира (Atalah, Sanchez-Jerez, 2020). Одним из самых успешных объектов аквакультуры являются рыбы с общим названием “тилляпия”. Так в товарном рыбоводстве называется группа цихловых рыб, объединяющая три рода сем. Cichlidae — *Oreochromis* Gunther, 1889, *Sarotherodon* Ruppell, 1852 и *Tilapia* Smith, 1840. Товарное производство этих рыб с 2010 по 2019 гг. удвоилось, превысив 6 млн т, и по

валовому продукту уступает только карповым видам (FAO..., 2019). Сегодня почти вся коммерческая аквакультура тилляпии за пределами Африки представлена родом *Oreochromis* и относится к группе “нильская тилляпия” (Привезенцев, 2011; Wang, Lu, 2016). Несмотря на жесткие природоохранные нормативы, аквакультура — один из основных глобальных способов обогащения нативных сообществ новыми видами (Atalah, Sanchez-Jerez, 2020). Кроме товарного производства, высокий риск расселения цихлид возникает из-за широко распространенного аквариумного выращивания этих декоративных рыб (Cassemiro et al., 2018). Однако в водоемах России экзотических рыб почти не встречается, из-за суровых климатических условий единичные популяции аквариумных рыб в природе приурочены, в основном, к субтропической зоне южных регионов (Zworykin, Pashkov, 2010; Дгебуадзе и др., 2018). В Центральной России самая крупная популяция нильской тилляпии много лет существует в оз. Удомля (водоем-охладитель Калининской АЭС, Тверская обл., 57°57' с.ш., 35°3' в.д.). Непосредственно в р. Волге популяций тропических рыб ранее не отмечали (Mineeva et al., 2021), а имеющиеся находки носили случайный характер без подтверждения натурализации. Учитывая вышеизложенное, актуальным будет сообщение о находке нескольких тилляпий на речном участке Горьковского вдхр. р. Волги в районе Костромской ГРЭС.



**Рис. 1.** Внешний вид *Oreochromis aureus*, ваучер “Cichlidae? d225”, р. Волга, г. Волгореченск, 25 августа 2021 г. Самец, возраст 0+. Масштаб — 10 мм.

В результате проведения комплексной экспедиции на НИС “Академик Топчиев” Института биологии внутренних вод РАН 25 августа 2021 г. возле г. Волгореченск, р. Волга (речная часть Горьковского водохранилища) в районе выхода канала с Костромской ГРЭС (57°28'02" с.ш., 41°11'06" в.д.), с использованием мелкоячеистого невода (длина 9 м, высота раскрытия 1 м, ячея 4 мм) выловлено пять небольших рыб. Биотоп представлял собой литораль у каменисто-песчаной дамбы с глубинами 0.5–1.5 м, с зарослями сальвинии (*Salvinia* sp.) и высшей водной растительности. Температура воды в месте лова достигала +24°C, концентрация кислорода — 8 мг/л.

На основе данных молекулярно-генетического анализа и морфологических признаков была поставлена задача идентифицировать найденные экземпляры рыб.

Первоначально рыбы были определены как “Cichlidae?” (рис. 1). При дальнейшей камеральной обработке проб данный вид был определен как *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864) (Actinopteri: Cichliformes: Cichlidae).

При проведении морфологического анализа особое внимание уделяли признакам, используемых для видовой идентификации Cichlidae (Trewavas, 1983). Все измерения и подсчеты выполнены одним оператором. Генетическим маркером для определения видовой принадлежности выбраны фрагменты митохондриальной ДНК (мтДНК), включающие ген первой субъединицы цитохром оксидазы *c* (COI) и большой рибосомной субъединицы (16S), а также ядерный ген малой рибосомной субъединицы (18S). Сочетание традиционных морфологических методов и ДНК-идентификации чужеродных видов рыб позволяет не только достоверно установить их видовую принадлежность, но и определить наиболее вероятный центр интродукции и путь инвазии (Karabanov et al., 2021). Детальная методика генетического анализа и протокол работ даны в работе (Karabanov et al., 2022). Собранный материал хранится в

96%-ном этаноле в ихтиологической коллекции ИБВВ РАН (Лаборатория экологии рыб).

Все выловленные рыбы (5 экз.) имели одинаковый морфотип (рис. 1). Тело рыбы короткое, высокое, сжатое с боков. Один длинный спинной плавник с большим числом жестких лучей (XVI–XVII). В анальном плавнике три жестких луча представлены утолщенными колючками. Голова широкая, рот конечный, верхняя челюсть доходит до переднего края глаза. Верхняя линия профиля головы идет вверх от рыла под острым углом. Верх головы спереди покрыт голой кожей, остальная ее поверхность, щеки и жаберные крышки покрыты чешуей. На челюстях несколько рядов зубов. Боковая линия прерванная, состоит из двух частей — одна у головы в верхней части тела ближе к спинному плавнику и от хвостового плавника по центру хвостового стебля. Обе части заканчиваются на одной вертикальной линии или слегка перекрываются.

Окраска тела сине-зеленая, с поперечными полосами, горизонтальных полос нет. Спинной и хвостовой плавники с розовой каймой (пигментация хорошо видна только у живых рыб). Имеются светлые косые полосы на спинном плавнике. Хвостовой плавник симметричный, без темных вертикальных полос.

Основные морфологические признаки пойманных рыб в сравнении с другими наиболее распространенными представителями рода *Oreochromis* приведены в табл. 1. Все рыбы имели возраст 0+, один самец (рис. 1), остальные — неполовозрелые.

Последовательности ДНК депонированы в международную базу данных GenBank (NCBI) под номерами ON810508–ON810511 (COI), ON810524–ON810527 (16S), ON810519–ON810523 (18S).

Видовая идентификация тилапий по особенностям внешнего строения крайне затруднена по причине высокой морфологической пластичности этих рыб. Известно, что ключевую роль в жизни цихлид играет зрение, при этом даже незначи-

Таблица 1. Диагностические признаки массовых видов рода *Oreochromis*, используемых в аквакультуре и аквариумистике (по Trewavas, 1983; Froese, Pauly, 2022)

| Показатель            | Особи<br>Cichlidae?<br>из р. Волги | <i>O. niloticus</i>       | <i>O. aureus</i>               | <i>O. mossambicus</i> | <i>O. esculentus</i> | <i>O. leucostictus</i> | <i>O. urolepis</i> | <i>O. koro-gwe</i> | <i>O. spilurus</i> | <i>O. mortimeri</i> | <i>O. andersonii</i> |
|-----------------------|------------------------------------|---------------------------|--------------------------------|-----------------------|----------------------|------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|---------------------|----------------------|
| <i>L</i> , mm         | $\frac{19-64.6}{38.2}$             | —                         | —                              | —                     | —                    | —                      | —                  | —                  | —                  | —                   | —                    |
| <i>l</i> , mm         | $\frac{14.8-52.4}{30.7}$           | 174.0                     | 181.2                          | 144                   | 240                  | 195                    | 180.3              | 161                | 192                | 220                 | 207                  |
| <i>c</i> , % <i>l</i> | $\frac{33.78-42.42}{38.4}$         | 31.5                      | 32.4                           | —                     | —                    | —                      | 33.6               | —                  | —                  | —                   | —                    |
| <i>H</i> , % <i>l</i> | $\frac{37.16-42.94}{39.9}$         | 36–50                     | 35–49                          | 36–49                 | (37)40–45            | 38–47                  | 38–45              | 37–45              | 38–54              | 39–46               | 39–50                |
| <i>D</i>              | XVI(XVII)<br>13–14                 | XVI–XVIII<br>11–13        | (XIV)XV–<br>XVI(XVII)<br>11–15 | XV–XVIII<br>10–13     | XVI–XVIII<br>10–11   | XV–XVIII<br>10–13      | XVIXVII<br>11–12   | XVI–XVIII<br>9–11  | XIV–XVII<br>10–13  | XVI–XVII<br>10–13   | XV–XVIII<br>11–15    |
| <i>A</i>              | III<br>10                          | III<br>9–11               | III<br>8–11                    | III<br>7–12           | III<br>10–12         | III(IV)<br>9–11        | III<br>9–12        | (III)IV<br>9–11    | (III)IV–VI<br>9–10 | III<br>10–12        | III<br>11–13         |
| <i>P</i>              | I<br>14                            | I                         | I<br>13–16                     | I<br>11–15            | I<br>12–14           | I<br>11–15             | —                  | —                  | —                  | —                   | I<br>14              |
| <i>V</i>              | I<br>6                             | I                         | I                              | I<br>5                | I<br>5               | I<br>5                 | —                  | —                  | —                  | —                   | I<br>5               |
| <i>l.l.</i>           | 31–32 (33)                         | (31)32–<br>33(34)         | 30–33                          | 27–34                 | (29)32–<br>34(35)    | 28–31(32)              | 30–32              | 29–31              | (29)30–32          | 30–32               | 31–35                |
| <i>sc.o.</i>          | 3                                  | 2–3                       | 2–3                            | 2                     | (2)3                 | 2                      | 2–3                | 2(3)               | 2–3                | 2–3                 | 3                    |
| <i>Vert.</i>          | 30                                 | 32–34                     | 28–31                          | 28–31                 | 30–31                | 27–29                  | 29–30              | 29–30              | 28–30              | 29–30               | 30–32                |
| <i>sp.br.</i>         | 25–27                              | (18, 19)20–<br>26(27, 28) | (23–30)–<br>(26–34)            | 14–22                 | 15–21                | 18–24                  | 18–26(27)          | 14–16(17)          | 15–19              | 16–20               | (20)21–<br>25(27)    |

Примечание. *L* – общая длина рыбы; *l* – длина тела рыбы до конца чешуйного покрова; *c* – длина головы; *H* – наибольшая высота тела; *D*, *A*, *P*, *V* – число лучей в спинном, анальном, грудных, брюшных и хвостовом плавниках соответственно; *sc.o.* – число рядов чешуй на щеке; *l.l.* – число чешуй в боковой линии; *Vert.* – число позвонков. *sp.br.* – число тычинок на первой жаберной дуге. Для пластических признаков над чертой даны минимальные и максимальные значения, под чертой – среднее. В скобках указаны редкие варианты.

тельные изменения в паттернах окраски и нерестового поведения создают препятствия при размножении (Barlow, 2000). Ранее голубую (*O. aureus*) и нильскую тилапию (*O. niloticus*) относили к одному виду “нильская тилапия” (Trewavas, 1983). Ключевыми диагностическими признаками голубой тилапии служат красноватая окантовка спинного и хвостового плавников, а также наличие и расположение темных полос на теле и хвостовом плавнике. Этот пигмент выцветает при фиксации рыб, с чем, вероятно, связано часто ошибочное определение тилапий. Так, даже видовое название (*aureus* = золотой) голубая тилапия получила по ошибке из-за выцветания фиксированного голотипа, приобретшего желтый цвет (Trewavas, 1982). Кроме особенностей окраски рыб, остальные морфологические признаки у большинства видов тилапий в значительной степени перекрываются (табл. 1), хотя в среднем для голубой тилапии характерно чуть меньшее число позвонков, а также жестких лучей в спинном плавнике (Trewavas, 1983). Наконец, между нильской и голубой тилапией возможна и часто происходит успешная гибридизация с образованием фертильных гибридов (Lovshin, 1982; Trewavas, 1983). Гибриды *O. aureus* × *O. niloticus* широко распространены в аквакультуре и отдельно культивируются и учитываются в рыбохозяйственной статистике (FAO..., 2019).

Все эти особенности создают существенные затруднения при видовой идентификации тилапий: в подавляющем большинстве случаев при аквакультуре рыба именуется как “нильская тилапия”, без разделения на виды (голубая, нильская или их гибриды), что связано с исторической традицией указывать принадлежность посадочного материала как “*Tilapia nilotica*” (Nico et al., 2022). Таким образом, и при генетической идентификации рыб могут возникать большие трудности, поскольку авторы депонируемых последовательностей часто используют неправильно определенные ваучеры, ориентируются на коммерческие названия или используют в анализе гибридных особей. Это известная проблема морфологически плохо различающихся и гибридизирующих видов рыб-вселенцев (Stolbunov et al., 2021). Для исключения таких ошибок нами использованы данные о нуклеотидных последовательностях GenBank (NCBI) из эталонных митохондриальных геномов GU370126 для *O. niloticus* и GU370125 для *O. aureus* (He et al., 2011). Полученные последовательности COI и 16S полностью совпадают с соответствующими локусами митохондриального генома *O. aureus* и отличаются от таковых для *O. niloticus* на 6.5 и 2.5% соответственно. Более консервативный ядерный ген 18S также был полностью идентичен гомологичному локусу референсного генома *O. aureus* (Tao et al., 2021). На основании имеющихся генетических данных

можно констатировать, что волжские тилапии относятся к очень широко распространенным генотипам, культивируемым во многих странах мира.

Естественный ареал голубой тилапии охватывает запад и север Африки, бассейны рек Нигер, Чад, Бенуэ, Сенегал. Также этот вид встречается в низовьях р. Нил вплоть до дельты и населяет долину р. Иордан на Ближнем Востоке. В среднем рыбы достигают длины 130–180 мм и массы 2.3–2.7 кг при возрасте до 5 лет. Этот вид выдерживает высокую минерализацию воды и считается самым терморезистентным среди тилапий (обитает при температуре 8–30°C, до 41°C). Созревание происходит в возрасте 5–6 мес, нерест порционный, начинается при минимальной температуре воды ~+20°C. Имеется забота о потомстве: самка инкубирует икру в ротовой полости (Trewavas, 1983; Привезенцев, 2011). Все эти особенности определяют высокий инвазивный потенциал тилапий (Cassemiro et al., 2018), что, при благоприятных обстоятельствах, позволяет им оккупировать и некоторые локации в России. В частности, биотоп, на котором ловили рыбу, — выход технологического канала с нагретой водой с территории Костромской ГРЭС. Этот участок р. Волги не замерзает круглый год, по многолетним наблюдениям, температура воды здесь не опускается ниже 6–8°C даже в самые суровые зимы. О благоприятных условиях для экзотической биоты здесь свидетельствует и массовое развитие сальвинии (*Salvinia* sp.), а также обитание экзотического двустворчатого моллюска — восточной корбикулы *Corbicula fluminea* (Voroshilova et al., 2021).

По сообщениям местных рыболовов-любителей, “аквариумные рыбки” возле г. Волгореченск обитают несколько лет, однако точно установить их видовую принадлежность удалось лишь сейчас. Наличие нескольких разноразмерных особей и мальков может свидетельствовать об успешном размножении тилапии в данных условиях. Несомненно, что круглогодичный подогрев вод, идущий от Костромской ГРЭС, обеспечивает достаточный прогрев и набор необходимой суммы температур для нереста тилапии. Успешному размножению здесь могут способствовать и особенности биологии вида — порционность нереста, раннее созревание и забота о потомстве. Все это позволяет прогнозировать возникновение многочисленной локальной популяции тилапии в районе воздействия подогретых вод. Однако дальнейшее расселение тилапии по р. Волге кажется маловероятным. Основным лимитирующим фактором этого процесса будут низкие температуры, причем не столько для существования рыб (голубая тилапия — довольно холодостойкий вид, обитающий в водоемах Кубани при температуре +8°C (Pashkov, Zvyrykin, 2009)), сколько прогрев до минимальных нерестовых температур. Так, распространение

тиляпии в оз. Удомля (Тверская обл.), где она за несколько лет образовала многочисленную популяцию, ограничено зоной подогретых вод Калининской АЭС, и дальше расселение этого вида не происходит. Относительно Костромской ГРЭС зона термофицированных вод, где превышение естественной температуры достигает 10°C, ограничивается 20–30 км (Болдаков, 2003), поэтому не стоит ожидать сколько-нибудь значимого расселения тилляпии в этом районе.

С точки зрения возможного воздействия на нативное рыбное сообщество р. Волги, успешная акклиматизация голубой тилляпии не представляет особой угрозы. Взрослые рыбы (в отличие от всеядной нильской тилляпии) питаются преимущественно фитопланктоном и в небольшом количестве макрофитами и детритом, изредка могут потреблять зоопланктон и мальков рыб. Рацион молодых рыб более разнообразен, значительную долю в нем занимают планктонные ракообразные и бентосные беспозвоночные (Привезенцев, 2011; Tarkan, 2022). Таким образом, даже при возникновении многочисленной популяции тилляпии в этом районе она не сможет существенно изменить трофические сети и нанести урон аборигенной фауне.

Вектор инвазии голубой тилляпии на этом участке р. Волги, несомненно, связан с деятельностью человека. В настоящее время рыбоводные хозяйства г. Волгореченск в товарных объемах тилляпию не выращивают, здесь осуществляется только товарное производство осетровых (по информации Департамента агропромышленного комплекса Костромской обл.). Однако имеются сведения о попытках выращивания канального и мраморного сома, карпа кои и тилляпии (без указания вида). Есть вероятность, что волжская популяция голубой тилляпии сформировалась за счет непреднамеренного ухода рыб из аквакультурных хозяйств, как это часто и происходит (Atalah, Sanchez-Jerez, 2020). Другим вариантом может быть расселение аквариумистами. Обычно, этим фактором расселения рыб пренебрегают, однако выпуск в новые места обитания аквариумных рыб объясняет значительную часть инвазий (Deacon et al., 2011).

**Выводы.** По совокупности морфологических признаков и данных молекулярно-генетического анализа, обнаруженные на речном участке Горьковского водохранилища экземпляры Cichlidae идентифицированы как голубая тилляпия *Oreochromis aureus*. Особенности биологии (раннее созревание, короткий жизненный цикл, экологическая пластичность) указывают на высокую вероятность увеличения численности популяции этого вида в районе сброса подогретых вод с Костромской ГРЭС. Вероятность дальнейшего рас-

ширения ареала этого вида по р. Волге в настоящее время крайне мала.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность И.Н. Болотову (Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики Уральского отделения РАН), А.А. Махрову (Институт проблем экологии и эволюции РАН) и А.И. Цветкову (Институт биологии внутренних вод РАН) за консультации по ДНК-идентификации, биологии и распространению тилляпий, а также анонимным рецензентам за ценные замечания и исправления в первоначальном варианте рукописи, позволившие существенно улучшить ее содержание.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод РАН, тема 121051100104-6 “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болдаков А.М. 2003. Влияние подогретых вод Костромской ГРЭС на поведение и пространственное распределение рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ярославль.
- Дегубадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Привезенцев Ю.А. 2011. Тилляпии (систематика, биология, хозяйственное использование). М.: Изд-во РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева.
- Atalah J., Sanchez-Jerez P. 2020. Global assessment of ecological risks associated with farmed fish escapes // Global Ecol. Conserv. V. 21. P. e00842. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00842>
- Barlow G.W. 2000. The cichlid fishes: Nature's grand experiment in evolution. Cambridge: Perseus Publishing.
- Casemiro F.A.S., Bailly D., Da Graca W.J., Agostinho A.A. 2018. The invasive potential of tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas // Hydrobiologia. V. 817. P. 133. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3471-1>
- Deacon A.E., Ramnarine I.W., Magurran A.E. 2011. How reproductive ecology contributes to the spread of a globally invasive fish // PLoS One. V. 6. P. e24416. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024416>
- FAO yearbook. 2019. Fishery and Aquaculture Statistics 2019. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Froese R., Pauly D. 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org) (accessed 23 June 2022).
- Haubrock P.J., Turbelin A.J., Cuthbert R.N. et al. 2021. Economic costs of invasive alien species across Europe // Ne-

- oBiota. V. 67. P. 153.  
<https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58196>
- He A., Luo Y., Yang H. et al. 2011. Complete mitochondrial DNA sequences of the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and Blue tilapia (*Oreochromis aureus*): genome characterization and phylogeny applications // Mol. Biol. Reports. V. 38. P. 2015.  
<https://doi.org/10.1007/s11033-010-0324-7>
- Karabanov D.P., Kodukhova Y.V., Pashkov A.N. et al. 2021. "Journey to the West": Three phylogenetic lineages contributed to the invasion of Stone Moroko, *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) // Russ. J. Biol. Invasions. V. 12. P. 67.  
<https://doi.org/10.1134/S2075111721010070>
- Karabanov D.P., Bekker E.I., Pavlov D.D. et al. 2022. New sets of primers for DNA identification of non-indigenous fish species in the Volga-Kama basin (European Russia) // Water. V. 14. P. e437.  
<https://doi.org/10.3390/w14030437>
- Lovshin L.L. 1982. Tilapia hybridization // Biology and culture of Tilapias. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. P. 279.
- Mineeva N., Lazareva V., Litvinov A. et al. 2021. The Volga River / Rivers of Europe: Second Edition. Amsterdam, Netherlands: Elsevier. P. 27.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102612-0.00002-X>
- Nico L.G., Schofield P.J., Neilson M.E. 2022. *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) // Nonindigenous Aquatic Species Database, U.S. Geological Survey.  
<https://nas.er.usgs.gov/queries/factsheet.aspx?SpeciesID=468> (accessed 23 June 2022).
- Pashkov A.N., Zvorykin D.D. 2009. Some morphoecological specific features of cichlasomine *Rocio octofasciata* (Perciformes, Cichlidae) from the population in Lake Staraya Kuban // J. Ichthyol. V. 49. P. 383.  
<https://doi.org/10.1134/S003294520905004X>
- Stolbunov I.A., Dien T.D., Karabanov D.P. 2021. Taxonomic composition and distribution of alien suckermouth armored catfish (Siluriformes: Loricariidae) in Southern Vietnam // Inland Water Biol. V. 14. P. 263.  
<https://doi.org/10.1134/S1995082921030123>
- Tao W., Xu L., Zhao L. et al. 2021. High-quality chromosome-level genomes of two tilapia species reveal their evolution of repeat sequences and sex chromosomes // Mol. Ecol. Res. V. 21. P. 543.  
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.13273>
- Tarkan A.S. 2022. *Oreochromis aureus* (Blue tilapia) // Invasive Species Compendium. CAB International.  
<https://www.cabi.org/isc/datasheet/72068> (accessed 23 June 2022).
- Trewavas E. 1982. Tilapias: taxonomy and speciation // Biology and culture of Tilapias. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management. P. 3.
- Trewavas E. 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. London: British Museum (Natural History).
- Voroshilova I.S., Pryanichnikova E.G., Prokin A.A. et al. 2021. Morphological and genetic traits of the first invasive population of the asiatic clam *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) naturalized in the Volga River basin // Russ. J. Biol. Invasions. V. 12. P. 36.  
<https://doi.org/10.1134/S2075111721010148>
- Wang M., Lu M. 2016. Tilapia polyculture: a global review // Aquacult. Res. V. 47. P. 2363.  
<https://doi.org/10.1111/are.12708>
- Zvorykin D.D., Pashkov A.N. 2010. Eight-striped cichlasoma – an allochthonous species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from Staraya Kuban Lake // Russ. J. Biol. Invasions. V. 1. P. 1.  
<https://doi.org/10.1134/S2075111710010017>

## Finding of the Blue Tilapia *Oreochromis aureus* (Cichlidae) in the Gorky Reservoir (Volga River)

Yu. V. Kodukhova<sup>1</sup> and D. P. Karabanov<sup>1, \*</sup>

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

\*e-mail: dk@ibiw.ru

A new find of blue tilapia *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864) from the Volga River, area of the Kostroma state district power station (57.46736 N, 41.18503 E) is described. Data on morphology and nucleotide diversity (COI, 16S and 18 loci) for *O. aureus* are given. It is assumed that the vector of invasion is associated with human activity. There is a high probability of the formation of a large population of blue tilapia in this area.

**Keywords:** fish, non-indigenous species, Cichlidae, blue tilapia, *Oreochromis aureus*, Volga River, new habitats