

ISSN 0320-9652

Номер 2

Март - Апрель
2023



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2023

Водная флора и фауна

- Brevilinea kevei* (Bacillariophyta) — новый род и вид для флоры России
С. И. Генкал, Т. В. Еремкина 131
- Редок ли в России водный папоротник *Salvinia natans* (Salviniaceae)?
Н. К. Конотоп, Ю. С. Виноградова, Е. В. Чемерис, А. А. Бобров 134

Биология, морфология и систематика гидробионтов

- Новый вид секции *Typha* (*Typha* L., Typhaceae) из северной части о. Сахалин
А. Н. Краснова, А. Н. Ефремов 146
- Amphimonhystrella tropica* sp. n. и *Oncholaimus mekongis* sp. n. (Nematoda) р. Меконг, Вьетнам
В. Г. Гагарин, В. А. Гусаков 152
- Особенности организации тегумента у цистаканта и взрослого скребня
Acanthocephalus tenuirostris
Т. В. Давыденко, В. П. Никишин 164
- Биометрия по отолитам судака *Sander lucioperca* из озерного региона Турции
Х. У. Коджа, А. Г. Кючюккесе 173

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

- Влияние абиотических факторов на структурные и функциональные характеристики
диатомовой водоросли *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey
Л. В. Стельмах 174

Высшая водная растительность

- Растительность озер и родников Западного Казахстана
Н. Х. Сергалиев, Б. Б. Сарсенова, Г. З. Идрисова, К. М. Ахмеденов, Б. Е. Губашева 185

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

- Пространственно-временная изменчивость планктонных коловраток в поверхностных
водах эвтрофного водохранилища в южном субтропическом регионе Китая (2011–2020 гг.)
Юань Гао, Цзыни Лай, Эрчунь Лю, Ваньлинг Ян, Цяньфу Лю 194
- Горизонтальные неоднородности функционирования фито- и зоопланктона в озере
с ветровыми течениями
А. П. Толмеев, О. П. Дубовская, Е. С. Кравчук, О. В. Анищенко, А. В. Дроботов 196
- Особенности распределения массовых видов ракообразных на прибрежном
склоне Ладожского озера
Ю. А. Зувев 210
- Зообентос малых водохранилищ северного склона Балтийско-Каспийского водораздела
Волго-Балтийского водного пути
К. Н. Ивичева, И. В. Филоненко 224

Особенности зообентоса мезогумусных озер Республики Карелия, находящихся в естественном состоянии

Е. С. Савосин, Д. С. Савосин

233

Зависимость распространения чужеродных видов макрозообентоса от типа и состава грунта в волжских и камских водохранилищах

Е. М. Курина, Д. Г. Селезнев, Н. Г. Шерышева

243

Ихтиология

Структура рыбного населения дельты р. Меконг — возможный показатель проникновения морских вод вглубь континента

М. И. Малин, И. П. Малина, Чьонг Ба Хай, Ку Нгуен Динь, Ле Куанг Ман, Зьонг Тхи Ким Чи

252

Рацион и экология питания инвазивной гамбрузии Хольбрука *Gambusia holbrooki* (Teleostei: Poeciliidae) в проточных и непроточных местообитаниях (Северо-Западная Турция)

Гюлшах Сач

264

Рыбы, встречающиеся в речных системах Турецкой Фракии (северо-запад Турции)

Мюфит Озулуг, Осджан Гайгусуз, Чигдем Гюрсой Гайгусуз, Нилгюн Кая, Гюлшах Сач

266

Паразитология гидробионтов

Экологический анализ гельминтофауны водяного ужа *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) Нижнего Поволжья (Россия)

А. А. Кириллов, Н. Ю. Кириллова, А. Г. Бакиев, Р. А. Горелов

268

Гельминты сеголетков серой жабы (*Bufo bufo*) на особо охраняемых природных территориях Урала и анализ ее паразитофауны на территории России

А. В. Буракова, Е. А. Малкова

281

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 582.261/296

Brevilinea kevei (Bacillariophyta) – НОВЫЙ РОД И ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

© 2023 г. С. И. Генкал^а, *, Т. В. Еремкина^б

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

^бУральский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,
Екатеринбург, Россия
*e-mail: genkal@ibiw.ru

Поступила в редакцию 17.02.2022 г.

После доработки 28.04.2022 г.

Принята к публикации 04.05.2022 г.

Изучение фитопланктона Нижне-Тагильского водохранилища с помощью сканирующей электронной микроскопии позволило обнаружить мелкоразмерный новый для флоры России род и вид диатомовых водорослей *Brevilinea kevei*. Выявлены небольшие отличия от первоописания минимального значения ширины створки и более широкий диапазон изменчивости числа штрихов в 10 мкм, что позволило уточнить диагноз вида. Новые данные по местонахождению позволили уточнить экологию и ареал *Brevilinea kevei*.

Ключевые слова: *Brevilinea kevei*, Bacillariophyta, фитопланктон, флора, новая находка, морфология, электронная микроскопия, Нижне-Тагильское водохранилище, Средний Урал, Россия

DOI: 10.31857/S0320965223020067, **EDN:** MLALHO

ВВЕДЕНИЕ

Монотипичный род *Brevilinea* Siver, P.B. Hamilton & E. Morales описан в 2008 г. из оз. Пунго, Северная Каролина, США (Siver et al., 2008). Характерные признаки этого рода – редуцированная шовная система (дистальные концы относительно короткие) и необычно большие квадратные ареолы, шов находится в утолщенном стернуме (Siver et al., 2008). Позднее по материалам изучения эпифитона из старицы Каньяри Холт-Тиса (Венгрия) и бентоса искусственного канала де Берри в Эпинеи-ле-Флериэль (Франция) описали еще одного, первого для Европы, представителя этого рода со створками <10 мкм длиной – *B. kevei* Ács et Ector (Ács et al., 2016).

Цель работы – исследовать морфологию мелкоразмерного представителя диатомовых водорослей *Brevilinea kevei* из Нижне-Тагильского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужил фитопланктон Нижне-Тагильского водохранилища, собранный в 2006, 2012, 2016, 2017 гг. (57°51'24.81" с.ш., 59°58'57.63" в.д.). Нижне-Тагильское водохранилище построено в 1725 г. Основное назначение водоема – промышленное водоснабжение и ре-

креация. Площадь водосбора 1690 км², площадь зеркала 7.9 км², средняя глубина 3.64 м (Водные..., 2004). Вода в водохранилище пресная, среднеминерализованная (минерализация 148–224 мг/дм³), pH – 6.5–7.4, температура воды с мая по сентябрь варьирует от 7 до 22°C. Водоем эвтрофный, среднесезонная биомасса фитопланктона достигает 13.6 г/м³.

Материал собирали с мая по сентябрь на постоянных станциях наблюдений. Пробы фитопланктона отбирали батометром Руттнера последовательно с каждого метрового горизонта от поверхности до дна и смешивали в одной емкости. Полученную интегральную пробу объемом 0.5 дм³ фиксировали 40%-ным формалином и обрабатывали в лаборатории в соответствии с общепринятыми методами (Методика..., 1975; Методические..., 1981).

Освобождение створок диатомей от органического вещества проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Суспензию очищенных створок наносили на алюминиевые столики и после высушивания напыляли золотом в напылительной установке Eiko IB 3. Приготовленные препараты изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-6510 LV. Препарат по Нижне-Тагильскому водохранилищу (№ 1) хранится в коллекции С.И. Генкала (Институт биологии

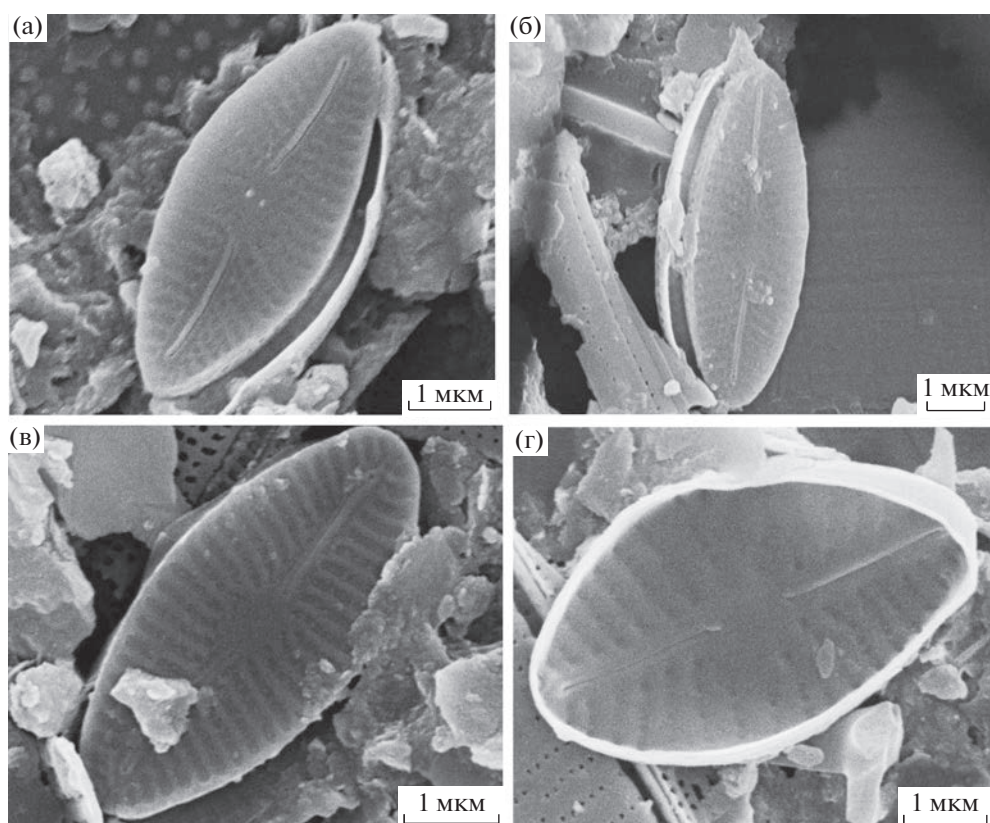


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок (СЭМ) *Brevilinea kevei*: а–в – створки с наружной поверхности; г – створка с внутренней поверхности.

внутренних вод РАН). В работе использовали общепринятую терминологию (Гогорев и др., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Brevilinea kevei обнаружена нами в фитопланктоне эвтрофного Нижне-Тагильского водохранилища при более низких значениях pH, чем в водоемах Европы, в которых вид выявлен в щелочных эвтрофных водах с повышенным содержанием электролитов (Ács et al., 2016). В Венгрии водоросль зафиксировали в старичном озере, во Франции – в искусственном пруду, в этих водоемах глубина была ≤ 2 м, pH – 7.8–8.4, температура воды – 15–22°C (Ács et al., 2016).

В исследованной популяции длина створки варьировала от 4.3 до 5.0 мкм, ширина – от 1.7 до 2.3 мкм. Размерные признаки створок совпали с первоописанием (3.9–5.5 и 1.8–2.5 мкм соответственно), за небольшим отличием по минимальному значению ширины створки, а диапазон изменчивости числа штрихов в 10 мкм в нашем материале (40–55) оказался шире, чем приводится в диагнозе (50) (Ács et al., 2016).

Ниже приведено уточненное описание вида с учетом наших и литературных данных.

Brevilinea kevei Ács et Ector (рис. 1).

Створки от ромбически-эллиптических до овальных с закругленными концами, их длина 3.9–5.5 мкм, ширина 1.7–2.5 мкм, края створок немного приподняты. Шов нитевидный, слегка изогнутый, проксимальные и дистальные наружные окончания шва отогнуты в одну сторону и заканчиваются небольшими расширениями каплевидной формы, с внутренней стороны шов со слегка утолщенными краями имеет вид щели с небольшими геликтоглоссами на концах. Осевое поле узколинейное, стернум приподнятый, отчетливо рельефный. Штрихи слабо радиальные, однорядные, состоят из квадратных ареол с наружной и круглых с внутренней поверхности, число штрихов 40–55 в 10 мкм. На загибе створки имеется один ряд ареол.

Пресноводный вид, планктон, бентос, перифитон, эвтрофные водоемы.

Венгрия, Франция, Россия (Средний Урал).

В исследованном материале зафиксированы и другие мелкоразмерные (створки < 10 мкм длиной) виды рода *Sellaphora* – *S. atomoides* (Grunow) C. E. Wetzel et Van de Vijer, *S. archibaldii* (J. C. Taylor et Lange-Bert.) Ács C. E. Wetzel et Ector, *S. medioconvexa* (Hustedt) C. E. Wetzel, *S. nigri* (De Not.)

C. E. Wetzel et Ector, *S. smirnovii* Chudaev et Golobova.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. Москва: Наука. С. 87.
- Водные ресурсы Свердловской области. 2004. Екатеринбург: Издательство АМБ.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях

на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. 1981. Ленинград.

Гогорев Р.М., Чудаев Д.А., Степанова В.А., Куликовский М.С. 2018. Русский и английский терминологический словарь по морфологии диатомовых водорослей // Новости систематики низших растений. Т. 52. Вып. 2. С. 265.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.265>

Ács E., Wenzel C.E., Hlúbiková D. et al. 2016. Morphology and distribution of *Brevilinea kevei* sp. nov. (Bacillariophyceae), a new diatom from Europe // Phytotaxa. V. 284. № 1. P. 30.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.284.1.2>

Siver P.A., Hamilton P.B., Morales E.A. 2008. *Brevilinea pocosinensis* Siver, Hamilton & Morales gen. et sp. nov., a new diatom (Bacillariophyceae) genus from North Carolina, USA // Phycological Research. V. 56. P. 141.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2008.00495.x>

***Brevilinea kevei* (Bacillariophyta)—a New Genus and Species for the Flora of Russia**

S. I. Genkal¹, * and T. V. Eremkina²

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

²*Ural Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Ekaterinburg, Russia*

*e-mail: genkal@ibiw.ru

This scanning electron microscopy study of phytoplankton from the Nizhny-Tagil Reservoir has revealed a small-sized genus and species of diatoms, *Brevilinea kevei*, new to the flora of Russia. Small differences from the original description in the minimum values of the valve width and a higher variability range of the number of striae in 10 µm allow the authors to refine the species description. New data on the location make it possible to clarify the ecology and geographical range of *Brevilinea kevei*.

Keywords: *Brevilinea kevei*, Bacillariophyta, phytoplankton, flora, new record, morphology, electron microscopy, Nizhny-Tagil Reservoir, Middle Ural, Russia

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 581.95

РЕДОК ЛИ В РОССИИ ВОДНЫЙ ПАПОРОТНИК *Salvinia natans* (Salviniaceae)?

© 2023 г. Н. К. Конотоп^{a, b}, Ю. С. Виноградова^{a, b}, Е. В. Чемерис^{a, *}, А. А. Бобров^{a, c}

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

^bЯрославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

^cТюменский государственный университет, AquaBioSafe, Тюмень, Россия

*e-mail: lechem@ibiw.ru

Поступила в редакцию 07.06.2022 г.

После доработки 07.09.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

По литературным и гербарным данным, материалам интернет-ресурсов прослежено изменение распространения водного папоротника *Salvinia natans* (Salviniaceae) на территории России с начала XX в. до 2021 г. и определены современные границы его ареала. Среди климатических показателей, определяющих распространение *S. natans*, наибольшую статистическую значимость показали минимальные и максимальные температуры октября и января, максимальные температуры апреля и июля, что связано с важными стадиями жизненного цикла *S. natans*. Сопоставление местонахождений вида с климатическими и температурными показателями для временных периодов 1960–1969 гг., 2010–2018 гг., 2011–2021 гг. показало, что к 2021 г. в европейской части, Западной Сибири и на Дальнем Востоке произошло заметное продвижение (>200 км) *S. natans* на север. С 2000-х гг. отмечен заметный рост числа находок вида в разных регионах. Так, в Ивановской обл. их число с 2018 до 2021 г. выросло более чем в три раза. Экспансия вида происходит на фоне заметного повышения среднегодовых температур и изменения других биоклиматических показателей. При сохранении современных температурных тенденций *S. natans* расширит ареал еще больше к северу, востоку и западу в европейской России, к северу и западу в Западной Сибири и на Дальнем Востоке. В связи с происходящей экспансией *S. natans* обсуждены предпосылки к исключению вида из ряда региональных Красных книг.

Ключевые слова: водные растения, изменение климата, Красная книга, охраняемый вид, новые находки, распространение, Ивановская обл.

DOI: 10.31857/S0320965223020146, **EDN:** BTMQW

ВВЕДЕНИЕ

Salvinia natans (L.) All. — однолетний, плавающий на поверхности воды и крайне редко развивающийся на влажной почве (Степанов, 2003) разноспоровый водный папоротник из сем. Salviniaceae Martinov, единственный представитель рода *Salvinia* Séquier, произрастающий на территории России. В России встречается преимущественно на юге европейской части, в Западной Сибири и на юге Дальнего Востока (Губанов и др., 2002). Современный ареал охватывает значительную часть Европы (от Испании на западе до России на востоке; от Литвы на севере до Греции на юге), почти всю Азию (от восточного Средиземноморья и Кавказа до Китая и Японии; от Казахстана и Монголии до Индии, Вьетнама и Таиланда); как интродуцированный встречается на Кубе и Ямайке (Allen, 2011).

Вид предпочитает неглубокие водные объекты со стоячей или медленно текущей водой с илистыми отложениями. Для экотопов *S. natans* характерны следующие параметры: pH 7.0–8.7, общая минерализация 150–900 мг/л, глубина 0.1–2 м (Ефремов и др., 2018; Kłosowski et al., 2020). Особенно благоприятны условия в старицах и дельтовых водоемах крупных и средних рек, на хорошо прогреваемых и слабо затененных участках (Губанов и др., 2002; Gałka, Szmeja, 2012; Pietryka et al., 2018; Агафонов и др., 2019; Bezsmertna et al., 2020; Kłosowski et al., 2020). Вместе с представителями сем. Lemnaceae S.F. Gray формирует сообщество свободноплавающих плейстофитов (Кособокова, Барабанщикова, 2015; Mucina et al., 2016; Ефремов и др., 2018; Bezsmertna et al., 2020; Kłosowski et al., 2020).

Спорадическое распространение *S. natans* на большей части ареала и небольшая численность

популяций во многих регионах России и Европы позволяет рассматривать этот вид как редкий и подлежащий охране (Bezsmertna et al., 2020). Вид включен в Красный список МСОП, с категорией “находящийся под угрозой исчезновения” (Near Threatened) в Европе (Christenhusz et al., 2017), и “вызывающий наименьшие опасения” (Least Concern) в глобальном масштабе (Allen, 2011). Также *S. natans* входит в перечень видов, подлежащих обязательной охране Приложения I Бернской конвенции.¹ Охраняется он и на территории России, где представлен в основных списках Красных книг 22 регионов (<http://oopt.aari.ru/bio/47942>). При этом в юго-восточной части ареала *S. natans* — широко распространенный и даже агрессивный вид, известный в числе злостных сорняков рисовых плантаций (Wang et al., 2013, 2021).

После 2000 г. в ряде европейских стран отмечено расширение ареала и увеличение численности популяций *S. natans*, что связывают, в частности, с изменением климата и повышением среднегодовых температур (Gałka, Szmeja, 2012, 2013; Pietryka et al., 2018; Bezsmertna et al., 2020). Так, современное потепление в Польше началось с сильного и резкого повышения температуры на рубеже 1988 и 1989 гг., которое сохранялось в последующие годы и привело к увеличению численности популяций сальвинии (Szmeja et al., 2016). Из-за многочисленных находок вида высказываются предложения об исключении вида из охранных списков Украины (Bezsmertna et al., 2020). В России происходят параллельные процессы. Наблюдается тенденция исключения вида из охранных списков в новых изданиях Красных книг ряда регионов, что может свидетельствовать о значимом росте числа местонахождений и численности популяций *S. natans*. Так, вид был исключен из Красных книг Ростовской обл.,² Алтайского края (Красная книга, 2016), Самарской обл. (Красная книга, 2017), Новосибирской обл. (Красная книга, 2018), Воронежской обл.³ (Агафонов и др., 2019). Наши наблюдения в течение последних двух лет за популяциями вида в Ивановской обл. также показали заметное увеличение и числа местонахождений, и занимаемой площади его сообществ. Все это косвенно свидетельствует о сходной динамике распространения *S. natans* в нашей стране и также может отражать процессы потепления климата, которые, согласно оценкам Росгидромета, в России происходят в ~2.5 раза интенсивнее, чем в

среднем по Земному шару.⁴ Так, в период 1976–2016 гг. рост среднегодовых температур воздуха был в среднем 0.45°C за каждые 10 лет,⁵ а например для Польши за 1959–2008 гг. — 0.35°C (Pietryka et al., 2018).

Данные о современном распространении *S. natans* в России ограничены сведениями региональных исследований (Кулуев и др., 2017; Ефремов и др., 2018; Агафонов и др., 2019; Сорокин, Голубева, 2020), как правило, в формате новых находок и мониторинга по ведению Красных книг. В последние годы активно пополняются данными о находках вида электронные ресурсы iNaturalist (<https://www.inaturalist.org/taxa/168405-Salvinia-natans>) и Плантариум (<https://www.plantarium.ru/page/view/item/33564>).

Цель работы — обобщить все известные указания вида в литературных источниках разных лет, в интернет-ресурсах, материалах гербарных фондов (с момента первых указаний до наших дней) и сопоставить их с климатическими переменными для понимания направленности процесса распространения *S. natans* на территории нашей страны в последние десятилетия в связи с климатическими изменениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для определения границ распространения *S. natans* на территории России в разные годы обобщены сведения о географических координатах местонахождений и датах сбора материалов из следующих источников: базы данных Глобального информационного фонда по биоразнообразию (GBIF (the Global Biodiversity Information Facility) Occurrence Download URL: <https://doi.org/10.15468/dl.sdrv4u>) — 768 записей, региональных Красных книг разных лет изданий — 322, научных публикаций — 36, гербарных коллекций (IBIW 61, MW 20, PLES 4) — всего 85 образцов, собственных данных за 2020, 2021 гг. — 9. Всего в обработку включено 1222 записи (Доп. мат., табл. S1exc).

Изучение распространения *S. natans* на территории Ивановской обл. проводили путем сопоставления имеющихся литературных данных с момента первых находок вида в 2018, 2019 гг., результатов сборов (гербарные образцы хранятся в IBIW) и наблюдений авторов в 2020, 2021 гг.

На основании этих данных (Доп. мат., табл. S1exc) составлены карты-схемы распространения вида на территории России и Ивановской обл. в программе MapInfo 17.0.2.

¹ Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Bern, 19.09.1979. Appendix I. Strictly protected flora species / European Treaty Series. № 104. P. 2.

² Приказ комитета по охране окружающей среды и природных ресурсов администрации Ростовской области от 26.07.2010 г. № 33.

³ Постановление правительства Воронежской области от 31.01.2018 г. № 85.

⁴ Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год. 2021. Москва: НИУ Росгидромет.

⁵ Доклад о климатических рисках на территории Российской Федерации. Санкт-Петербург: Главная геофизическая обсерватория им. А.И. Воейкова (ФГБУ “ГГО”). 2017.

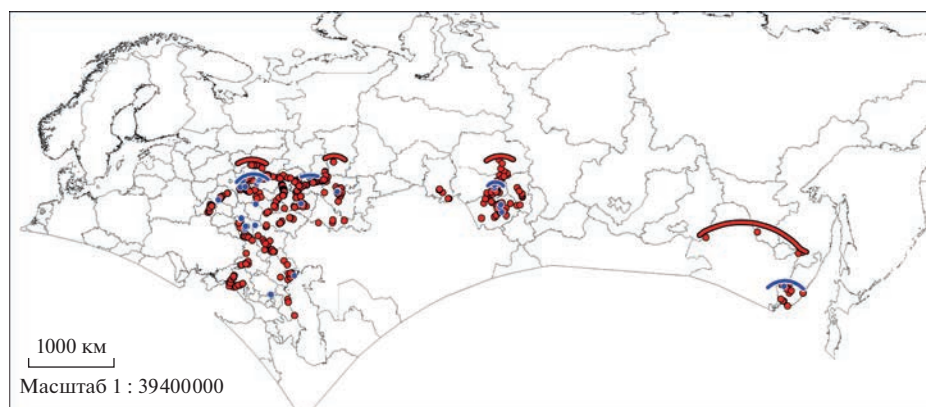


Рис. 1. Известные местонахождения *Salvinia natans* в России до 2021 г. Синие точки — до 1950 г., красные — с 1951 до 2021 г. Дуги соответствующих цветов очерчивают крайние точки.

Данные биоклиматических переменных взяты из базы глобальных данных о погоде WorldClim с пространственным разрешением 2.5 угловые минуты (Fick, Hijmans, 2017). Рассматривали предлагаемые 19 биоклиматических показателей (стандартные переменные температур и осадков), а также значения среднего количества осадков, максимальные и минимальные температуры по среднему месяцу (январь, апрель, июль и октябрь) из каждого сезона (12 переменных). Все биоклиматические и температурные данные связывали с пространственными координатами распространения *S. natans*. Полученные биоклиматические значения анализированы с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в среде R, где их сравнивали для двух временных периодов: 1960–1969 гг. и 2010–2018 гг., что определено выборкой лет, представленных в базе данных (Fick, Hijmans, 2017).

Сведения о среднемесячных и среднегодовых температурах Ивановской обл., а также среднее количество выпавших осадков до 2021 г. получены из архивов справочно-информационного портала “Погода и климат” (<http://www.pogodaiklimat.ru>). Все температурные показатели относятся к воздушной среде. Визуализацию статистических данных проводили в среде R 4.0.5 (www.R-project.org) с использованием пакета по обработке пространственных данных ggplot2. Данные загружены из растровых изображений с сайта WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) с помощью пакета raster.

На основании полученных данных проанализированы охранные статусы *S. natans* в региональных изданиях Красных книг.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Распространение *Salvinia natans* на территории России по данным разных лет. На основе собранных данных (Доп. мат., табл. S1exc) в программе

MapInfo построены карты распространения *S. natans* по известным указаниям до 2021 г. (рис. 1).

Климатические показатели и распространение *Salvinia natans* на территории России. Для оценки вклада биоклиматических и температурных переменных, определяющих распространение *S. natans* проведен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), в результате которого отобран 21 показатель, характеризующий параметры температуры и количества осадков. Наиболее значимые показатели, влияющие на распространение *S. natans* — это температурные максимумы и минимумы в отдельные месяцы (табл. 1).

На основе растровых данных с сайта WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) построены климатические карты для самого значимого показателя $t_{\min} 10$ (минимальные температуры октября) с нанесением имеющихся координат распространения *S. natans* за анализируемые периоды (1960–1969 гг. и 2010–2018 гг.).

Растры факторов среднегодовых температур и среднегодового количества осадков за период 1970–2000 гг., показавших достаточно высокую корреляцию с данными о распространении вида (табл. 1), а также широко используемыми в сводках мониторинга климата РФ, выполняемого НИУ Росгидромета на регулярной основе, взяты в качестве основы для карт распространения *S. natans* (рис. 2, рис. 3). Одновременно эти карты наглядно показывают диапазоны основных экологических предпочтений вида.

Среди температурных показателей наиболее статистически дифференцированный — минимальные температуры октября. На растровых картах WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) при сравнении периодов 1960–1969 гг. и 2010–2018 гг. отмечено значительное изменение расположения температурных градиентов нулевых температур к северу и востоку. Составлены карты минимальных температур октября на основании растров

Таблица 1. Статистически значимые биоклиматические и температурные показатели, влияющие на географическое (широта, долгота) распределение *Salvinia natans*

Обозначение	Показатели среды	<i>F</i>	<i>p</i>
$t_{\min}$ 10	Минимальные температуры октября	107.2	<0.00001
$t_{\max}$ 10	Максимальные температуры октября	95.95	<0.00001
$t_{\max}$ 04	Максимальные температуры апреля	93.39	<0.00001
$t_{\max}$ 01	Максимальные температуры января	83.46	<0.00001
$t_{\min}$ 01	Минимальные температуры января	68.39	<0.00001
$t_{\max}$ 07	Максимальные температуры июля	58.86	<0.00001
bio_10	Средняя температура самого жаркого квартала	38	<0.00001
bio_01	Среднегодовые температуры	37.6	<0.0001
bio_05	Максимальные температуры самого жаркого месяца	32.6	<0.0001
bio_11	Средняя температура самого холодного квартала	23	<0.0001
bio_16	Количество садков самого влажного квартала	18.68	<0.0001
$t_{\min}$ 04	Минимальные температуры апреля	18.4	<0.0001
bio_18	Количество садков самого жаркого квартала	18.15	<0.0001
bio_13	Количество осадков самого влажного месяца	18	<0.0001
bio_06	Минимальные температуры самого холодного месяца	17.7	<0.0001
bio_09	Средние температуры самого засушливого квартала	16.9	<0.0001
bio_12	Среднегодовое количество осадков	15.33	<0.0001
prec 10	Среднемесячное количество осадков октября	15.32	<0.001
prec 07	Среднемесячное количество осадков июля	13.87	<0.001
bio_15	Сезонное количество осадков	12	<0.001
bio_08	Средние температуры самого влажного квартала	11.34	<0.001

Примечание. *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости. $t_{\min}$ и $t_{\max}$ – минимальная и максимальная температура соответственно.

этого показателя в 1961 г. (рис. 4а) и 2018 г. (рис. 4б) с наложением известных местонахождений *S. natans* для этих лет.

Новые данные о распространении *Salvinia natans* в Ивановской обл. Впервые в области *S. natans* обнаружен А.И. Сорокиным, М.А. Голубевой и Д. Ивано-

вым 17.09.2018 (PLES) в Приволжском р-не, в черте г. Плес, в устье р. Шохонка, где вид формировал незначительные по площади заросли. В этом же году *S. natans* найден еще в трех местообитаниях в заливах Горьковского вдхр. в Приволжском и Заволжском районах. В 2019 г. в устье р. Шохонка

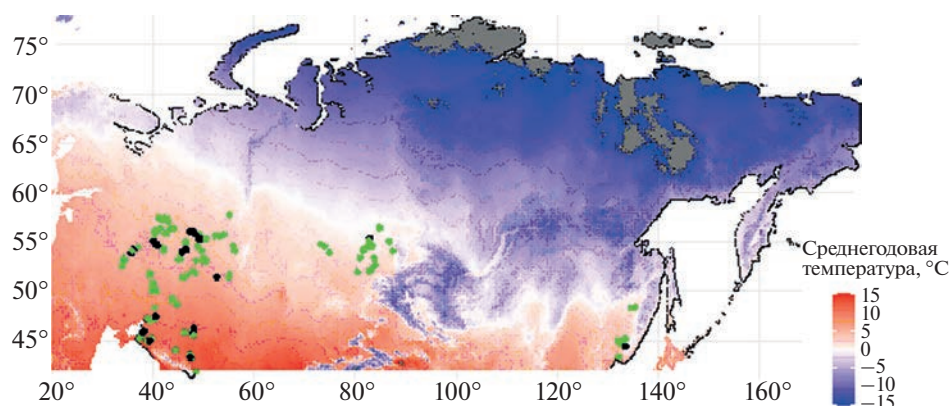


Рис. 2. Среднегодовые температуры и известные местонахождения *Salvinia natans* в России. Черные точки – данные с 1960 г. до 1969 г., зеленые – с 2010 г. до 2018 г.

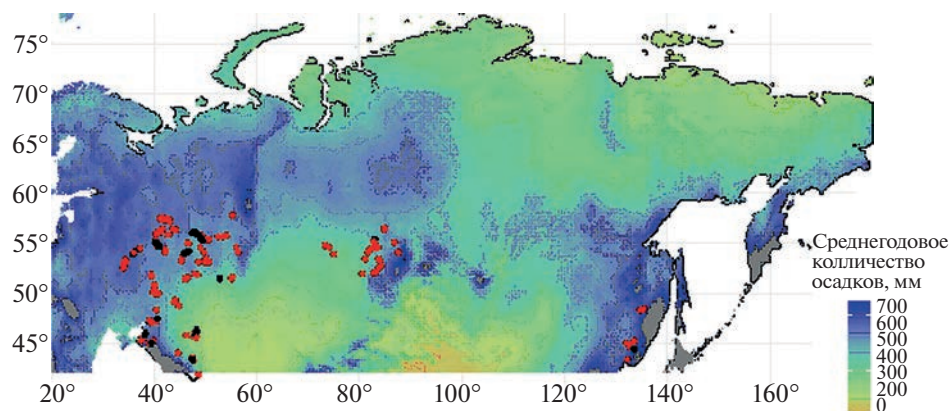


Рис. 3. Среднегодовое количество осадков и известные местонахождения *Salvinia natans* в России. Черные точки – данные с 1960 до 1969 г., красные – с 2010 до 2018 г.

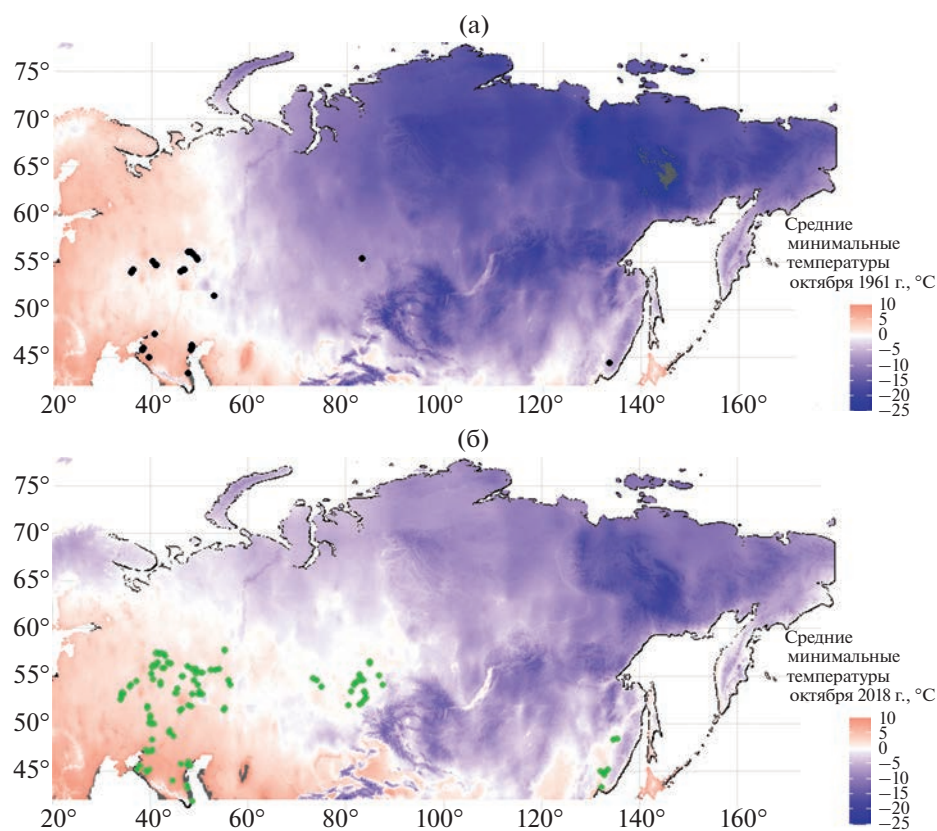


Рис. 4. Средние минимальные температуры октября и известные местонахождения *Salvinia natans* в России: а – до 1961 г., б – до 2018 г.

отмечены незначительная численность популяции и активное спороношение (Сорокин, Голубева, 2020). Имеются указания о находках вида в 2019 г. чуть севернее – в соседней Костромской обл. (Леострин, Ефимова, 2020).

В заливе р. Шохонка площадь зарослей сальвинии в 2018 и 2019 гг. была <10% акватории (Сорокин, Голубева, 2020), по нашим наблюдениям

12.09.2020 г. – <20% и 10.08.2021 г. – >30% при сохранении их общего проективного покрытия в пределах 60–90% (рис. 5, Доп. мат., рис. S1). Это свидетельствует о росте численности популяции. Кроме того, в 2020 и 2021 гг. зарегистрировано развитие пятен сальвинии за пределами залива, в русловой части водохранилища, которые к 2021 г. стали более многочисленными и заметными, рас-

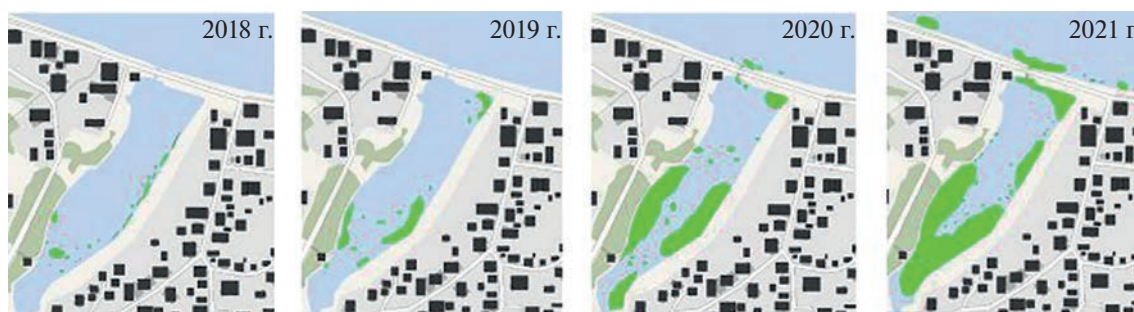


Рис. 5. Изменение площадей, занимаемых *Salvinia natans* в устье р. Шохонка (зеленый цвет).

полагались узкой полосой вдоль берега на протяжении ~150 м.

Также в 2021 г. *S. natans* обнаружен в новых местах в самом Горьковском вдхр. и в его притоках (табл. 2). При обследовании этих же точек ранее в 2019 и 2020 гг. вид не был найден.

На основании литературных данных (Сорокин, Голубева, 2020; Леострин, Ефимова, 2020), гербарных образцов (PLES, IBIW) и собственных сборов составлена карта-схема известных местонахождений вида в Ивановской обл. и на прилегающих территориях (рис. 6).

В результате анализа среднегодовых температур в Ивановской обл. за последние 70 лет (<http://www.pogodaiklimat.ru>), показано, что за этот период они выросли на ~2.5°C (рис. 7). Вычисленный для линии тренда коэффициент корреляции был 0.64 ($p < 0.05$), что подтверждает увеличение температуры со временем.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Распространение *Salvinia natans* на территории России. С начала XX в. до 1950 г. *S. natans* был известен по отдельным указаниям для небольшого числа регионов России: в европейской части во Владимирской, Калужской, Рязанской, Воронежской, Тамбовской, Самарской и Астраханской областях, Республике Башкортостан и Ставропольском крае, в Западной Сибири в Новосибирской обл. и Алтайском крае, на Дальнем Востоке в Приморском крае (рис. 1). Сведения эти явно недостаточны для полного понимания распространения вида и свидетельствуют о слабой изученности водной флоры. Малое число сборов в этот период объясняется историческими факторами. Основные ботанические работы по изучению разнообразия водных растений и их ресурсной значимости начались с конца 50-х–70-е годы, в период массового строительства водохранилищ (Папченко, 2000). К 1963 г. ареал *S. natans* в пределах России оставался примерно таким же (Орлов, 1963) (рис. 8), как до 1950 г. (рис. 1).

Таблица 2. Местонахождения *Salvinia natans* в Ивановской обл.

Район	Местонахождение	Дата	Координаты
Кинешемский	150 м на зап. от с. Решма, залив Горьковского вдхр. и устье р. Решма	15.09.2021	57.413324 N 41.493847 E
Кинешемский	50 м на сев. от дер. Крючиха, Горьковское вдхр.	20.08.2021	57.445136 N 42.244731 E
Юрьеvecкий	700 м на сев.-сев.-вост. от дер. Быстрица, возле пристани Быстрица, Горьковское вдхр.	15.09.2021	57.382026 N 41.841201 E
Юрьеvecкий	Около дер. Люхино, устье р. Тепляшка	16.09.2021	57.152511 N 42.533706 E
Приволжский	300 м на сев. от дер. Спасское, дамба р. Шохонка	10.08.2021	57.442845 N 42.844878 E
Вичугский	дер. Шалдово, общественный пляж, около причала Семигорье, Горьковское вдхр.	21.08.2021	57.40687 N 43.014607 E
Заволжский	На юге от с. Воздвижение, Горьковское вдхр.	09.10.2021	57.493015 N 42.002758 E

Примечание. зап. — запад, сев. — север, сев.-сев.-вост. — север-северо-восток.

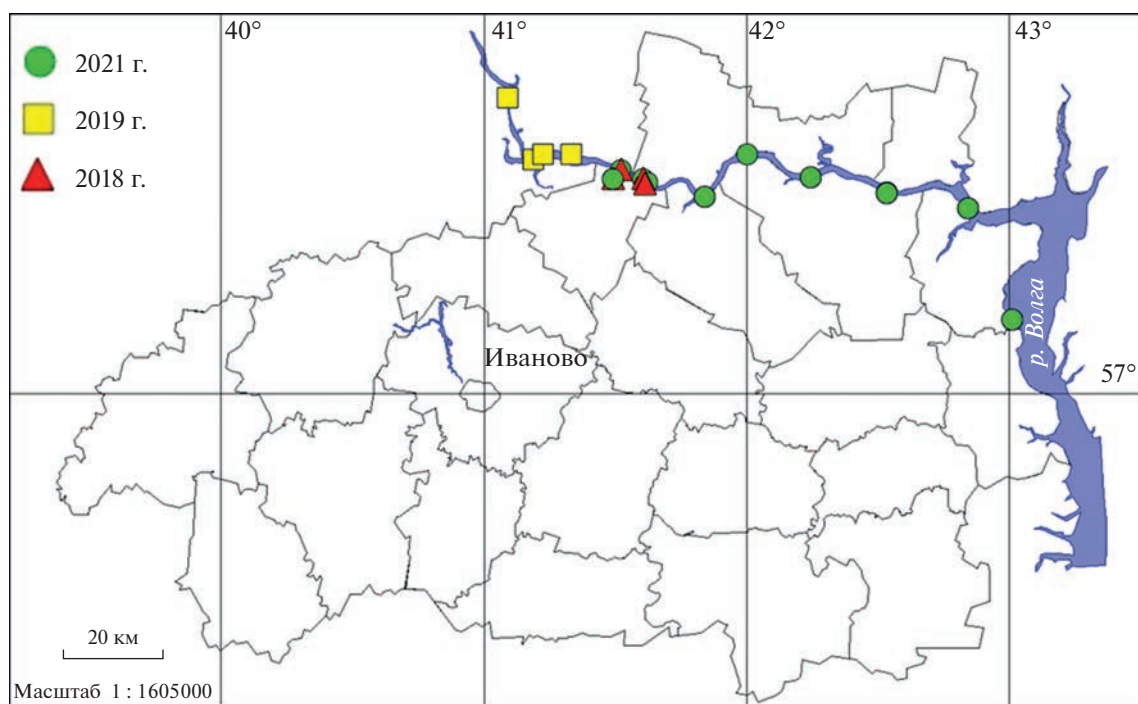


Рис. 6. Местонахождения *Salvinia natans* в Ивановской обл. и на прилегающих территориях.

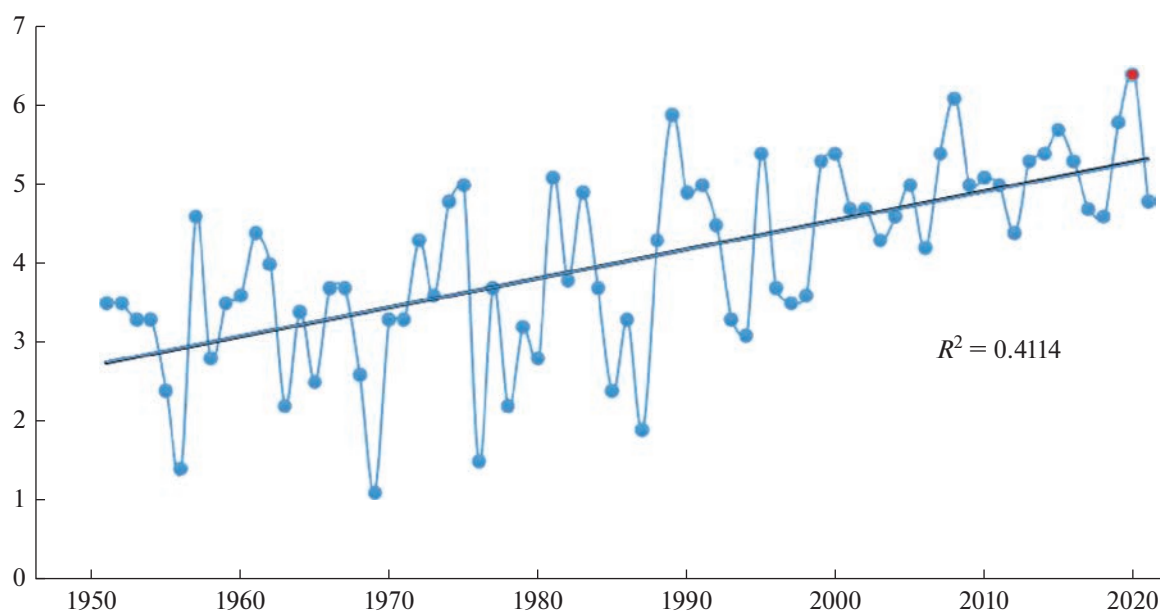


Рис. 7. Среднегодовые температуры в Ивановской обл. с 1951 г. по 2021 г. Красной точкой обозначено максимальное значение среднегодовой температуры в 2020 г.

К 2000 г. число известных находок вида значительно возросло, он был найден в Московской, Тульской, Нижегородской, Кировской, Ульяновской, Саратовской, Волгоградской, Ростовской и Оренбургской областях, в республиках Мордовия, Марий Эл, Удмуртской, Чувашской, Татарстан. Ряд находок зарегистрирован на Кавказе, в

Краснодарском крае, республиках Адыгея, Чеченская, Дагестан, а также в Западной Сибири в Томской, Омской, Кемеровской и Свердловской областях.

В последующие годы вид активно распространялся по регионам, где был ранее известен, занимая новые территории, судя по указаниям в Ин-

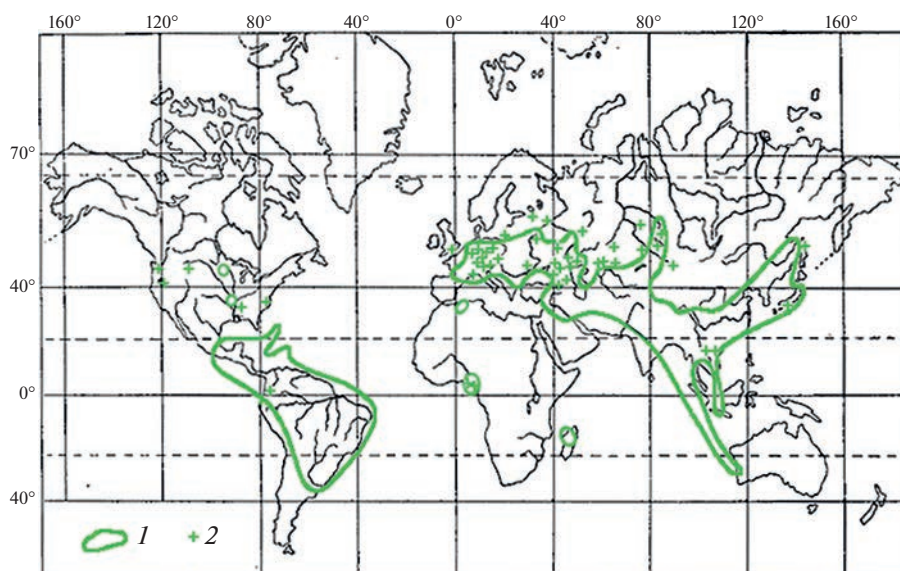


Рис. 8. Распространение рода *Salvinia* (по: Орлов, 1963). 1 – ареал до 1963 г., 2 – ископаемые находки.

тернет-ресурсах (<https://www.inaturalist.org/taxa/168405-Salvinia-natans>; <https://www.plantarium.ru/page/view/item/33564>). Также после 2000 г. *S. natans* отмечен и в новых регионах европейской части России в Ивановской, Костромской, Брянской, Орловской, Пензенской областях, в Пермском крае, Республике Калмыкия, а также на Дальнем Востоке в Забайкальском, Хабаровском краях и в Амурской обл.

До 2000 г. в европейской части России северная граница ареала проходила по 55.5417° с.ш. (Владимирская обл.) и по 55.259722° с.ш. (Пермский край), в Западной Сибири – по 54.58° с.ш. (Омская обл.), на Дальнем Востоке – по 43.567055° с.ш. (Приморский край). На текущий момент она проходит севернее: в европейской части России по 57.468318° с.ш. (Костромская обл.), по 57.801219° с.ш. (Пермский край), в Западной Сибири по 57.65° с.ш. (Томская обл.) и на Дальнем Востоке по 51.95327° с.ш. (Амурская обл.). Судя по этим данным, даже за два последних десятилетия *S. natans* заметно продвинулся на север, что хорошо соотносится с данными из других стран (Bezsmertna et al., 2020; Kłosowski et al., 2020; и др.).

Наблюдения за динамикой вида в Омской обл. также показали продвижение *S. natans* на 200–220 км за последние 25 лет (Ефремов и др., 2018). Таким образом, северная граница распространения вида в России за последние десятилетия сместилась к северу на >200 км во всех трех частях его ареала.

Судя по имеющимся данным, основные коридоры продвижения *S. natans* в России связаны с крупными водными артериями (рис. 1). Вид предположительно распространялся в централь-

ных и восточных регионах европейской части России по р. Волга и ее притокам (реки Ока, Сура, Кама, Клязьма, Самара и др.), в юго-западных и южных регионах – по рекам Дон и Десна с их притоками, на Кавказе – по рекам Кубань, Терек, Кума и др., в Западной Сибири – по р. Обь с притоками (реки Иртыш, Томь и др.), на Дальнем Востоке – по р. Амур и ее притокам. Примечательно, что в Западной Европе продвижение вида на север также связано с крупными реками: Днепр, Висла, Одер (Gałka, Szmeja, 2012; Bezsmertna et al., 2020; Kłosowski et al., 2020).

Изменения в характере распространения вида и рост численности его популяций хорошо прослеживаются на уровне конкретных регионов в достаточно короткий временной отрезок. Так, за 2000–2010 гг. число местонахождений *S. natans* в дельте р. Висла выросло в 3 раза: с 7 до 21 (Gałka, Szmeja, 2012), с 2000-х гг. наблюдается увеличение численности и формирование плотных зарослей во многих водоемах Украины (Bezsmertna et al., 2020; Kotsun et al., 2021). Сходная тенденция наблюдается и в России. Так, в Бирском р-не Башкирии в 2015 г. отмечено массовое развитие сообществ *S. natans* в старицах р. Белая, а в 2016 г. вид зарегистрирован в новых местообитаниях (Шевченко, Артюхин, 2016); в Нуримановском р-не с 2011 по 2016 гг. число находок вида выросло с двух до 11 (Кулуев и др., 2017). Для Омской обл. с 2005 по 2015 гг. обнаружено четыре новых местонахождения вида (Ефремов и др., 2018). Наши наблюдения за популяциями вида в 2019–2021 гг. в Ивановской обл. так же подтверждают быстрое распространение вида (табл. 2, рис. 6). С момента первых указаний *S. natans* в 2018 г. в трех местонахождениях (Сорокин, Голубева, 2020), к 2021 г. их число достигло 11 в пределах области и 15 с учетом

территории соседней Костромской обл. Таким образом, вид заметно продвинулся и на север, и на восток.

Климатические показатели и распространение *S. natans* на территории России. Известно, что температура — один из главных факторов, влияющих на распределение видов водных растений на северных территориях (Gillard et al., 2020). Особенно это важно в случае теплолюбивых видов, к которым относится *S. natans*. На карте среднегодовых температур 1970–2000 гг. (рис. 2) видно, что современный ареал *S. natans* находится в зоне положительных температур и большая его часть приходится на диапазон от 0 до +10°C. Для России известны факты увеличения среднегодовых температур в среднем на 0,45°C, рост которых особенно активно происходил после 1976 г. и в последнее 10-летие.^{4, 5} При этом зоны положительных среднегодовых температур смещаются к северу, где потепление, по многим наблюдаемым показателям, особенно заметно.⁵ Это приводит к значимым изменениям в водных экосистемах. Так, в крупных озерах на севере европейской части России за последние 60 лет наблюдается уменьшение периода ледового покрова, повышение температуры воды и увеличение продолжительности “биологического лета” на 10–24 суток в разных частях региона (Филатов и др., 2014, Filatov et al., 2019), что неизбежно влияет на биоту. По-видимому, в случае с *S. natans* мы видим частный пример результата накопления подобных изменений в водных экосистемах.

Влияние температурных показателей на распространение *S. natans* прослеживается и для конкретного региона. Так, среднегодовые температуры в Ивановской обл. за последние 70 лет выросли на ~2,5°C (рис. 8). Примечательно, что 2020 г., предшествующий массовым новым находкам вида по Горьковскому водохранилищу был аномально теплым за весь период наблюдений⁴ (рис. 7), а 2021 г. характеризовался теплой весной и жарким летом (<http://www.pogodaiklimat.ru>), что способствовало успешному размножению сальвинии (во всех местонахождениях наблюдали массовое спороношение). Можно предполагать увеличение в ближайшие годы числа новых находок *S. natans* в регионе.

При сохранении современных температурных тенденций в европейской части России вид может продвинуться еще больше к северу, западу и востоку уже в ближайшее время, и таким образом занять прежние границы своего исторического ареала (рис. 8). Высока вероятность продвижения *S. natans* к северу и западу в Западной Сибири и на Дальнем Востоке.

Наиболее высокая статистическая значимость связана с показателями минимальных и максимальных температур октября и января, а также максимальных температур апреля и июля (табл. 1). Распределение температур в разные годы периода

1960–2018 гг. заметно изменялось. Составленные для примера карты минимальных температур октября 1961 и 2018 гг. демонстрируют смещение средних минимальных положительных температур незначительно к югу, существенно — к востоку в европейской части России и Западной Сибири, и одновременно к северу и западу на Дальнем Востоке (рис. 4). Влияние октябрьских минимальных температур на географическое распределение вида, вероятно, связано с тем, что внезапное похолодание отрицательно влияет на выживание или препятствует вызреванию спор, поскольку осенью происходит созревание спорангиев и оседание спор на дно (Бобров и др., 1974; Кособокова, Барабанщикова, 2015). Как показали польские исследователи (Szmeja et al., 2016), для микро- и макроспор непродолжительное понижение температуры до –1°C губительно. Эти данные и высокая статистическая значимость показателя минимальных и максимальных температур января (табл. 1) несколько противоречат результатам опытов по влиянию условий хранения спор *S. natans*, проведенных в условиях г. Москва, где один из вариантов экспозиции спор был при естественных температурах (Кособокова, Барабанщикова, 2015), которые в год эксперимента опускались ниже –23°C и были довольно продолжительны (<http://www.pogodaiklimat.ru>), что, судя по данным авторов, не повлияло на прорастание. В дальнейшем установлено, что температура –18°C губительна для спор, а также факт развития нового поколения *S. natans* из спор без периода покоя при комнатном содержании. В природных условиях вынужденный покой представляет собой адаптивный биоритм вида в сезонном климате России и определяется осенне-зимним похолоданием (Барабанщикова, Орлюк, 2021).

Распределение местонахождений *S. natans* на карте среднегодового количества осадков за этот же период 1970–2000 гг. (рис. 5) так же демонстрирует значительный разброс показателей, хотя большее число находок сосредоточено в зонах умеренно-влажного климата с количеством осадков 500–700 мм. При этом незначительное число популяций обитает в условиях более сухого климата в степных регионах юга европейской части России и Западной Сибири. Однако показатели количества осадков в целом заметно менее значимы по сравнению с температурными (табл. 1).

Влияние биоклиматических параметров (табл. 1) хорошо согласуется с особенностями биологии вида (Gałka, Szmeja, 2013; Szmeja et al., 2016; Кособокова, Барабанщикова, 2015; Барабанщикова, Орлюк, 2021). Так, значимость количества осадков летом и осенью можно связать с возможностью более эффективного распространения вегетативных зачатков *S. natans* при повышении уровня воды в водоемах. Избыточная влажность и движение воды способствуют раннему отмиранию старых и фрагментации молодых побегов,

что обеспечивает активизацию вегетативного размножения и расселения вида (Кособокова, Барабанщикова, 2015). При теплом и влажном лете макроспоры активизируются раньше, их прорастание и выживание молодых особей более эффективно, вегетационный период длиннее, количество вегетативных поколений за год больше (Szmeja et al., 2016).

Значения максимальных и минимальных температур октября, января и апреля, лимитируют успешность вызревания спор, их выживание в условиях низких температур, формирование гаметофитов, прорастание спорофита. Так, для *S. natans* указывают следующие сроки прохождения важных жизненных стадий: спорангии в сорусах созревают к концу лета, в сентябре–октябре сорусы оседают на дно и зимуют (Бобров и др., 1974; Gałka, Szmeja, 2013; Кособокова, Барабанщикова, 2015), весной сорусы всплывают, споры высвобождаются и прорастают в гаметофиты в конце апреля–начале мая, точные даты зависят от географического положения, погодных условий конкретного года, сроков наступления половодья (Барабанщикова, Орлюк, 2021). Показано, что молодой спорофит, развивающийся весной (в условиях северной Польши март–апрель) при температуре выше +12°C, очень чувствителен к резкому понижению температуры и погибает при заморозках (Szmeja et al., 2016).

Проблемы охраны *Salvinia natans* на территории России. Ситуация с охраной *S. natans* в разных регионах России весьма неоднозначна. Дополнительная сложность определения статуса охраны связана с жизненной стратегией вида. *Salvinia natans* — типичный г-стратег, способный при благоприятных условиях стремительно разрастаться. Помимо размножения спорами, численность популяции летом и осенью активно увеличивается за счет вегетативного размножения. Для сальвинии характерно резкое колебание численности из года в год, отмеченное многими авторами (Губанов и др., 2002; Gałka, Szmeja, 2012; Кособокова, Барабанщикова, 2015; Pietryka et al., 2018; Агафонов и др., 2019).

При массовом развитии вид способен негативно влиять на водные экосистемы. Известны факты ухудшения качества воды: уменьшение растворенного кислорода, увеличение концентрации фосфора и азота (Gałka, Szmeja, 2012; Wang et al., 2013; 2021). Плотные маты сальвинии пропускают ~10% солнечного света (Gałka, Szmeja, 2012), что приводит к быстрой деградации погруженной водной растительности в водоемах (Gałka, Szmeja, 2012; Bezsmertna et al., 2020; Kotsun et al., 2021). По нашим наблюдениям, на р. Шохонка при увеличении площадей *S. natans* к 2021 г. почти исчезли из состава сообществ макрофиты *Potamogeton perfoliatus* L., *Myriophyllum spicatum* L. и др., а вода в заливе приобрела неприятный гнилостный запах.

В России вид включен в Красные книги 27 регионов (<http://oort.aari.ru/bio/47942>), в пяти из них в последних изданиях исключен. На данный момент он охраняется в 22 регионах, где статус охраны варьирует от одного до пяти (Доп. мат., табл. S2).

S. natans включен в списки бионадзора в тех регионах, где раньше не охранялся, например в Белгородской обл.⁶ Одновременно в новых изданиях некоторых региональных Красных книг наблюдается тенденция к исключению вида из основного списка: в Алтайском крае (Красная книга..., 2016), Воронежской обл. (Агафонов и др., 2019), Новосибирской обл. (Красная книга..., 2018) и др., или понижению его охранного статуса (Республика Марий Эл, Пензенская обл., Республика Татарстан, Чувашская Республика) (Доп. мат., табл. S2). Это свидетельствует в пользу того, что в настоящий момент происходит экспансия *S. natans*. Соответственно, необходимо пересмотреть как саму необходимость охраны, так охранные статусы вида во всех регионах. По нашему мнению, *S. natans* можно оставить в основных списках только там, где он имеет критически низкую численность и встречаемость. Уязвимы популяции, находящиеся близ северных границ ареала и в некоторых южных регионах, где есть риски, связанные с высокой антропогенной нагрузкой и активным преобразованием речных долин. Показано, что в результате изменений гидрохимических показателей воды и чрезмерном эвтрофировании происходит деградация сообществ *S. natans* (Kłosowski et al., 2020). Ограничивающие распространение *S. natans* факторы связаны с географическим положением (температурой в регионе), изменением pH воды, пересыханием водоемов или, наоборот, резким подъемом уровня воды и увеличением глубин >1.5 м, а также с загрязнением.

В связи с расширением ареала вида, его охранный статус стоит ограничить категорией редкости “3”, поскольку угрозы его исчезновения на территории России нет. Для понимания необходимости охраны *S. natans* в каждом конкретном регионе требуются регулярные наблюдения. При обнаружении вида в новых регионах, для начала разумным будет его включение в дополнительный список бионадзора. В текущих изданиях Красных книг охранный статус вида с категориями редкости “1” и “2” выглядит завышенным. Так же стоит исключить *S. natans* из основных охранных списков регионов, в которых зафиксировано восстановление численности (Республика Марий Эл, Татарстан, Чувашская Республика, Пензенская обл.).

Выводы. Водный папоротник *S. natans* за период 1950–2021 гг. заметно расширил свое распространение в европейской, западносибирской и дальневосточной частях ареала в России и про-

⁶ Постановление правительства Белгородской области от 09.09.2019 г. № 377

двинулся на север на >200 км. В 2000-х годах число местонахождений во многих регионах России выросло в разы. В значительной степени это связано с потеплением климата (повышением среднегодовой температуры, минимальных и максимальных температур октября и января, максимальных температур апреля и июля), что определено успешностью прохождения важных стадий жизненного цикла вида. Сохранение существующих климатических тенденций приведет к дальнейшему расширению ареала к северу, востоку и западу в европейской России, к северу и западу в Западной Сибири и на Дальнем Востоке.

В связи с происходящим расширением ареала *S. natans* в России необходимо пересмотреть охранные статусы в новых изданиях региональных Красных книг, а также исключить вид из охранных списков республик Марий Эл, Татарстан, Чувашской республики и Пензенской обл.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Д.Ю. Ефимову и О.Г. Гришуткину (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь при статистической обработке данных и создании климатических карт, М.А. Голубевой (Плещский государственный историко-архитектурный и художественный музей-заповедник) за предоставленные гербарные образцы *Salvinia natans*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии внутренних вод РАН (тема № 121051100099-5) и при финансовой поддержке Правительства Тюменской обл. по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (рис. S1, табл. S1exc, S2) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и доступен по ссылке DOI: 10.31857/S0320965223020146

Рис. S1. Сообщество *Salvinia natans* в устье р. Шохонка, г. Плещ, 10.08.2021.

Табл. S1exc. Местонахождения *Salvinia natans* в России.

Табл. S2. Охранный статус *Salvinia natans* в Красных книгах регионов России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонов В.А., Стародубцева Е.А., Негроров В.В. и др. 2019. Кадастр сосудистых растений, охраняемых на территории Воронежской области. Воронеж: Цифровая полиграфия. С. 370.
- Барабанищкова Н.С., Орлюк Ф.А. 2021. Влияние экспериментальных условий хранения спор сальвинии плавающей (*Salvinia natans* (L.) All., Salviniaceae

- Martinov) на воспроизводство вида // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Т. 20. № 1. С. 49.
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2021010>
- Бобров А.Е., Бобров Е.Г., Федоров А.А., Цвелев Н.Н. 1974. Флора Европейской части СССР. Т. 1. Ленинград: Изд-во "Наука". С. 1.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2002. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Москва: Товарищество научн. изданий КМК. С. 100.
- Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Мурашко Ю.А. 2018. Сальвиния плавающая *Salvinia natans* (L.) All. в Омской области // Экология и география растений и растительных сообществ: Матер. IV междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та; Гуманитарный ин-т. С. 270.
- Косообокова С.Р., Барабанищкова Н.С. 2015. Особенности размножения сальвинии плавающей *Salvinia natans* // Естественные науки. № 2(51). С. 36.
- Красная книга Алтайского края. Т. 1. 2016. Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та.
- Красная книга Новосибирской области: Животные, растения и грибы. 2018. Новосибирск: Типография А. Христолюбова.
- Кулуев Б.Р., Артюхин А.Е., Михайлова Е.В. 2017. Новые находки *Salvinia natans* (L.) All. в Нуримановском районе Республики Башкортостан // Биомика. Т. 9. № 2. С. 136.
- Леострин А.В., Ефимова А.А. 2020. Материалы для флоры Костромской обл. // Turczaninowia. Т. 23. № 2. С. 99.
- Орлов Ю.А. 1963. Основы палеонтологии. Т. 14. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. Москва: Изд-во АН СССР.
- Папченков В.Г. 2000. Динамика гидробиотических исследований в России // Гидробиотика-2000. Тез. докл. V Всерос. конф. по водным растениям. Бюрок. С. 218.
- Сорокин А.И., Голубева М.А. 2020. О находке *Salvinia natans* (L.) All. в Ивановской и Костромской областях // Проблемы ботаники: история и современность: Матер. междунар. науч. конф. (Воронеж, 3–7 февраля 2020 г.). Воронеж: Воронеж. гос. ун-т. С. 346.
- Степанов Н.В. 2003. Высшие споровые растения: учебное пособие. Красноярск: Красноярск. гос. ун-т.
- Филатов Н.Н., Руховец Л.А., Назарова Л.Е. и др. 2014. Влияние изменений климата на экосистемы озер севера Европейской территории России // Уч. зап. Росс. гос. гидромет. ун-та. № 34. С. 48.
- Шевченко А.М., Артюхин А.Е. 2016. К распространению сальвинии плавающей *Salvinia natans* (L.) All. в Республике Башкортостан // Мат. по флоре и фауне Респ. Башкортостан. № 13. С. 121.
- Allen D.J. 2011. *Salvinia natans*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T163996A5688211. [Электронный ресурс] URL: <https://www.iucnredlist.org/species/163996/5688211> (Дата обращения: 15.03.2022).
- Bezsmertna O.O., Heluta V.P., Danylyk I.M. et al. 2020. Distribution of *Salvinia natans* (Salviniaceae, Polypodiopsida), a fern listed in the Red Data Book of Ukraine, within the country // Ukrainian Botanical Journal.

- V. 77. № 3. P. 173.
<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.173>
- Christenhusz M., Lansdown R.V., Bento E.R. et al. 2017. *Salvinia natans*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T163996A85449648. [Электронный ресурс]. <https://www.iucnredlist.org/species/163996/85449648> (Accessed on 12.04.2022).
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: new 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // Int. J. Climatology. V. 37. № 12. P. 4302. [Электронный ресурс] URL: <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html> (Accessed on 20.02.2022).
- Filatov N., Baklagin V., Efremova T. et al. 2019. Climate change impacts on the watersheds of Lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data // Inland Waters Biol. V. 9. № 2. P. 130.
<https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1533355>
- Gałka A., Szmaja J. 2012. Distribution, abundance and environmental conditions of the clonal aquatic fern *Salvinia natans* (L.) All. in the Vistula delta (Baltic Sea Region) // Biodiversity Research and Conservation. V. 28. P. 45.
<https://doi.org/10.2478/v10119-012-0020-7>
- Gałka A., Szmaja J. 2013. Phenology of the aquatic fern *Salvinia natans* (L.) All. in the Vistula Delta in the context of climate warming // Limnol. V. 43. P. 100.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.07.001>
- Gillard M.B., Aroviita J., Alahuhta J. 2020. Same species, same habitat preferences? The distribution of aquatic plants is not explained by the same predictors in lakes and streams // Freshwater Biol. V. 1. P. 11.
<https://doi.org/10.1111/fwb.1347>
- Kłosowski S., Pawlikowski P., Jabłońska E., Podgórska M. 2020. Habitat conditions of the *Salvinia natans* phytocenoses in the Vistula and Odra river valleys in Poland // Tuexenia. V. 40. P. 327.
<https://doi.org/10.14471/2020.40.002>
- Kotsun L., Radzii V., Kotsun B. 2021. Spread monitoring of *Salvinia natans* (L.) All. in the Turia river within the city Kovel // Notes Curr. Biol. V. 1. № 2. P. 8.
<https://doi.org/10.29038/NCBio.21.2.8-14>
- Mucina L., Bülmann H., Dierßen K., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe. Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen and algal communities // Appl. Veg. Sci. V. 19. P. 3.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Pietryka M., Richter D., Podlaska M. 2018. The distribution of *Salvinia natans* (L.) All. in the Odra and the Oława River valleys in Wrocław area (Poland) // Biodiv. Res. Conserv. V. 49. № 1. P. 7.
<https://doi.org/10.2478/biocr-2018-0002>
- Szmaja J., Gałka-Kozak A., Styszyńska A., Marsz A. 2016. Early spring warming as one of the factors responsible for expansion of aquatic fern *Salvinia natans* (L.) All. in the Vistula delta (south Baltic Sea coast) // Plant Biosystems. V. 150. № 3. P. 532.
<https://doi.org/10.1080/11263504.2014.987189>
- Wang J., Zheng Y., Wang G. 2013. Is *Salvinia natans* (L.) All. a Water Quality Improver? // Asian Journal of Chemistry. V. 25. № 11. P. 6159.
<https://doi.org/10.14233/ajchem.2013.14297>
- Wang T., Dou H., Liu C., Yu D. 2021. Decoupling between plant growth and functional traits of the free-floating fern *Salvinia natans* under shifted water nutrient stoichiometric regimes // Flora. V. 281.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151876>

Is Aquatic Fern *Salvinia natans* (Salviniaceae) Rare in Russia?

N. K. Konotop^{1, 2}, Yu. S. Vinogradova^{1, 2}, E. V. Chemeris^{1, *}, and A. A. Bobrov^{1, 3}

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

²Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia

³Tyumen State University, AquaBioSafe, Tyumen, Russia

*e-mail: lechem@ibiw.ru

According to publication and literature, herbarium data, materials of Internet resources, the change in distribution of aquatic fern *Salvinia natans* (Salviniaceae) on Russian territory was traced since the beginning of XX century until 2021, and the current boundaries of its range were determined. Among the bioclimatic and temperature indicators that determine the distribution of *S. natans*, the minimum and maximum temperatures in October and January and the maximum temperatures in April and July showed the highest statistical significance, which is associated with important stages of the life cycle of *S. natans*. Comparison of species localities with climatic and temperature indicators for the time periods of 1960–1969, 2010–2018, 2011–2021 showed that up to 2021 in the European part, West Siberia, and the Far East there was significant spreading of *S. natans* to the north (more than 200 km). A notable increase in the number of records of the species has been found since the 2000s in different regions. For example, in the Ivanovo Region from 2018 to 2021 their number has increased more than three times. The expansion of the species occurs against the background of a noticeable increase in average annual temperatures and changes in other bioclimatic indicators. If present temperature trends continue, *S. natans* will expand its range even further north, east, and west in European Russia, north and west in West Siberia and the Far East. Due to the ongoing expansion of *S. natans*, the premises for the exclusion of the species from a number of regional Red Data Books were discussed.

Keywords: aquatic plants, climate change, Red Data Books, protected species, new records, distribution, Ivanovo Region

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.522.1.(571.64)

НОВЫЙ ВИД СЕКЦИИ *Typha* (*Typha* L., Typhaceae) ИЗ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ о. САХАЛИН

© 2023 г. А. Н. Краснова^а, *, А. Н. Ефремов^б, **

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

^бНаучный центр фундаментальных и прикладных проблем биоэкологии и биотехнологии
Ульяновского государственного педагогического университета, Ульяновск, Россия

*e-mail: krasa@ibiw.ru

**e-mail: stratiotes@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.04.2022 г.

После доработки 30.09.2022 г.

Принята к публикации 03.10.2022 г.

Приведено описание нового вида – рогоза литорального *Typha litoralis* A. Krasnova et Efremov, собранного в прибрежных районах Охотского моря. Габитуально растения отличаются от *T. latifolia* L. и *T. laxmannii* Lepesch., известных для о. Сахалин и Курильских островов. Морфологически новый вид ближе всего к *T. krasnovae* Doweld.

Ключевые слова: род *Typha* L., новый вид, новая подсекция *Litoraliae*

DOI: 10.31857/S0320965223020158, **EDN:** BTPNOC

ВВЕДЕНИЕ

Для о. Сахалин отмечено два вида рода *Typha*: *T. latifolia* L., распространенный повсеместно, и *T. laxmannii* Lepesch., встречающийся в центральной части о. (Ворошилов, 1982; Цвелев, 1996; Смирнов, 2002; Баркалов, Таран, 2004; гербарные сборы; <https://www.gbif.org/species/5289503>; <https://www.gbif.org/species/5289423>). В ранних публикациях (Воробьев, Ворошилов и др., 1974) указывают только *T. latifolia*, либо сведения о данном роде отсутствуют (Шмидт, 1874; Kudo, 1924). В ходе ревизии гербарных коллекций обнаружены растения *Typha*, отличающиеся морфологическими особенностями от ранее известных.

Цель работы – описание нового вида рода *Typha* и его сравнительно-морфологический анализ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили гербарные сборы, хранящиеся в гербарии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW): ~51°24'09" с.ш., ~143°21'37" в.д., Сахалинская обл., Ногликский р-н, окрестности Объединенного берегового технологического комплекса Сахалин Энерджи, водоочистные сооружения, копань, 27.07.2013, А.Н. Ефремов; там же, ~51°24'05" с.ш., ~143°20'51" в.д., временный водоем вдоль дороги, грунт песчаный, рогозовый фитоценоз, 16.08.2017, А.Н. Ефремов; там же, ~51°23'41" с.ш.,

~143°19'38" в.д., временный водоем вдоль дороги, 16.08.2017, А.Н. Ефремов. Также частично просмотрены коллекции гербариев Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW) и Главного ботанического сада РАН им. Н.В. Цицина (МНА). После ревизии к *T. latifolia* отнесены следующие образцы: Сахалин, Тымовский р-н, близ ст. Лонгари, низина в лесополосе, 16.07.1978, Е. Егорова; там же, болото к югу от ст. Лонгари, 30.07.1978, Е. Егорова, а к *T. laxmannii* – Сахалин, Тымовский р-н, пос. Лонгари у железной дороги, 30.07.1978, А.М. Черняева; Тымовский р-н, ст. Лонгари, 30.07.1978, Е. Егорова; Макаровский р-н, пос. Вахрушев, в канаве у шоссе, 29.07.1979, А.М. Черняева. Пестичные цветки исследованы методами световой микроскопии, микрофотографии получены с помощью цифровой камеры USB Electronic Eyepiece 5 MP.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведено описание новой подсекции *Litoraliae* A. Krasnova и нового вида – *T. litoralis* A. Krasnova et Efremov с севера о. Сахалин.

***Litoraliae* A. Krasnova subsect. nov.** Пестичный початок темно-коричневый или черный, коротко-цилиндрический, пестичный цветок в плотно сомкнутом чехле из волосков. Рыльце узко-продолговатом-ромбовидное, вытянутое, по краю волнистое. Завязь веретеновидная, чаще стерильная, на ко-



Рис. 1. Общий вид растений *Typha litoralis* A. Krasnova et Efremov: а — общий вид соцветий; б — общий вид соплодия; в — фитоценоз с доминированием *T. litoralis*.

роткой ножке. Волоски гинофора многочислен-
ные, достигают середины столбика. Семена вере-
теновидные со швом по центру, вверх скошен-
ные, заостренные.

***Litoraliae* A. Krasnova subsect. nov.** Pistillate spa-
dix is dark brown, black, short-cylindrical, in a tightly
closed sheath of hairs. Stigma is narrowly oblong-
rhomboid, elongated, wavy along the edge. Ovary is
fusiform, more often sterile, on a short peduncul. The
hairs of a gynophore are numerous, reaching the mid-
dle of a column. Seeds are fusiform with a raphe in the
center, acuminate.

Holotypus: *Typha litoralis* A. Krasnova et Efremov.

***Typha litoralis* A. Krasnova et Efremov sp. nov.** Сте-
бель до 115 см высотой. Стеблевые листья плос-
кие, снизу слегка толстоватые, на вершине округ-
лые, достигают соцветия. Влагалища 1.6 см ши-
риной, длинные, по краю пленчато-волнистые, с
пленчато-складчатыми ушками, 0.3–0.4 мм. Ты-
чиночная и пестичная части соприкасаются, ино-
гда с промежутком 0.5 см (рис. 1а, 1б). Тычиноч-
ная часть с белыми волосками, 5–10 см длиной.
Тычиночный цветок с одной–четырьмя тычин-
ками, чаще с двумя. Пыльники узкие, 3 мм дли-

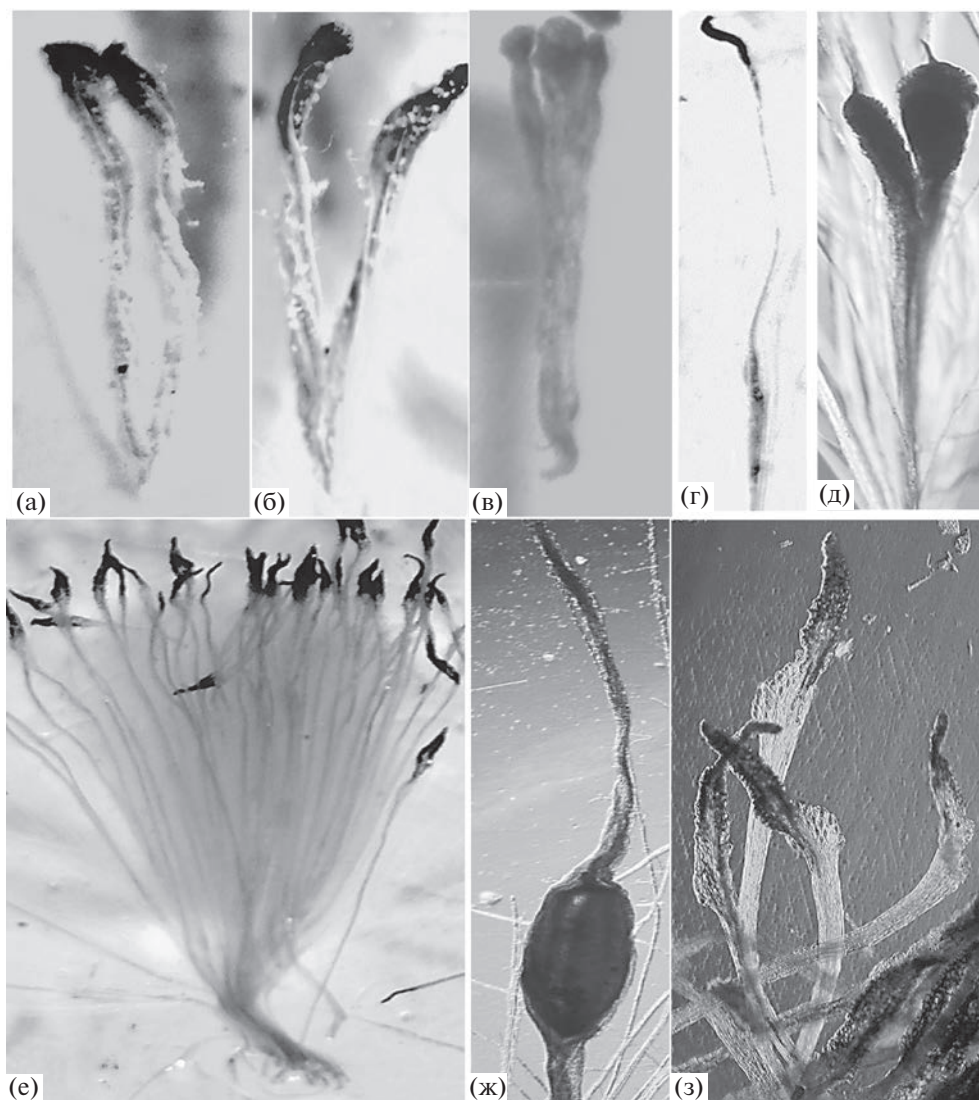


Рис. 2. Тычиночные и пестичные цветки *Typha litoralis* A. Krasnova et Efremov: а–в – тычинки; г, е – пестичные цветки; д – бесплодные цветки (карподии); ж – столбик и завязь; з – пестичные цветки в окружении плотных чехлов из волосков.

ной, 0.25 мм шириной, дважды перекручены (рис. 2а–2в). Пыльца простая, крупная, одиночная. Пестичная часть ≥ 15 см длиной, коротко-цилиндрическая или продолговато-овальная, темно-бурого или черного цвета. Плодущий пестичный цветок 6–9 мм длиной, в плотно сомкнутом чехле из волосков (рис. 2з). Столбик длинный, 3.5–4 мм. Рыльце узко-продолговато-ромбовидное, вытянутое, по краю волнистое, 1.5–2.5 мм длиной (рис. 2г, 2е). Завязь веретеновидная, чаще стерильная, на короткой ножке (рис. 2ж). Бесплодные пестичные цветки (карподии) 2.0–2.5 мм длиной, бледно-серые, на вершине булавовидные, короче волосков гинофора (рис. 2д). Волоски гинофора многочисленные, достигают середины столбика, 6–8 мм длиной. Семена веретеновидные, со швом по центру, вверх скошенные,

заостренные. Цветет в июле–августе и плодоносит в августе–сентябре.

Голотип: Россия, Сахалинская обл., Ногликский р-н, окрестности Объединенного берегового технологического комплекса Сахалин Энерджи, временный водоем вдоль дороги, грунт песчаный, рогозовый фитоценоз, 16.08.2017, А.Н. Ефремов, IBIW.

Растет по обсыхающим мелководным водоемам, в кюветах дорог, коридорах трубопроводов. Образует сообщества с доминированием *T. litoralis* (проективное покрытие до 60–80%) при участии *Equisetum fluviatile* L. (до 10–20%) и *Carex middendorffii* F. Schmidt (1–5%) (рис. 1в). Распространен в северо-восточных районах о. Сахалин.

Таблица 1. Морфологические признаки *Typha latifolia* L. s. str., *T. krasnovae* Doweld = *T. sibirica* A. Krasnova и *T. litoralis* A. Krasnova et Efremov

Признак	<i>T. latifolia</i>	<i>T. krasnovae</i>	<i>T. litoralis</i>
Высота растений, см	150–350	100–250	115
Стеблевые листья:			
ширина, см	0.7–2.0	1.8–2.0	0.6–1.5
форма	Линейные, плоские, вверху заостренные	Линейные, плоские	Линейные, плоские, вверху округлые
влагалища	Прямые, широкопленчатые	Ушки влагалища пленчатые, направлены книзу	Пленчато-волнистые, 1.6 см шириной, с пленчато-складчатыми ушками, 0.3–0.4 м шириной
Число тычинок	1–4	2 или 4	1–4, чаще 2
Форма пыльников	Линейные	Линейные	Линейные, дважды перекрученные
Пестичная часть соцветия:			
форма	Цилиндрическая	Узкоцилиндрическая	Коротко-цилиндрическая или продолговато-овальная
длина, см	10–25	5.5–13.0	5–10
окраска	Темно-коричневая или черная	Черная или бурая	Темно-бурая или черная
Длина пестичного плодущего цветка, мм	1.0–1.5	0.9–1.3	0.6–0.9
Форма рыльца	Ромбовидно-ланцетовидное	Длинно-ромбовидное	Узко-продолговато-ромбовидное, по краю волнистое
Карподий:			
число	1	1	1–3
форма	Округло-обратно-булавовидный	В верхней части округлый	Продолговато-булавовидный
Волоски гинофора	Многочисленные, достигают рыльца	Многочисленные, вверху острые	Многочисленные, короче рыльца
Семя	Веретеновидное	Вальковатое, внизу усеченное	Веретеновидное, со швом по центру, вверху скошенное, заостренное

Примечание. “—” — данные отсутствуют.

Отличается от *T. latifolia* небольшой высотой; влагалищами и пленчато-складчатыми ушками 0.3–0.4 см; тычиночным цветком с узкими дважды перекрученными пыльниками; крупной, одиночной пылью; пестичным цветком 6–9 мм длиной, в плотно сомкнутом чехле из волосков, способствующем сохранению в суровых северных условиях. В то время как у *T. latifolia* пыльники прямые, пыльца в тетрадах, плодущий пестичный цветок без чехла. От *T. krasnovae* = *T. sibirica* отличается узколинейными стеблевыми листьями и формой пестичного початка.

Stem reaches 115 cm in height. Stem leaves are flat, from below slightly rather thick, rounded at apex and reach the inflorescence. Leaf axils are 1.6 cm wide,

long, filmy-wavy on the edge, with filmy-plicate ligules 0.3–0.4 cm. Staminate and pistillate parts are contiguous or occasionally separated by an interval up to 0.5 cm long (рис. 1а, 1б). Axis of stamens part has white hairs, stamens part 5–10 cm by length. Stamens flower has from 1 to 4 stamens, but most only 2. Anthers are narrow, 3 mm long, 0.25 mm wide and twice twisted (рис. 2а–2в). Pollen is simple, large, single. Pistillate part is ≥15 cm long, oblong-oval or short cylindrical, dark-brown or black in color. Fertile flower is 6–9 mm by length, in a tightly closed sheath of hairs (рис. 2з). The column is long, 3.5–4 mm. Stigma narrowly oblong-rhomboid shaped, elongated, wavy along margin, 1.5–2.5 mm long (рис. 2г, 2е). The ovary

is fusiform, often sterile on a short stalk (рис. 2ж). Sterile pistillate flowers (carpodias) are 2–2.5 mm long, pale gray, club-shaped at apex, shorter than gynophore hairs (рис. 2д). Hairs of a gynophore are numerous, reach the middle of the column, 6–8 mm length. Seeds are fusiform, with a raphe in the center, beveled at the top, acuminate. Flowering in July–August, and fruiting in August–September.

Holotypus: Russia, Sakhalin Region, Nogliki District, vicinities of the Sakhalin Energy Onshore Processing Facility, the ephemeral water body along the road, sandy soil, cattail phytocenosis, 16.08.2017, A.N. Efremov, IBIW.

It grows in drying shallow water bodies, in road ditches, pipeline corridors. It forms communities dominated by *T. litoralis* (up to 60–80% of the projective cover) with the participation of *Equisetum fluviatile* L. (up to 10–20%) and *Carex middendorffii* F. Schmidt (1–5%) (рис. 1в). Distributed in the northeastern areas of Sakhalin Island.

From *T. latifolia* it differs in small height; membranous-folded ligules 0.3–0.4 cm; staminate flower with narrow double-twisted anthers; large, solitary pollen; pistillate flower 6–9 mm long, in a tightly closed sheath of hairs, which contributes to preservation in harsh northern conditions. Whereas in contrast *T. latifolia* the anthers are straight, the pollen is in tetrads, the fertile pistillate flower without a sheath. It differs from *T. krasnovae* Doweld = *T. sibirica* A. Krasnova in narrow-linear stem leaves and the shape of the pistillate spadix.

Габитуально исследованные растения по отсутствию прицветника в пестичном цветке отнесены к секции *Typha* подсекции *Litoraliae*. Вид *T. litoralis* ближе всего к *T. krasnovae*, от которого отличаются стеблевыми листьями и формой пестичного початка. Сравнительная морфологическая характеристика *T. litoralis* и близкородственных видов *T. latifolia* L. s. str. (Краснова, 1987) и *T. krasnovae* (Краснова, 1987; Doweld, 2017) приведена в табл. 1.

По-видимому, вид *Typha litoralis* формировался в Северосахалинской климатической области, которая отличается наиболее холодным и континентальным вариантом муссонного климата (Розгазинская-Таран, 2017). Эти суровые экологические условия способствовали выработке холодоустойчивых признаков: плотного чехла из волосков вокруг плодущих пестичных цветков. Возможно, вид проник на север во время миграций холодоустойчивых элементов с континента через мосты суши (Козырева, 1967; Кундышев, Верховская, 1986; Гладенков и др., 2004; Крестов и др., 2009).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690095-4 при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований — проект № 22-22-22222), тема № 0122-2015-0002 “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Список видов сосудистых растений острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин: Матер. Междунар. Сахалинского проекта. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 39.
- Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Гурзенков Н.Н. и др. 1974. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Ленинград: Наука, Ленинград. отд.
- Ворошилов В.Н. 1982. Определитель растений советского Дальнего Востока. Москва: Наука.
- Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б. 2004. Начало формирования межконтинентальных связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // Стратиграфия, геологическая корреляция. Т. 12. № 2. С. 72.
- Козырева Р.В. 1967. Древний Сахалин. Ленинград: Наука.
- Краснова А.Н. 1987. К систематике рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.) на территории СССР // Фауна и биология пресноводных организмов. Ленинград: Наука. С. 43.
- Краснова А.Н., Ефремов А.Н. 2020. Секция *Typha* рода *Typha* L. (Typhaceae): структура, таксономический состав и эволюция // Биология внутр. вод. № 2. С. 1. <https://doi.org/10.31857/S0320965220010118>
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.М. и др. 2009. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. Вып. 56. С. 5.
- Кундышев А.С., Верховская Н.Б. 1986. Палеогеографическая обусловленность направления трансберингийских миграций Биогеография Берингского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 204.
- Розгазинская-Таран А.А. 2017. Флора памятника природы “Остров Лярво” (Сахалинская область) // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. Южно-Сахалинск: Ботан. сад-институт ДВО РАН. Вып. 18. С. 33. <https://doi.org/10.17581/bbgi1806>
- Смирнов А.А. 2002. Распространение сосудистых растений на острове Сахалин. Южно-Сахалинск: Ин-т морской геологии и геофизики Сахалин. науч. центра ДВО РАН.
- Цвелев Н.Н. 1996. *Typha* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Санкт-Петербург: Издательская фирма. Т. 8. С. 356.

Шмидт Ф.Б. 1874. Амгуно-Буреинская флора. Сахалинская флора // Труды Сибирской экспедиции Императорского Русского географического общества. Физический отд. Санкт-Петербург. Т. 2. Ботаническая часть. С. 1.

Doweld A.B. 2017. New names of *Typha* of Northern Eurasia (Typhaceae) // Acta Paleobotanica. № 57(2). P. 233. <https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0010>

Kudo Yu. 1924. Kitakarafuto-Shskubutsu-Chosasho (Flora of Northern Sakhalin) (in Chinese).

New Species of Section *Typha* (*Typha* L., Typhaceae) from the Northern Part of Sakhalin Island

A. N. Krasnova^{1, *} and A. N. Efremov^{2, **}

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

²*Research Center for Fundamental and Applied Problems of Bioecology and Biotechnology,
Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, Russia*

*e-mail: krasa@ibiw.ru

**e-mail: stratiotes@yandex.ru

A description of a new species, the coastal cattail *Typha litoralis*, collected in the coastal areas of the Sea of Okhotsk is given. Habitually, the plants differ from *T. latifolia* and *T. laxmannii*, has been reported Sakhalin Island and the Kuril Islands. The new species is morphologically closest to *T. krasnovae* Doweld.

Keywords: genus *Typha* L., new species, *Typha litoralis*, new subsection *Litoraliae*

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

Amphimonhystrella tropica sp. n. И *Oncholaimus mekongis* sp. n. (Nematoda) р. МЕКОНГ, ВЬЕТНАМ

© 2023 г. В. Г. Гагарин^а, *, В. А. Гусаков^а

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

*e-mail: gagarin@ibiw.ru

Поступила в редакцию 01.04.2022 г.

После доработки 24.05.2022 г.

Принята к публикации 02.06.2022 г.

Приведено иллюстрированное описание двух новых видов свободноживущих нематод: *Amphimonhystrella tropica* sp. n. и *Oncholaimus mekongis* sp. n., обнаруженных в устье р. Меконг во Вьетнаме. *Amphimonhystrella tropica* по размерам тела близка к *A. major* Gagarin, Nguyen Dinh Tu, 2021 и *A. paramonovi* (Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020) comb. nov. От первого вида отличается формой фарингостомы, более толстым телом, более длинным хвостом, отсутствием заднего мешка матки и более длинными спикулами, от второго вида — более толстым телом, относительно более длинными спикулами и иной структурой рулька. Вид *Daptonema paramonovi* Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020 переводится в род *Amphimonhystrella*: *A. paramonovi* (Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020) comb. nov. Приведены дихотомический и рисуночный ключи для определения самцов рода *Amphimonhystrella*. *Oncholaimus mekongis* sp. n. по размерам тела и длине спикул близок к *O. ball* Kreis, 1934 и *O. menzeli* Schneider, 1973. От обоих видов отличается наличием крупной шиповидной щетинки перед клоакой у самцов, расположением вентральной папиллы на хвосте у самцов, более толстым телом, более короткими внешними губными щетинками и более длинным и стройным хвостом у самцов.

Ключевые слова: Вьетнам, р. Меконг, свободноживущие нематоды, *Amphimonhystrella tropica* sp. n., *Oncholaimus mekongis* sp. n

DOI: 10.31857/S0320965223020055, **EDN:** GMHYZB

ВВЕДЕНИЕ

Свободноживущие круглые черви (Nematoda) — одна из наиболее разнообразных и многочисленных современных групп беспозвоночных животных, чьи представители успешно освоили всевозможные биотопы различных континентальных водоемов от промерзающих полярных озер до горячих минеральных источников. Плотность популяций нематод достигает $\sim 1 \times 10^6$ экз./м³, но может быть и выше. Средняя биомасса доходит до 2 г/м² сырой массы или 0.2–0.5 г углерода/м² (Wiesser, Kanwisher, 1960). Благодаря своему интенсивному метаболизму, нематоды с биомассой ~4% биомассы макрофауны создают до 30% продукции всего бентоса (Gerlach, 1978). Виды родов *Amphimonhystrella* и *Oncholaimus* — обычные донные обитатели солоноватых и морских водоемов (Gerlachi, Riemann, 1973, 1974).

Цель работы — описать новые виды из указанных родов, обнаруженные в процессе исследования донной мейофауны в дельте р. Меконг во Вьетнаме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал, в котором обнаружены новые виды нематод, собран в начале декабря 2019 г. в прибрежной и русловой зонах рукава Котьен (Cố Chiên) дельты р. Меконг. Точные координаты и дополнительная информация о местах сбора указаны в соответствующих описаниях видов.

Пробы донных отложений собирали с помощью микробентометра С-1 с диаметром трубки 34 мм (~9 см²). В каждой точке отбирали по три пробы грунта и придонной воды (по 5–10 см каждого слоя), которые объединяли в одну интегральную пробу и фиксировали 4%-ным формалином. В лаборатории пробы фильтровали через сито с размером ячеек 82 × 82 мкм. Оставшееся на сите содержимое окрашивали красителем Бенгальский розовый по методике (Williams D.D., Williams N.E., 1974) и далее просматривали в камере Богорова под бинокулярным микроскопом. Обнаруженных червей извлекали с помощью пипетки и монтировали на глицериновые препараты на предметные стекла. Определение, измере-

Таблица 1. Морфометрическая характеристика *Amphimonhystrella tropica* sp. n.

Признак	Голотип ♂	Паратипы		
		1♂	7♀♀	
			min—max	среднее
<i>L</i> , мкм	724	655	622–726	689
<i>a</i>	20	30	23–29	27
<i>b</i>	5.2	5.0	5.0–5.7	5.3
<i>c</i>	6.3	6.0	5.9–6.8	6.5
<i>c'</i>	4.6	5.5	6.1–7.1	6.8
<i>V</i> , %	—	—	56–61	59
Ширина области губ, мкм	6.1	6.3	5.1–6.9	5.9
Ширина тела, мкм:				
в его среднем отделе	36	22	22–30	26
в области клоаки или ануса	25	20	15–17	16
Длина, мкм:				
внешних губных щетинок	2.5	3.0	2.6–3.1	2.8
стомы	11.2	10.1	8.2–11.0	9.6
фаринкса	139	130	115–137	129
хвоста	115	110	92–117	107
спикул (по дуге)	41	37	—	—
Расстояние, мкм:				
от переднего конца тела до фовеи амфидов	10.4	8.9	7.2–11.0	9.3
от заднего конца фаринкса до вульвы	—	—	242–306	277
от заднего конца фаринкса до клоаки	470	415	—	—
от вульвы до ануса	—	—	148–187	176

Примечание. “—” — отсутствие признака.

ние и фотографирование особей проводили с использованием светового микроскопа Nikon Eclipse 80i, оборудованного принадлежностями для наблюдения методом ДИК-контраста, цифровой камерой Nikon DS-Fi1 и ПК с программой NIS-Elements D 3.2 для анализа и документирования изображений с препаратов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Описание новых видов. Отряд *Monhysterida* Filipjev, 1929. Семейство *Xyalidae* Chitwood, 1951.

Род *Amphimonhystrella* Timm, 1961. Диагноз (по: (Lorenzen, 1977), с изменениями). Длина тела от 380 до 800 мкм. Кутикула кольчатая. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок. Фовеи амфидов в форме круга, расположены сравнительно далеко от переднего конца тела. Фарингостома крупная, удлиненная, с сильно кутикулизованными стенками. Задний мешок матки у большинства видов имеется. Семенники парные. Передний се-

менник расположен слева от кишки, задний — справа. Спикулы сильно изогнуты вентрально. Рулек, как правило, имеется и у большинства видов с дорсальным отростком. Хвост удлиненно-конический, с терминальными щетинками.

Типовой вид: *A. megastoma* Timm, 1961

Amphimonhystrella tropica sp. n. (рис. 1, рис. 2; табл. 1).

Материал. Голотип ♂ (инвентарный номер препарата M23); паратипы: 1♀ (инвентарный номер препарата M20), 1♀ (инвентарный номер препарата M27), 3♀♀ (инвентарный номер препарата M32), 1♂ и 2♀♀ (инвентарный номер препарата M38). Препараты голотипа и паратипов хранятся в коллекции нематод из р. Меконг в лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод РАН (пос. Борок, Ярославская обл., Россия).

Типовое местонахождение. Вьетнам, дельта р. Меконг, рукав Котъен (Cố Chiên), центральная часть русла. Координаты станции: 09°59.503' с.ш., 106°20.541' в.д., глубина 16.0 м,

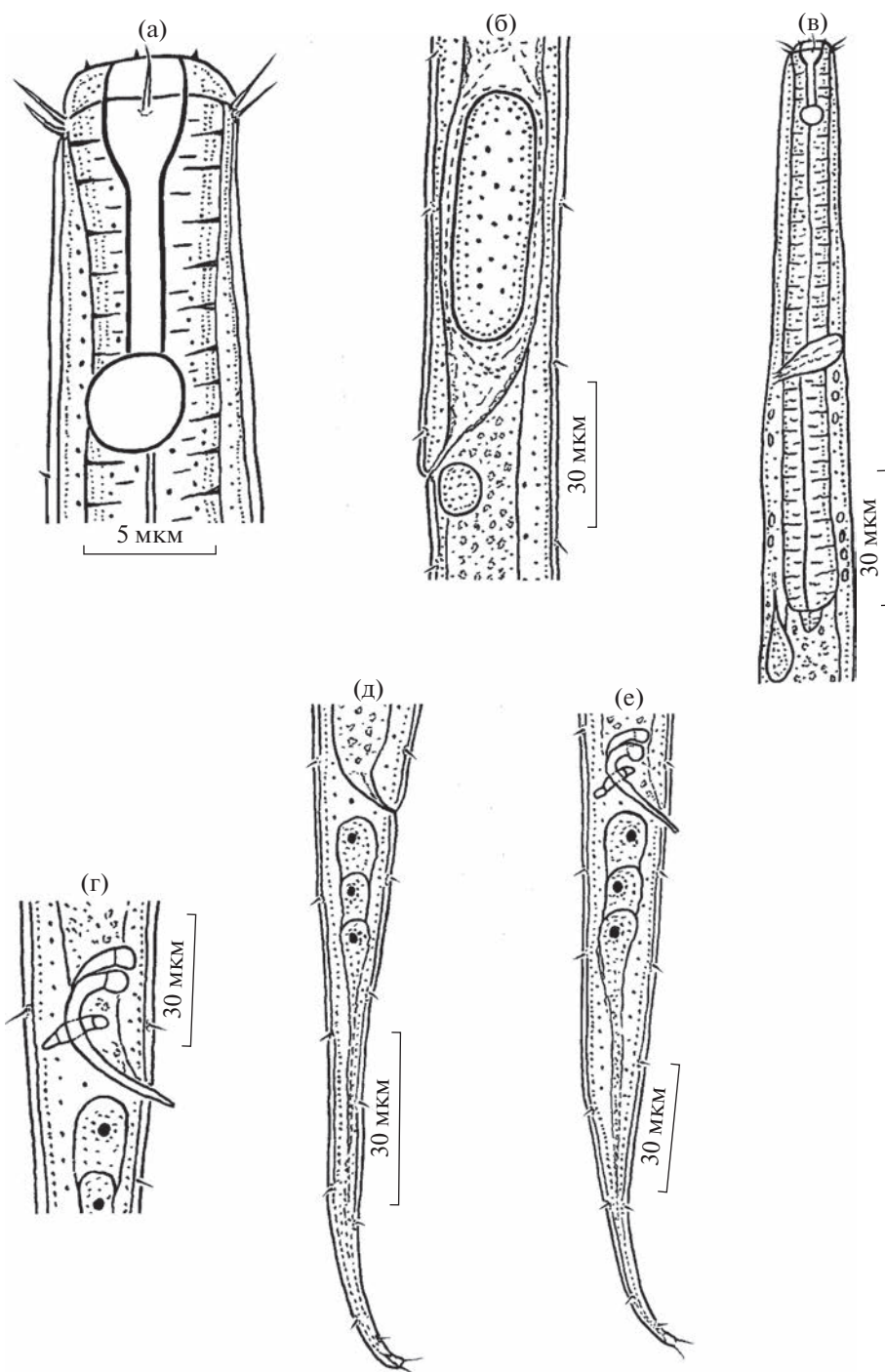
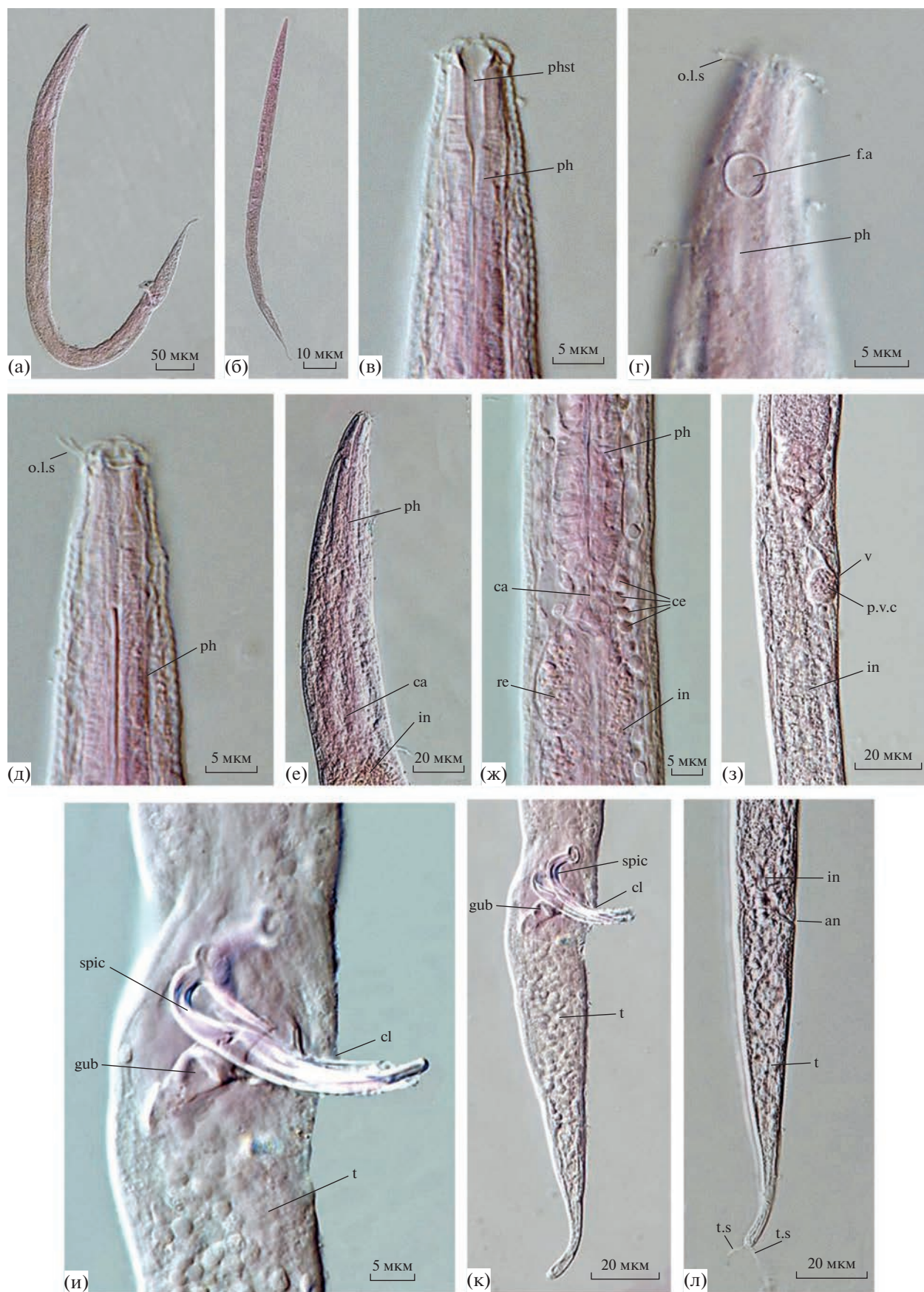


Рис. 1. *Amphimonhystrella tropica* sp. n.: а – голова самца; б – область вульвы; в – передний конец самца; г – область клоаки; д – хвост самки; е – хвост самца.

Рис. 2. Самец (а, в, г, е, ж, и, к) и самка (б, д, з, л) *Amphimonhystrella tropica* sp. n.: а, б – общий вид; в, г, д – голова; е – передний конец тела; ж – область кардия; з – область вульвы; и – область клоаки; к, л – хвост. ап – анус, са – кардий, се – целомит, кл – клоака, f.a – фовая амфида; gub – рулек; in – кишка; o.l.s – внешние губные щетинки; rh – фаринкс; rhst – фарингостом; p.v.c – поствульварная клетка; re – ренетта; spic – спикула; t – хвост; t.s – терминальная щетинка; v – вульва.



грунт — серая плотная глина, соленость воды у дна 17.7 г/л. Сбор 05.12.2019 г.

Дополнительные местонахождения. Особи паратипов обнаружены в рукаве Котьен в следующих точках: 1. прибрежная часть русла, координаты: 09°59.433' с.ш., 106°20.394' в.д., глубина 3.5 м, грунт — серая заиленная глина с песком, соленость воды у дна 1.3 г/л, сбор 05.12.2019 г.; 2. центральная часть русла, координаты: 09°52.547' с.ш., 106°31.773' в.д., глубина 12.5 м, грунт — песок с серо-коричневым глинистым илом, соленость воды у дна 28.8 г/л, сбор 06.12.2019 г.; 3. прибрежная часть русла, координаты: 09°52.622' с.ш., 106°31.965' в.д., глубина 2.5 м, грунт — плотный песок с серой глиной, соленость воды у дна 12.7 г/л, сбор 06.12.2019 г.; 4. прибрежная часть русла, координаты: 09°56.529' с.ш., 106°27.291' в.д., глубина 4.0 м, грунт — плотный песок с серой глиной, соленость воды у дна 5.5 г/л, сбор 06.12.2019 г.

Описание. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 1.

Самцы. Мелкие, стройные черви. Передний конец тела сужен. Кутикула мелкокольчатая, тонкая. Толщина кутикулы в среднем отделе тела ~1 мкм. Соматические щетинки короткие и редкие. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок. Длина внешних губных щетинок 2.5–3.0 мкм, что равно 41–48% ширины области губ. Головные щетинки длиной ~1.5 мкм. Внешние губные щетинки и головные щетинки расположены близко друг к другу, образуя единый общий круг. Хейлостомы сравнительно маленькая. Фарингостома длинная и разделена на два отдела: передний — широкий и короткий, задний — длинный и узкий. Стенки фарингостомы сильно кутикулизованы. Фовеи амфидов в форме круга диаметром 4.2–4.9 мкм, расположены на расстоянии 8.9–10.4 мкм от переднего конца тела. Фаринкс мускулистый, только слегка расширяется к своему основанию. Кардий маленький, вдаётся в просвет средней кишки. В полости тела, на уровне задней половины фаринкса имеются многочисленные мелкие целомиты. Небольшая мешковидная ренетта расположена на уровне начала средней кишки.

Семенников два, противопоставленные. Передний семенник расположен слева от кишки, задний — справа. Спикулы тонкие, с головками. Проксимальные концы спикул сильно изогнуты вентрально. Длина спикул 37–41 мкм, что в 1.8–1.9 раза больше диаметра тела в области клоаки. Рулек маленький, с двумя дорсальными отростками. Хвост удлинённо-конический, постепенно сужается. Три каудальные железы плохо заметны. Спиннерета короткая. Субтермальные щетинки на хвосте длиной 2.0–2.5 мкм.

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Кутикула тонкокольчатая. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок. Длина внешних губных щетинок 1.8–2.0 мкм, длина головных щетинок около 1.5 мкм. Внешние губные щетинки и головные щетинки расположены в единый круг. Фарингостома крупная, разделена на два отдела: передний отдел широкий и короткий, задний отдел более длинный и узкий. Стенки фарингостомы сильно кутикулизованы. Длина общей стомы 8.2–11.0 мкм, что в 1.5–1.7 раза превышает ширину области губ. Фаринкс мускулистый, слегка расширяется к своему основанию. Кардий маленький, вдаётся в просвет средней кишки. В полости тела на уровне заднего конца фаринкса имеются многочисленные мелкие целомиты. Ренетта расположена на уровне начала средней кишки. Длина ректума равна или немного меньше диаметра тела в области ануса.

Яичник один, передний, прямой, сравнительно длинный, расположен слева от средней кишки. Вульва постэкваториальная, в форме продольной щели. Губы вульвы не склеротизированы и не выступают за контуры тела. Вагина сравнительно короткая и наклонена к переднему концу тела. Матка обширная, заполнена многочисленными сперматозоидами. У одной самки в матке обнаружено одно яйцо размером 51 × 26 мкм. Задний мешок матки отсутствует. Однако у всех самок наблюдается поствульварная округлая клетка. Хвост удлинённо-конический, постепенно сужается. Терминальные щетинки на хвосте длиной 2.0–2.5 мкм.

Дифференциальный диагноз. *A. tropica* sp. n. по размерам тела близка к видам *A. major* Gagarin, Nguyen Dinh Tu, 2021 и *A. paramonovi* (Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020) comb. nov. (табл. 2). От первого вида отличается формой фарингостомы (у нового вида фарингостома разделена на два отдела, у *A. major* фарингостома единая, цельная, слегка сужена к заднему концу); менее стройным телом ($a = 20$ –30 против $a = 32$ –38 у *A. major*); более длинным хвостом ($c = 5.9$ –6.8 против $c = 8.0$ –8.5 у *A. major*); отсутствием заднего мешка матки (у самок *A. major* этот мешок имеется); более длинными спикулами (длина спикул 37–41 мкм против 25–26 мкм у *A. major*) и формой спикул (Gagarin, Nguyen Dinh Tu, 2021). От второго вида отличается более толстым телом ($a = 20$ –30 против $a = 30$ –40 у *A. paramonovi*), более длинными спикулами (длина спикул 37–41 мкм, против 22–26 мкм у *A. paramonovi*) и структурой рулька (у нового вида рулек с двумя дорсальными отростками, у *A. paramonovi* рулек без дорсальных отростков и в форме тонкого жёлоба) (Фан Ке Лонг и др., 2020).

Этимология. Видовое название означает “тропический”, “из тропиков”.

Морфологические и таксономические замечания. Род *Amphimonhystrella* Timm, 1961 был обоснован для вида *A. megastoma* Timm, 1961 (Timm, 1961). Род морфологически очень близок к роду *Daptonema* Cobb, 1920 и отличается от него только по одному признаку: формой фарингостомы. У нового рода фарингостома крупная, длинная и сильно кутикулизована, у видов рода *Daptonema* фарингостома маленькая, в форме мелкой воронки, ее стенки слабо кутикулизованы (Fonseca, Bezerra, 2014).

В состав рода *Amphimonhystrella* в настоящее время входят семь видов. Вид *A. megastoma* Timm, 1961 описан по единственному самцу из прибрежной мелководной зоны Бенгальского залива (Timm, 1961). Вид характеризуется довольно крупной стомой, длинными внешними губными щетинками и отсутствием рулька в спикулярном аппарате самца (табл. 2; рис. 3). Вид *A. unita* Lorenzen, 1977 описан по одной самке и одному самцу из пролива Скагерак (Scagerak Strait) (Lorenzen, 1977). Имеет довольно маленькие размеры, короткие внешние губные щетинки, короткие спикулы (длиной 16 мкм) и очень длинный задний мешок матки. Вид *A. bullacauda* Tchesunov, Milyutina, 2005 найден в прибрежной зоне Вьетнама. Имеет довольно короткое и толстое тело и сравнительно маленькую стому (рис. 3, табл. 2). Вид *A. parva* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2009 опи-

сан из мангровых зарослей в дельте р. Меконг (Вьетнам). Характеризуется сравнительно малыми размерами тела, сравнительно далеко от переднего конца тела расположенными фовеями амфид и короткими спикулами. Вид *A. major* Gagarin, Nguyen Tu, 2021 обнаружен в мангровых зарослях устья р. Ук (Вьетнам). Имеет сравнительно короткий хвост и сравнительно длинные внешние губные щетинки (рис. 3, табл. 2). Вид *A. paramonovi* (Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020) comb. nov. описан из мангровых зарослей в дельте р. Иэн (Вьетнам) как *Daptonema paramonovi* Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020 (Фан Ке Лонг и др., 2020). Поскольку нематоды данного вида имеют довольно крупную фарингостому с сильно кутикулизованными стенками, мы переводим *A. paramonovi* в род *Amphimonhystrella* Timm, 1961: *A. paramonovi* (Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020) comb. nov. Нематоды этого вида имеют сравнительно длинную фарингостому, разделенную на два отдела, и своеобразное строение рулька (в форме узкого желоба, лишённого дорсального отростка (рис. 3)). Вид *A. tropica* Gagarin, Gusakov sp. n. найден в устье р. Меконг (Вьетнам), имеет характерное строение фарингостомы (разделена на два отдела), довольно длинное и толстое тело и крупные спикулы (их длина 37–41 мкм) (рис. 1, 2; табл. 1).

Ниже приведены рисуночный и дихотомический ключи для определения самцов видов рода *Amphimonhystrella*.

Дихотомический ключ для определения самцов видов рода *Amphimonhystrella* Timm, 1961

1. Длина внешних губных щетинок 8 мкм; рулек отсутствует	<i>A. megastoma</i>
– Длина внешних губных щетинок <8 мкм; рулек имеется	2
2. Рулек без дорсального отростка	<i>A. paramonovi</i>
– Рулек с дорсальным отростком	3
3. Фарингостома разделена на два отдела; длина спикул 37–41 мкм	<i>A. tropica</i> sp. n.
– Фарингостома единая, цельная; длина спикул <30 мкм	4
4. Длина тела 740–797 мкм; длина внешних губных щетинок 4.0–4.5 мкм	<i>A. major</i>
– Длина тела <500 мкм; длина внешних губных щетинок <4.0 мкм	5
5. Длина стомы 4.0–4.5 мкм; $c = 4.7–6.0$ мкм	<i>A. parva</i>
– Длина тела 5 мкм и более; c более	6
6. Длина стомы 5.0 мкм; длина внешних губных щетинок 1.5 мкм	<i>A. unita</i>
– Длина стомы 5.0–6.0 мкм; длина внешних губных щетинок 2.3–3.5 мкм	<i>A. bullacauda</i>

Отряд **Enoplida** Filipjev, 1929.

Сем. **Oncholaimidae** Filipjev, 1916

Род *Oncholaimus* Dujardin, 1845. Диагноз (по: Smol, Coomans, 2005). Левый субвентральный зуб крупнее правого субвентрального зуба и дорсаль-

ного зуба. Самки монодельфные, продельфные с антидромным загнутым яичником. Система де Мана хорошо развита, терминальные протоки и поры присутствуют в различных вариантах и отсутствуют у неполовозрелых самок. Самцы диор-

Таблица 2. Основные морфометрические признаки самцов валидных видов рода *Amphimonhystrella*

Признак	<i>A. bullacauda</i>	<i>A. megastoma</i>	<i>A. parva</i>	<i>A. unita</i>	<i>A. major</i>	<i>A. paramonovi</i>	<i>A. tropica</i> sp. n.
<i>L</i> , мкм:	443–487	524	388–447	485	740–797	519–609	724, 655
<i>a</i>	28–35	28	32–47	36	32–38	30–40	20, 30
<i>b</i>	4.0–4.4	5.2	4.1–4.7	4.9	5.7–6.2	5.1–6.2	5.2, 5.0
<i>c</i>	6.7–7.4	11.0?	4.7–6.0	6.9	8.0–8.5	6.4–7.6	6.3, 6.0
<i>c'</i>	5.1–6.5	3.0?	7.3–8.7	6.0	5.4–5.8	5.0–6.5	4.6, 5.5
Длина, мкм:							
стомы	5.0–6.0	20	4.0–4.5	~6.0	12.5–13.0	10.0–10.8	11.2, 10.1
внешних губ- ных щетинок	2.5–3.5	8.0	2.0–3.0	~1.5	4.0–4.5	2.0–2.5	2.5, 3.0
спикулы (по дуге)	14.0–15.5	20	15–17	16	25–26	22–26	41, 37
Наличие и структура рулька	Имеется с дорсальным отростком	Отсутствует	Имеется с дорсальным отростком	Имеется с дорсальным отростком	Имеется с дорсальным отростком	Имеется без дорсального отростка	Имеется с дорсальным отростком
Отношение длины внешних губных щетинок к ширине обла- сти губ, %	65–75	~100	45–55	35–45	65–70	35–45	41, 48

Примечание. Значения признаков указаны согласно числу промерянных особей нематод. У вида *A. unita* и *A. megastoma* промерен только 1 самец. У нового вида *A. tropica* sp.n. промерены 2 самца (голотип и паратип, см. табл. 1), значения указаны через запятую. У остальных видов измерены более 3 особей самцов, указаны минимальное и максимальное значение признака.

хные. Спикулы короткие, рулек отсутствует. Хвост короткий.

Типовой вид: *O. attenuatus* Dujardin, 1845

Oncholaimus mekongis sp. n. (рис. 4, рис. 5; табл. 3).

Материал. Голотип ♂, инвентарный номер препарата 103/05; паратипы: 4♂♂, 1♀. Препараты

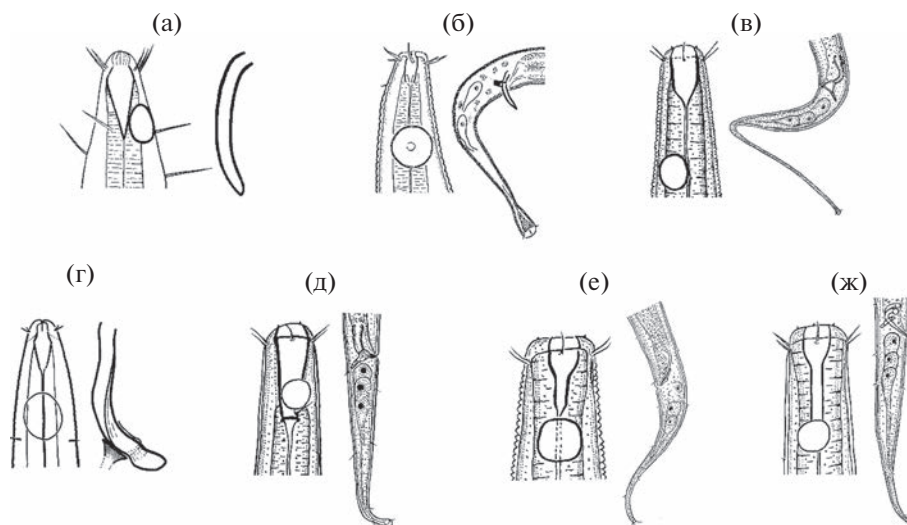


Рис. 3. Рисуночный ключ для определения самцов видов рода *Amphimonhystrella* Timm, 1961: а – *A. megastoma* Timm, 1961 (по: Timm, 1961); б – *A. bullacauda* Tchesunov, Miljutina, 2005 (по: Tchesunov, Miljutina, 2005); в – *A. parva* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2009 (по: Гагарин, Нгуен Ву Тхань, 2009); г – *A. unita* Lorenzen, 1977 (по: Lorenzen, 1977); д – *A. major* Gagarin, Nguyen Dinh Tu, 2021 (по: Гагарин, Nguyen Dinh Tu, 2021); е – *A. paramonovi* (Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020) comb. nov. (по: Фан Ке Лонг, Нгуен Динь Ты, Гагарин, 2020); ж – *A. tropica* Gagarin, Gusakov sp. n. (по: Гагарин, Gusakov, настоящая статья).

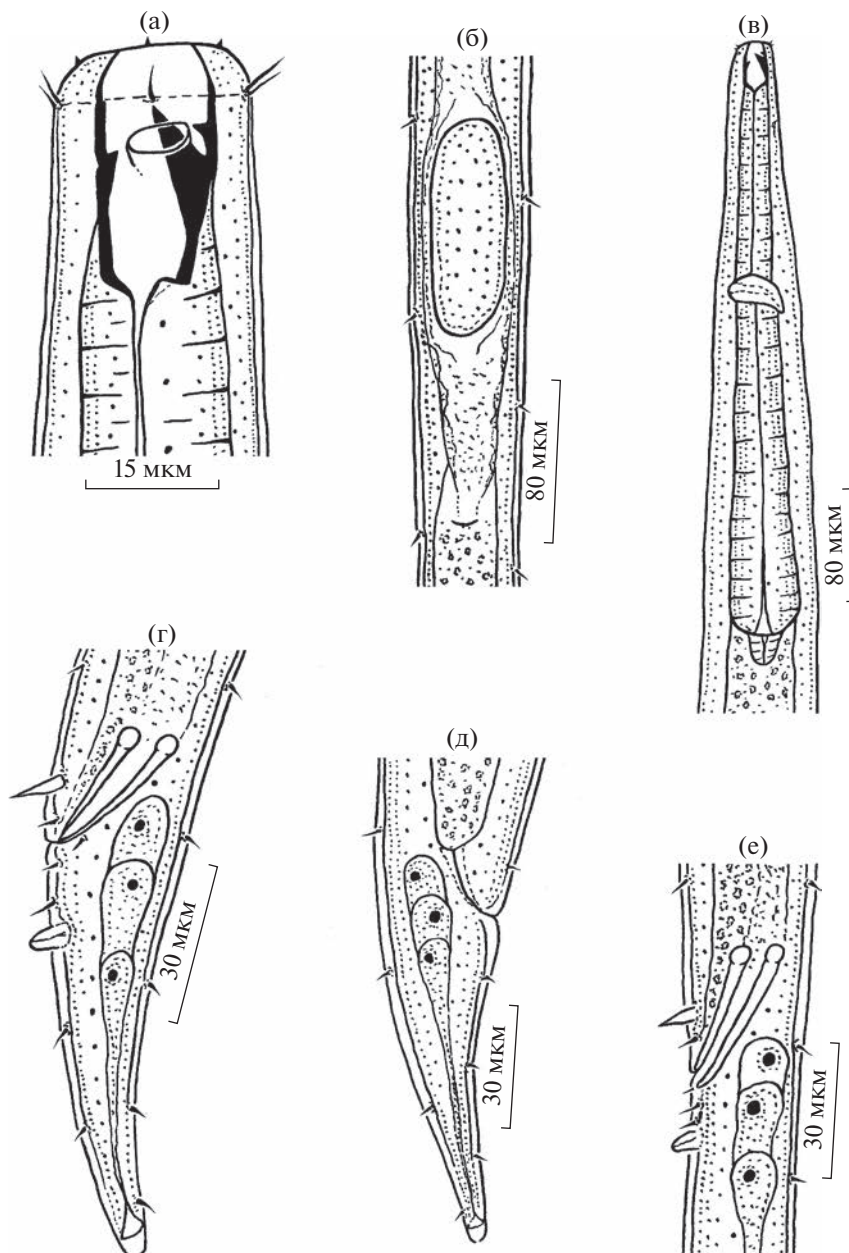


Рис. 4. *Oncholaimus mekongis* sp. n.: а — голова самца; б — область вульвы; в — передний конец самца; г — хвост самца; д — хвост самки; е — область клоаки.

голотипа, трех самцов-паратипов и самки-паратипа хранятся в Гельминтологическом музее РАН, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Центр паразитологии (г. Москва, Россия).

Типовое местонахождение. Вьетнам, дельта р. Меконг, рукав Котьен (Cố Chiên), центральная часть русла. Координаты станции: 09°52.547' с.ш., 106°31.733' в.д., глубина 12.5 м, грунт — песок с серо-коричневым глинистым илом, соленость воды у дна 28.8 г/л. Сбор 06.12.2019 г.

Дополнительное местонахождение. Один самец из паратипов обнаружен в рукаве Котьен в прибрежной части русла в точке с координатами: 09°52.622' с.ш., 106°31.965' в.д., глубина 2.5 м, грунт — плотный песок с серой глиной, соленость воды у дна 12.7 г/л. Сбор 06.12.2019 г.

Описание. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 3.

Самцы. Тело длинное и тонкое. Кутикула гладкая, 2.0 мкм толщиной в среднем отделе тела. Соматические щетинки короткие и редкие. Голова плохо обособлена от остального тела. Губы

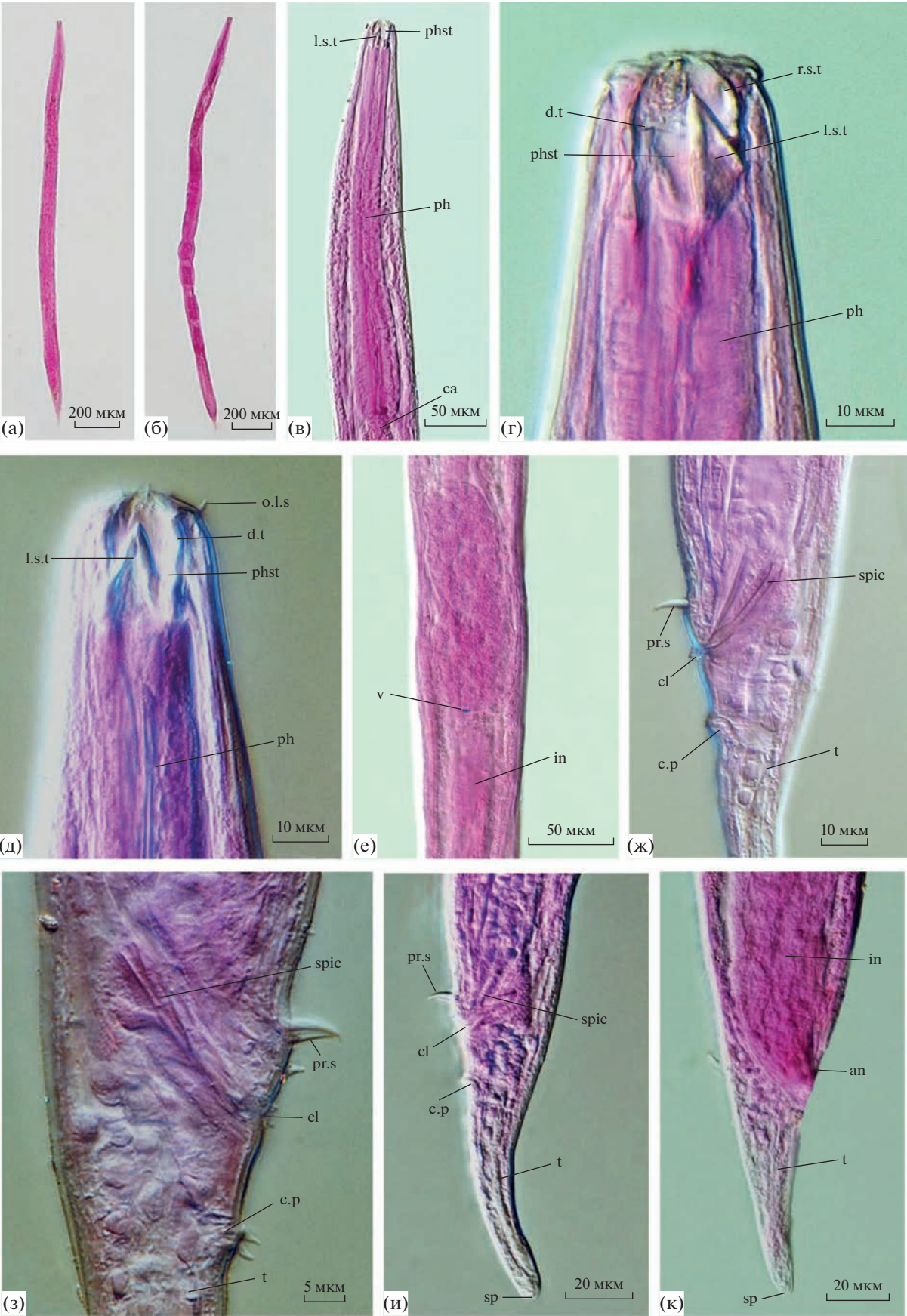


Рис. 5. Самец (а, в, г, ж, з, и) и самка (б, д, е, к) *Oncholaimus mekongis* sp. n.: а, б — общий вид; в — передний конец тела; г, д — голова; е — область вульвы; ж, з — область клоаки; и, к — хвост. ап — анус, с.р — каудальная папилла; са — кардий, cl — клоака, d.t — дорсальный зуб, in — средняя кишка, l.s.t — левый субвентральный зуб, ph — фаринкс; phst — фарингостома; pr.s — преклоакальная щетинка, r.s.t — правый субвентральный зуб, sp — спиннерета, spic — спикула; t — хвост; v — вульва.

сравнительно низкие. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме коротких и тонких щетинок.

Длина внешних губных щетинок 4.3–4.6 мкм. Головные щетинки немного короче. Фарингостома (ротовая полость) обширная, бочонковидная, с сильно кутикулизированными стенками. В ротовой полости три зуба. Левый субвентральный зуб намного крупнее правого субвентрального и дорсального зубов. Длина ротовой полости в 1.3–1.6 раза больше ширины области губ. Фовеи амфидов кармановидные, расположены на уровне середины или передней половины длины ротовой полости. Фаринкс мускулистый, слегка расширяется к своему основанию. Кардий удлинненно-конический, вдается в просвет средней кишки. Ренетта и ее канал не обнаружены. Экскреторная пора расположена на расстоянии 65–72 мкм от переднего конца тела.

Семенники парные, противопоставленные и расположены слева от средней кишки. Спикулы тонкие, слегка изогнуты, их длина равна или слегка превышает диаметр тела в области клоаки.

Рулек отсутствует. Перед клоакой расположена крупная, шиповидная щетинка. Вокруг клоаки также расположены мелкие щетинки. Хвост сравнительно короткий, удлинненно-конический, вентрально загнут. Одна папилла расположена на хвосте, вентрально и довольно близко к клоаке. Каудальные щетинки короткие. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

Самка. По общей морфологии подобна самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Кутикула гладкая. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок. Длина внешних губных щетинок 4.4 мкм. Головные щетинки немного короче. Фовеи амфидов расположены на уровне передней половины длины ротовой полости. Ротовая полость бочонковидная, с сильно кутикулизированными стенками. Ее размеры 30×17 мкм. В ротовой полости три зуба, причем левый субвентральный зуб намного крупнее правого субвентрального и дорсального зубов. Фаринкс мускулистый, слегка расширяется к своему основанию. Кардий удлинненно-конический, вда-

Таблица 3. Морфометрическая характеристика *Oncholaimus mekongis* sp. n.

Признак	Голотип ♂	Паратипы		
		4♂♂		1♀
		min–max	среднее	
L, мкм	2253	1913–2173	2051	2318
a	26	23–29	27	29
b	5.7	5.4–5.8	5.6	6.0
c	24.8	22.2–27.5	24.5	30.9
c'	3.3	2.8–3.1	3.0	2.4
V, %	—	—	—	81.5
Ширина области губ, мкм	22	20–25	22	24
Ширина стомы, мкм	15	14–20	16	17
Ширина тела, мкм:				
в его среднем отделе	87	66–90	78	81
в области клоаки или ануса	28	26–31	29	31
Длина, мкм:				
внешних губных щетинок	4.7	4.3–4.6	4.4	4.4
стомы	28	27–29	29	30
фаринкса	398	357–378	368	386
хвоста	91	79–90	84	75
спикул (по дуге)	29	31–33	32	—
Расстояние, мкм:				
от заднего конца фаринкса до вульвы	—	—	—	1504
от заднего конца фаринкса до клоаки	1764	1470–1722	1549	—
от вульвы до ануса	—	—	—	353

ется в просвет средней кишки. Длина ректума примерно равна диаметру тела в области ануса.

Яичник один, передний, загнут. Вульва в форме поперечной щели. Вагина короткая, с тонкими стенками, наклонена к переднему концу тела. Матка обширная, заполнена сперматозоидами. В матке три яйца размером 111–152 × 49–68 мкм. Строение системы de Mana разглядеть не удалось. Хвост сравнительно короткий, удлинено-конический, слегка загнут вентрально. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

Дифференциальный диагноз. В состав рода *Oncholaimus* Dujardin, 1845 входят ~120 валидных видов (Smol, Mithumbi, Sharma, 2014; Bezerra et al., 2022). Род можно разделить на несколько видовых групп. Виды, самцы которых имеют на хвосте вентральную папиллу, формируют видовую группу “*oxyuris*”. В ее состав в настоящее время входят 20 видов (Gagarin, Gusakov, 2016; Tahseen et al., 2016; Tauheed, Ahmad, 2016; Qun, Yong, 2017). *O. mekongis* sp. n. по размерам тела и длине спикул морфологически ближе всего к видам *O. balli* Kreis, 1932 и *O. menzeli* Schneider, 1937. Отличается от обоих видов наличием крупной шиповидной щетинки перед клоакой; положением вентральной папиллы на хвосте самцов (расположена в передней половине хвоста, у *O. balli* и *O. menzeli* – в задней половине), относительно более толстым телом ($a = 23–29$ против $a = 57–63$ у самцов *O. balli* и $a = 75–83$ у самцов *O. menzeli*), более короткими внешними губными щетинками (их длина 4.3–4.7 мкм, 14–17% ширины области губ против 7.5 мкм, 35% ширины области губ у *O. balli* и 6.5 мкм, 30–34% ширины области губ у *O. menzeli*); относительно более длинным и стройным хвостом у самцов ($c = 22–28$, $c' = 2.8–3.3$ против $c = 33–41$, $c' = 2.2$ у *O. balli* и $c = 34–46$, $c' = 1.8–2.2$ у *O. menzeli*) (Kreis, 1934; Schneider, 1937).

Этимология. Видовое название означает “меконгский”, “из Меконга”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны вьетнамским и российским коллегам за помощь в проведении полевой части исследования, а также администрации и сотрудникам Вьетнамского Тропического центра за общую организацию исследований во Вьетнаме.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках исследовательской программы “Эколан Э-3.4” Российско-Вьетнамского тропического научно-технологического центра и задания № 121051100109-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гагарин В.Г., Нгуен Ву Тхань. 2009. Три новых вида монхистерид (Nematoda, Monhysterida) из мангровых зарослей в дельте реки Меконг, Вьетнам // Зоол. журн. Т. 88. № 19. С. 1170.
- Фан Ке Лонг, Нгуен Динь Ты, Гагарин В.Г. 2020. *Daptone-ma paramonovi* sp. n. (Nematoda, Monhysterida) из мангрового биотопа во Вьетнаме // Зоол. журн. Т. 99. № 6. С. 616.
- Bezerra T.N., Eiseindl U., Hedda M. et al. 2022. Nemys World Database of Nematodes. *Oncholaimus* Dujardin, 1845. World Register of Marine Species. [Online]. Available at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=2573> on 2022-03-09
- Gagarin V.G., Gusakov V.A. 2016. *Oncholaimus rivalis* sp. n. (Nematoda, Enoplida) from highly mineralized rivers of Lake El'ton basin, Russia // Int. J. Nematol. V. 22. № 1, 2. P. 13.
- Gagarin V.G., Nhuyen Dinh Tu. 2021. Two new species of the order Monhysterida Filipjev, 1939 (Nematoda) from the Yan Uc River Mouth in Vietnam // Inland Water Biol. V. 14. № 5. P. 517. <https://doi.org/10.1134/S1995082921050059>
- Gerlach S.A. 1978. Food-chain relation-ship in subtidal silty sand and marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity // Oecologia. V. 13. P. 55.
- Gerlach S.A., Riemann F. 1973, 1974. The Bremerhaven Checklist of Nematoda Adenophorea excluding the Dorylaimida. Part 1, 2 // Veröffentlich. Inst. Meeresforschung in Bremerhaven. Suppl. 4. P. 1.
- Fonseca G., Bezerra T.M. 2014. Order Monhysterida Filipjev, 1929 // Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. V. 2. Nematoda. Berlin/Boston: Walter de Gruyter. P. 435.
- Kreis H. 1934. Oncholaiminae Filipjev, 1916. Eine monographische studie // Capita Zoolog. Bd 4(5). S. 1.
- Lorenzen S. 1977. Revision der Xyalidae (freilebenden Nematoden) aus der Grunlage einer Kritischen Analyse von 56 Arten aus Nord-und Ostsee // Veröffentlich. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. Bd 16. № 3. S. 197.
- Qun G., Yong H. 2017. *Oncholaimus zhangii* sp. nov. (Oncholaimidae, Nematoda) from the intertidal zone of the East China Sea // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. V. 35. № 5. P. 1212.
- Schneider W. 1937. Freilebenden Nematoden der deutschen limnologischen Sundaexpedition nach Sumatra, Java and Bali // Archiv Hydrobiol. Suppl. 15. Tropische Binnengewasser. Bd 7. S. 30.
- Smol N., Coomans A. 2005. Order Enoplida // Freshwater nematodes: Ecology and Taxonomy. Wallingford: CABI Publishing. P. 225.
- Smol N., Muthumbi A., Sharma J. 2014. Order Enoplida // Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. V. 2. Nematoda. Berlin/ Boston: Water de Gruyter. P. 193.
- Tahseen Q., Siddiqi M.R., Mustaqim M. 2016. Description of two new species of Oncholaiminae Filipjev, 1916

- (Nematoda, Enoplida) // Int. J. Nematol. V. 26. № 1, 2. P. 41.
- Tauheed U., Ahmad W.* 2016. Description of a new species of marine nematodes genus *Oncholaimus* Dujardin, 1845 (Oncholaimidae: Oncholaiminae) from Bay of Bengal, India // Int. J. Nematol. V. 26. № 1, 2. P. 51.
- Tchesunov A.V., Milutina M.A.* 2005. Marine free-living nematode species of the superfamily Monhysteridea from Arctic Abiss // Zootaxa. V. 1951. P. 19.
- Timm R.W.* 1961. The marine nematodes of the Bay of Bengal // Proceedings of the Pakistan Academy of Sciences. V. 1. P. 25.
- Wieser W., Kanwisher J.* 1960. Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts // Limnol., Oceanogr. V. 6. P. 262.
- Williams D.D., Williams N.E.* 1974. A counterstaining technique for use in sorting benthic samples // Limnol., Oceanogr. V. 19. № 1. P. 152.

***Amphimonhystrella tropica* sp. n. and *Oncholaimus mekongis* sp. n. (Nematoda) from the Mouth of the Mekong River, Vietnam**

V. G. Gagarin¹ * and V. A. Gusakov¹

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

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

Illustrated descriptions of two new nematode species, *Amphimonhystrella tropica* sp. n. and *Oncholaimus mekongis* sp. n., found in the mouth of the Mekong River (Vietnam) are given. *A. tropica* is close to *A. major* Gagarin, Nguyen Dinh Tu, 2021 and *A. paramonovi* Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin by body size. It differs from first species in pharyngostoma shape, thicker body, longer tail and spicules, and absence of posterior uterus sac. It differs from second species in thicker body, longer spicules and another gubernaculum structure. *Daptonema paramonovi* Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020 is transferred to the genus *Amphimonhystrella* Timm, 1961: *A. paramonovi* (Phan Ke Long, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2020) comb. nov. Dichotomy and pictorial keys for the identification of males of valid species of the genus *Amphimonhystrella* are given. *Oncholaimus mekongis* sp. n. is close to *O. balli* (Kreis, 1934) and *O. menzeli* Schneider, 1973 by body size and spicules length. It differs from both species in the presence of big spiny seta before to cloaca, position of ventral papillae at tail of males, thicker body, shorter outer labial setae and longer and slender males tail.

Keywords: Vietnam, Mekong River, free-living nematodes, *Amphimonhystrella tropica* sp. n., *Oncholaimus mekongis* sp. n

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 576.895.133:595.133

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ТЕГУМЕНТА У ЦИСТАКАНТА И ВЗРОСЛОГО СКРЕБНЯ *Acanthocephalus tenuirostris*

© 2023 г. Т. В. Давыденко^а, *, В. П. Никишин^а, **

^а Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия

*e-mail: sasha17@mail.ru

**e-mail: nikishin@ibpn.ru

Поступила в редакцию 02.06.2022 г.

После доработки 20.06.2022 г.

Принята к публикации 21.06.2022 г.

Проведено сравнительное свето- и электронно-микроскопическое исследование тегумента сформированного цистаканта и зрелого скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja—Achmerova, 1941). Показано, что, помимо морфометрических различий, тегумент цистаканта отличается от такового взрослого скребня терминальными расширениями инвагинатов наружной мембраны тегумента, предположительно обусловленными секрецией материала гликокаликса. В тегументе взрослого скребня обнаружен процесс отшнуровки от ядер мелких фрагментов, возможно являющийся аналогом известного процесса фрагментации ядер, происходящего на ранних стадиях постэмбрионального развития. Показано, что во многих случаях лакуны тегумента не полностью ограничены плотными образованиями, на срезах напоминающими фибриллы.

Ключевые слова: акантоцефалы, тегумент, гликокаликс, циста, лакуны, фрагментация ядер

DOI: 10.31857/S0320965223020043, **EDN:** BRXUPT

ВВЕДЕНИЕ

Тонкая и ультратонкая морфология покровов скребней изучена на примере относительно небольшого количества видов — представителей всех трех признанных классов (Archiacanthocephala, Palaeacanthocephala и Eoacanthocephala) (Богоявленский, Иванова, 1978; Taraschewski, 2000; Никишин, 2004). В частности, показано, что кожный эпителий скребней организован в виде симпласта, т.е., в сущности, представляет собой единую многоядерную клетку, выполняющую множество функций, вследствие чего по аналогии с синцитием плоских паразитических червей получил название “тегумент” (Lumsden, 1975). В составе тегумента всех исследованных скребней выделяют несколько морфологически различающихся слоев, толщина и организация которых могут несколько варьировать в зависимости от видовой принадлежности скребней (Богоявленский, Иванова, 1978). В то же время, гистогенез тегумента остается почти не изученным. В частности, развитие тегумента на фазе жизненного цикла в промежуточном хозяине прослежено только на примере скребней *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) Lühе, 1911 (Butterworth, 1969) и *Filicollis anatis* (Schränk, 1788) Lühе, 1911 (Nikishin, 1992). Еще у одного вида проведено сравнение морфометрических показателей тегумента у ци-

стаканта, ювенильной особи из паратенического хозяина и взрослого скребня *Centrorhynchus milvus* Ward, 1956 (Marchand, Grita-Timoulali, 1992). При этом особенности организации тегумента цистакантов не анализировали по сравнению с таковыми тегумента взрослых скребней. Между тем, возможная трансформация тегумента при переходе скребня от промежуточного хозяина к окончательному представляет особый интерес, поскольку в этот период могут реализовываться адаптации, способствующие более успешной инвазии окончательного хозяина.

Скребень *Acanthocephalus tenuirostris* распространен в северной части бассейна Охотского моря и рассматривается как фоновый гельминт хариуса; в качестве менее значимых хозяев отмечены колюшки, подкаменщики, лососевые (Атрашкевич и др., 2005). Паразит относится к числу высоко патогенных (Поспехов и др., 2014) и развивается с участием единственного промежуточного хозяина — водяного ослика *Asellus hilgendorfi* Bovallius, 1886 (Атрашкевич, 2001).

Предыдущими исследованиями взрослых особей этого вида показано, что элементы войлочноволокнистого слоя тегумента располагаются более рыхло по сравнению с представителями других видов, паразитирующих у наземных животных, что может быть обусловлено разной степе-

нию механических и химических воздействий на паразита в пищеварительном тракте наземных и водных окончательных хозяев (Климова, Никишин, 2014).

Цель работы – провести сравнительный анализ результатов гистологического и электронно-микроскопического исследования тегумента цистаканта и взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Цистаканты получены в ходе экспериментальной инвазии водяных осликов *Asellus hilgendorfi* (Isopoda), которых отлавливали в безымянном озере близ Ольского лимана. Зрелые яйца извлекали из самок скребней от колюшек *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758), пойманных в небольших озерах в районе оз. Глухое. Зараженных водяных осликов вскрывали через 2 мес после заражения.

Половозрелые гельминты были получены в результате неполного гельминтологического вскрытия восточносибирских хариусов *Thymallus arcticus pallasii* Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1848, отловленных в среднем течении р. Буянда (правого притока р. Колыма). Этих скребней и цистакантов, полученных в эксперименте, фиксировали в 1%-ном растворе глutarового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере, постфиксировали в тетраоксиде осмия на 0.2 М фосфатном буфере, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заключали в смесь эпоксидных смол эпона и аралдита (Уикли, 1975). В процессе обезвоживания образцы контрастировали 1%-ным раствором уранилацетата в 70%-ном спирте. Свето-микроскопические исследования проводили на полутонких срезах, окрашенных смесью метиленового синего и кристаллического фиолетового в разных соотношениях. Электронно-микроскопические исследования проводили на тонких срезах, часть из которых контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу (Reynolds, 1963).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные цистаканты окружены неклочной двуслойной цистой толщиной ~0.45 мкм (рис. 1). Наружный слой цисты состоит из хаотично расположенных фрагментов мембран и мелкогранулярного материала умеренной электронной плотности, среди которых рассеяны овальные гранулы диаметром 0.05–0.06 мкм по большей оси; их содержимое гомогенное, а плотность варьирует от умеренной до высокой. Внутренний слой цисты толщиной 0.056 мкм образован аморфным материалом относительно высокой электронной плотности.

В составе тегумента исследованных скребней определяются покровный комплекс и пять слоев:

поперечно-полосатый, везикулярный, войлочный-волоконный, радиально-волоконный и трубчатый; такие же слои выделены и у других изученных видов (Богоявленский, Иванова, 1978; Никишин, 2004). У цистакантов тегумент метасомы покрыт слоем гликокаликса, толщиной 0.3 мкм; у взрослых акантоцефалов подобный слой гликокаликса не выявлен.

Толщина покровного комплекса достигает 0.08 мкм, его структуру на полученных препаратах определить не удалось. Поперечно-полосатый слой тегумента цистакантов (толщиной в среднем 0.65 мкм) образован уплотненной цитоплазмой – интрасимпластным уплотнением (термин по: Вельш, Шторх, 1976). Его пронизывают многочисленные инвагинаты наружной плазматической мембраны, заканчивающиеся расширениями в виде светлых везикул диаметром до 0.6 мкм, которые в совокупности образуют везикулярный слой толщиной 1.25 мкм (рис. 1). У взрослых скребней толщина поперечно-полосатого слоя варьирует от 3 до 8 мкм, пронизывающие его инвагинаты наружной мембраны тегумента сужены и не имеют заметных терминальных расширений, поэтому везикулярный слой в тегументе этих скребней не выявляется.

Основу войлочного-волоконного слоя (толщиной 4–6 мкм у цистакантов и 16–50 мкм у взрослых червей) представляют многочисленные волокна, организованные в четыре подслоя: продольный, циркулярный, снова продольный и снова циркулярный. Толщина каждого подслоя в тегументе цистакантов варьирует в пределах 0.8–1.7 мкм. Каждое волокно, диаметром 0.04–0.07 мкм, состоит из электронно-плотного материала, окружающего относительно светлую сердцевину (рис. 2а); длину волокон определить не удалось. Между волокнами наблюдаются скопления митохондрий.

Радиально-волоконный слой – наиболее толстый из всех слоев тегумента и имеет толщину в среднем 49.9 мкм у цистакантов и 60–110 мкм у взрослых скребней. Он пронизан волокнами, ориентированными в радиальном направлении, и включает многочисленные ядра, липидные капли и лакуны. Ядра сконцентрированы в дистальной и центральной частях радиального слоя, часто граничат с лакунами, имеют неправильную форму и достигают в диаметре 25 мкм. Кариоплазма гомогенная, умеренной электронной плотности и включает одно крупное, нечетко очерченное ядрышко диаметром ~8 мкм, и одно-два мелких; скопления гетерохроматина не выявлены. На внутренней и внешней поверхностях ядерной оболочки имеется слой материала неясной природы, толщиной 0.1–0.7 мкм, более плотный, чем кариоплазма и цитоплазма. Кроме того, к поверхности каждого ядра снаружи прилегает

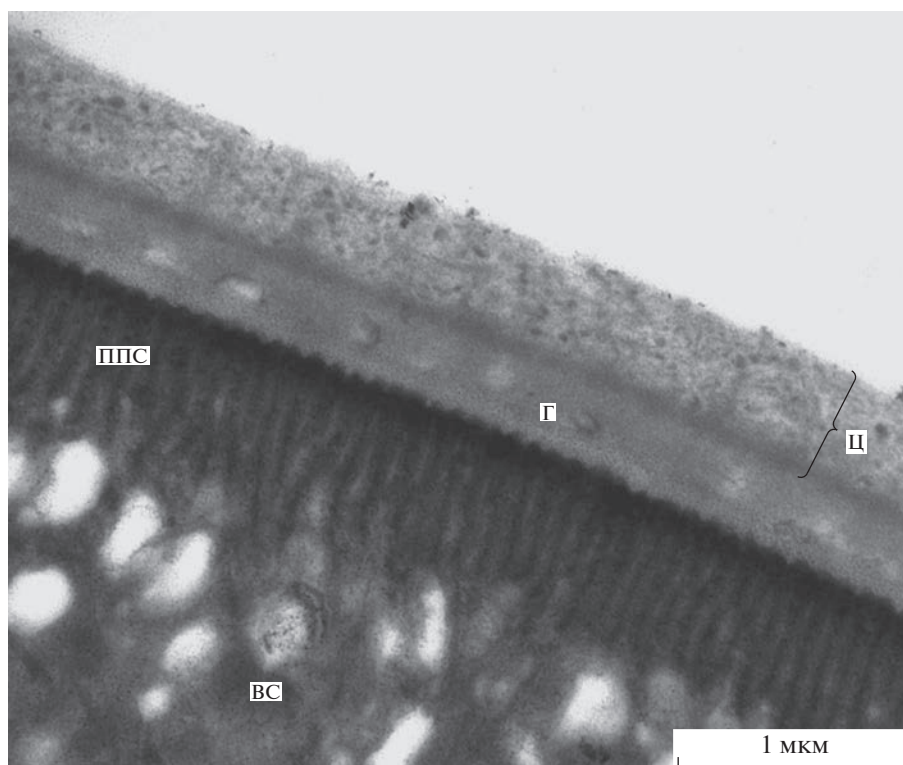


Рис. 1. Циста и поверхность тегумента цистаканта скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. ВС — везикулярный слой тегумента, Г — гликокаликс, ППС — поперечно-полосатый слой тегумента, Ц — циста ($\times 40000$).

узкий, толщиной 0.2–0.3 мкм, слой цитоплазмы, несколько более электронно-плотной, чем цитоплазма остальной части тегумента.

У взрослых скребней поверхность ядер на отдельных участках образует выпуклости или эвагинаты (рис. 3). На небольшом расстоянии от ядер (0.1–0.8 мкм) находятся везикулы, максимальный диаметр которых составляет 0.55 мкм. Структура оболочки этих везикул и электронная плотность их содержимого совпадают с таковыми оболочки и кариоплазмы рядом располагающегося ядра. По-видимому, наблюдаемые везикулы образуются путем отшнуровки от ядер фрагментов, первоначально имеющих внешность эвагинатов (рис. 3). Это явление отмечено у восьми ядер из 23 изученных.

У цистакантов в тегументе обнаружено огромное количество липидных капель, диаметром 0.7–3.5 мкм; электронная плотность их содержимого типично высокая. Некоторые липидные капли выглядят частично или полностью “опустошенными”; в последнем случае на их месте остаются электронно-светлые полости, иногда содержащие рыхлый материал умеренной электронной плотности.

Лакуны представляют собой участки цитоплазмы, не содержащие органоидов, но включающие незначительное количество липидных ка-

пель. На свето-микроскопических и электронно-микроскопических препаратах в большинстве случаев лакуны полностью или фрагментарно ограничены волокнистыми структурами (рис. 4). Толщина волокон варьирует от 0.2 до 0.3 мкм у цистакантов и достигает 0.8 мкм у взрослых скребней. Окрашиваются эти волокна интенсивнее, чем содержимое лакун или окружающая цитоплазма.

Толщина трубчатого слоя варьирует в пределах 0.8–1.3 мкм (рис. 2б). Образующие его инвагинаты внутренней плазматической мембраны настолько узки, что при небольших увеличениях электронного микроскопа определяются с трудом. У взрослых скребней некоторые из инвагинатов заканчиваются расширениями до 0.4–0.6 мкм, включающими либо неясное содержимое, размером до 0.2 мкм, либо мелкие плотные гранулы. Подобный материал обнаружен и в межклеточном материале за пределами тегумента.

Тегумент взрослых скребней подстилает базальная пластинка толщиной 0.5–1.0 мкм, образованная рыхло организованными переплетающимися фибриллами и переходящая в слой рыхлого межклеточного материала, окружающего элементы кожной мускулатуры. Тегумент связан с базальной пластинкой посредством типичных гемидесмосом.

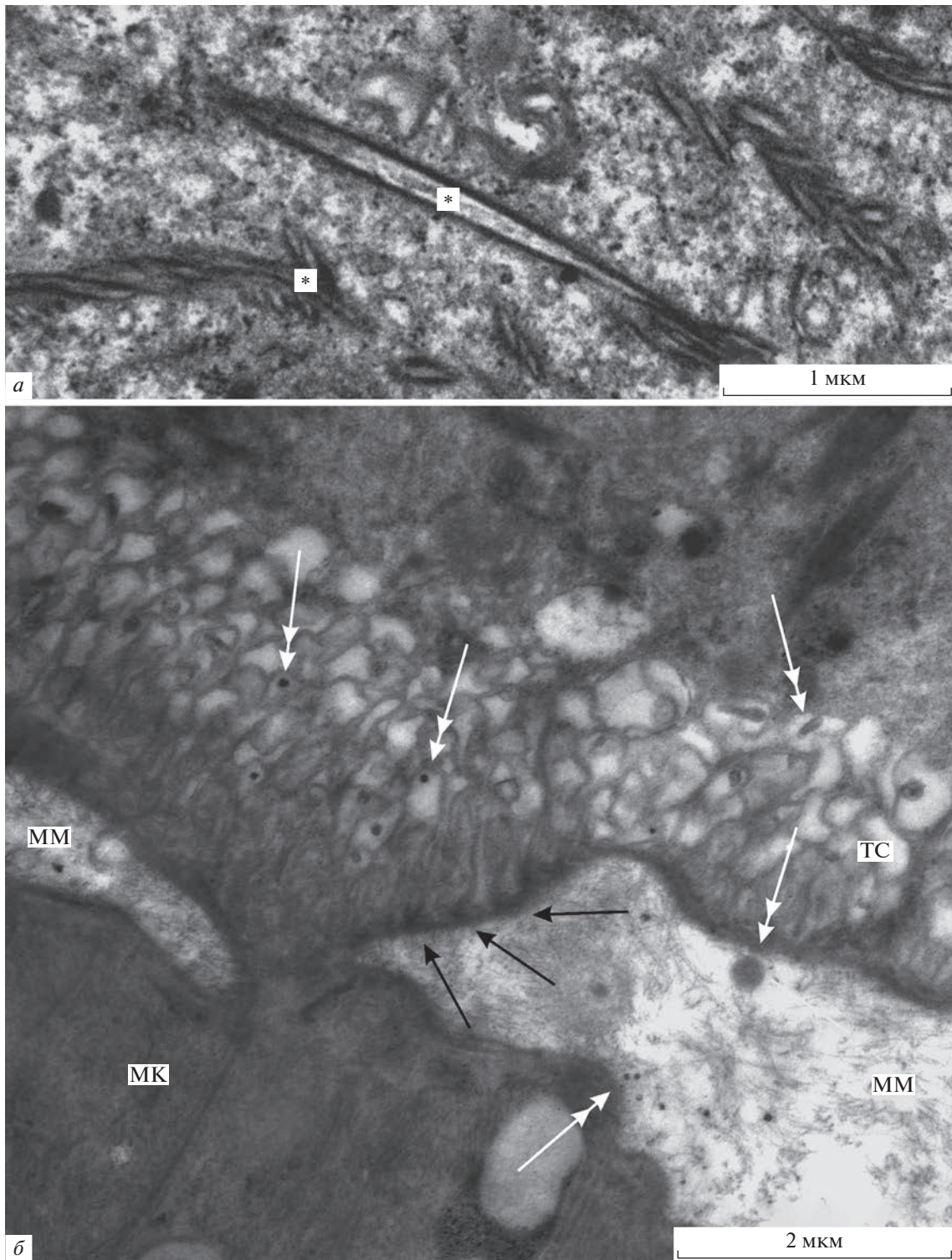


Рис. 2. Фрагменты тегумента взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*: а – войлочно-волокнистый слой тегумента ($\times 25000$), б – трубчатый слой тегумента ($\times 20000$). МК – мышечная клетка, ММ – межклеточный материал, ТС – трубчатый слой. Звездочками обозначены волокна войлочно-волокнистого слоя тегумента. Черными стрелками показаны гемидесмосомы, белыми – электронно-плотное содержимое расширений трубчатого слоя и аналогичные включения в межклеточном материале.

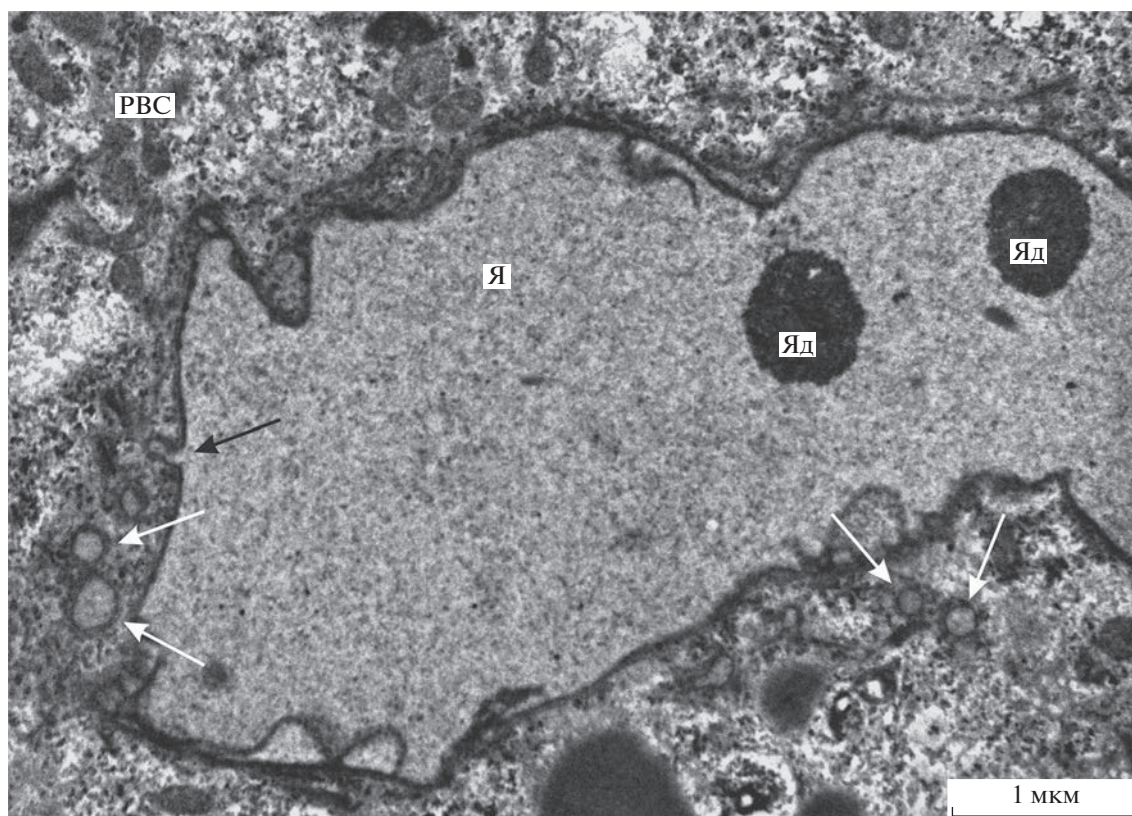


Рис. 3. Фрагмент одного из ядер тегумента взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. РВС — радиально-волоконный слой тегумента, Я — ядро тегумента, Яд — ядрышки. Белыми стрелками показаны отделившиеся фрагменты ядра, черной — предполагаемая отшнуровка фрагмента ядра ($\times 12000$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для полностью сформированных цистакантов скребней многих видов характерны не клеточная циста, окружающая паразитов, и утолщенный слой гликокаликса на поверхности их метасомы (Никишин, 2004, 2018). Исследованные цистаканты — не исключение, однако размерные характеристики этих элементов у них существенно уступают по сравнению с другими видами. Так, у цистаканта *Centrorhynchus milvus* толщина цисты в совокупности с гликокаликсом достигает 1.24 мкм (Marchand, Grita-Timoulali, 1992), у цистакантов рода *Polymorphus* — ≥ 2 –4 мкм (Никишин, 2004). Вряд ли эти различия обусловлены видовой принадлежностью промежуточного хозяина, поскольку толщина цисты, окружающей цистакантов *Acanthocephalus anguillae* в ослике *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), колеблется в пределах 1.1–1.6 мкм (Dezfuli, 2000), а акантелла скребня *Filicollis anatis*, развивающаяся в водяном ослике *A. tschaunensis*, заключена в цисту, толщина которой составляет несколько мкм (Nikishin, 1992). Скорее всего, различия в толщине цисты могут быть обусловлены различиями в размерах паразитов.

Различаются также сведения и о гликокаликсе на поверхности цистакантов. У цистаканта *Acan-*

thocephalus anguillae толстый слой гликокаликса на поверхности тегумента отсутствует (Dezfuli, 2000), а у цистаканта *A. clavula* из амфиподы *Echinogammarus stammeri* (S. Karaman, 1931) здесь отмечен “филаментный слой” неопределенной толщины, который авторы рассматривают как остатки цисты после ее отделения от тегумента (Dezfuli et al., 1994). Не обнаружен толстый слой гликокаликса и на поверхности цистаканта скребня *Corynosoma strumosum* (Skorobrekova, Nikishin, 2019). Однако у цистакантов других исследованных видов слой гликокаликса на поверхности метасомы хорошо развит, и его толщина варьирует от 0.6 до 1.9 мкм (Никишин, 2018). У исследованных в настоящей работе цистакантов слой гликокаликса выражен в значительно меньшей степени, тем не менее, по толщине он все же заметно превышает “стандартный” слой, толщина которого колеблется в пределах 0.1 мкм (Никишин, 2018). Детальный анализ этих особенностей выходит за рамки настоящего сообщения, лишь отметим, что при их интерпретации необходимо учитывать возможные функции толстого слоя гликокаликса на поверхности гельминтов в промежуточных хозяевах, одна из которых — предположительно защитная (Никишин, 2018).

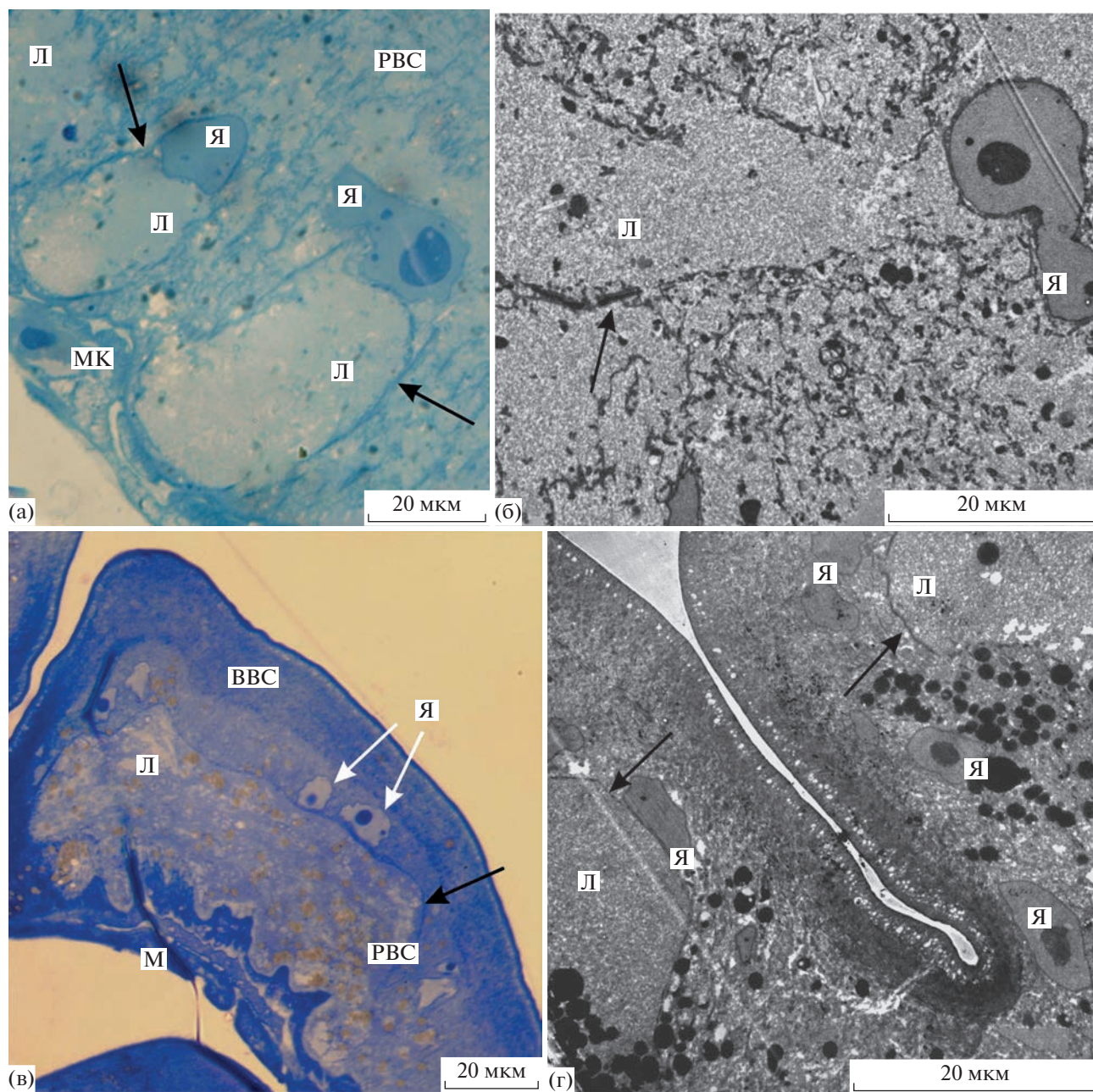


Рис. 4. Лакуны тегумента скребня *Acanthocephalus tenuirostris*: а, б – взрослый скребель; в, г – цистакант. ВВС – войлочно-волокнистый слой тегумента, Л – лакуны, М – мускулатура, МК – мышечная клетка, РВС – радиально-волокнистый слой тегумента, Я – ядра тегумента. Черными стрелками обозначены границы лакун. а, в – световая микроскопия ($\times 1000$); б ($\times 2000$); г – электронная микроскопия ($\times 2500$).

Результаты свидетельствуют, что тегумент метасомы цистаканта и взрослого червя различается не только количественными, но и качественными характеристиками. В тегументе цистаканта авторы наблюдали везикулярный слой, образованный терминальными расширениями инвагинатов наружной плазматической мембраны, тогда как у взрослой особи он отсутствовал. Поскольку одна из предполагаемых функций инвагинатов наружной мембраны тегумента – секреция компонен-

тов гликокаликса на его поверхность (Никишин, 2018), терминальные расширения инвагинатов можно рассматривать как механизм увеличения активной поверхности, через которую из цитоплазмы тегумента в инвагинаты и, затем, на поверхность паразита поступают секретируемые субстанции.

Во многих случаях лакуны в тегументе исследованных скребней полностью или фрагментарно ограничены элементами, на срезах напомина-

ющими волокна. Рассматривая систему лакун в тегументе скребней, Миллер и Данеган (Miller, Dunagan, 1985) используют термины “каналы лакунной системы” и “лакунные каналы”; при этом термин “каналы” предусматривает наличие у них ограничивающих структур, однако авторы о них не упоминают. Кромптон (Crompton, 1963) также пишет о лакунной системе, состоящей из двух слоев лакунных каналов, которые не окружены “сплошными стенками”, но на его рисунках видна четкая граница изображенных лакун. Другие авторы, подчеркивая отсутствие стенок у лакунных “каналов”, либо отмечают, что они ограничены “слоем рыхло уложенных умеренно электронно-плотных волокон” (Бобровских, 1992), либо определяют лакуны как пространства между пучками радиальных волокон (Барабашова, 1971), либо, опуская факт наличия или отсутствия “стенок”, описывают как участки мелкозернистой цитоплазмы, в которых могут располагаться ядра, либо их фрагменты и различные включения (Hammond, 1967). В целом, скопления волокнистых элементов обнаружены по границе лакун у нескольких видов скребней (Никишин, 2004), однако рассматривать эти элементы как радиальные волокна вряд ли возможно, поскольку, во-первых, они ограничивают лакуны с разных сторон, и, во-вторых, морфологически существенно отличаются от других волокнистых элементов тегумента. С другой стороны, отсутствие стенок у лакун или же их фрагментарность не соответствует взгляду на систему лакун как на гидростатический скелет. Однако наличие в их содержимом гликогена (Никишин, 2004) и липидных капель свидетельствует об их роли в транспортировке питательных веществ. Для уточнения структуры лакун в тегументе скребней и состава ограничивающих их элементов необходимы специальные исследования.

Феномен отшнуровки мелких фрагментов от ядер тегумента у скребней отмечен впервые. Общеизвестно явление фрагментации ядер, характерное для многих представителей классов Palaeacanthocephala и Archiacanthocephala (Van Cleave, 1928; Петроченко, 1956; Богоявленский, Иванова, 1978; Miller, Dunagan, 1985 и др.). Количество, размеры и форма ядер соответствуют таксономической принадлежности паразита. По некоторым данным (Uznanski, Nickol, 1980), фрагментация ядер происходит на завершающем этапе развития паразита в промежуточном хозяине. Микроскопическое описание процесса фрагментации в имеющейся у нас литературе отсутствует. Предположено (Петроченко, 1956), что умножение количества ядер осуществляется в результате амитоза, однако доказательств “неправильного” деления до сих пор не получено. Возможно, отшнуровка от ядер мелких фрагментов или микрофрагментация, обнаруженная нами, — некий

аналог процесса фрагментации ядер. Биологический смысл обоих процессов остается неясным. Вероятно, случаи “типичной фрагментации” можно рассматривать как механизм оптимизации контроля над обменными процессами, происходящими в тегументе. Косвенным доказательством этого предположения служит постоянное количество (обычно их шесть) не фрагментированных, но гигантских, ядер в тегументе скребней сем. Neoechinorhynchidae (Miller, Dunagan, 1985), которые, по сравнению с представителями многих других семейств, характеризуются мелкими размерами. Однако для случаев отшнуровки от ядер мелких фрагментов, описанных в настоящей работе, такое объяснение вряд ли приемлемо. Повидимому, это явление может рассматриваться как некий атавизм “типичной фрагментации”.

Морфология трубчатого слоя свидетельствует об активных обменных процессах между тегументом и подлежащими структурами. Об этом свидетельствует расширение инвагинатов внутренней мембраны тегумента и наличие в них мелких плотных гранул. Такие же гранулы рассеяны в толще межклеточного материала, что позволяет предполагать их транспорт между тегументом и “полостью” тела. Сходное явление авторы наблюдали ранее у скребней *Filicollis anatis* и *Polytomorphus magnus* Skrjabin, 1913, однако у этих видов диаметр подобных элементов, по форме и плотности напоминающих липидные капли, варьировал (Никишин, 2004). Следует отметить, что во всех случаях электронно-плотные элементы наблюдали только у взрослых скребней. Если гипотеза о липидной природе этих гранул (точнее, капель) верна, то, учитывая высокое содержание липидов в тегументе скребней, можно допустить их миграцию из тегумента в “полость” тела. Для проверки этого предположения необходимы цитохимические исследования.

Выводы. Результаты гистологического и электронно-микроскопического исследования тегумента цистакантов и взрослых скребней *Acanthocephalus tenuirostris* свидетельствуют об особенностях его строения и функционирования. В тегументе взрослых червей обнаружено явление эвагинации ядерной оболочки и последующей отшнуровки от ядер этих эвагинатов в виде мелких фрагментов. Это явление, названное нами микрофрагментацией, отличается от процесса фрагментации ядер, характерного для развивающихся цистакантов классов Archiacanthocephala и Palaeacanthocephala, и, предположительно, может быть интерпретировано как пример атавизма. Ярко выраженный везикулярный слой тегумента в виде терминальных расширений инвагинатов наружной плазматической мембраны, характерный для цистакантов и отсутствующий у взрослых скребней, подтверждает функцию этого слоя — селекцию компонентов гликокаликса на поверхность

паразита. Подтверждено наличие волокнистых структур по периферии лакун тегумента, ранее отмеченное рядом авторов у представителей других видов. Остается неясным, можно ли эти структуры рассматривать в качестве “стенок” лакун. Обнаружены косвенные доказательства миграции липидных капель из трубчатого слоя тегумента в полость тела взрослого скребня.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме “Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии” (№ ААА-А17-117012710031-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атрашкевич Г.И. 2001. Роль водяных осликов *Asellus* s.str. (Crustacea: Isopoda: Asellidae) в паразитарных системах гельминтов Дальнего Востока России // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 87.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В. и др. 2005. Паразитические черви животных Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 175.
- Барабашова В.Н. 1971. Строение и роль покровных тканей скребней (*Acanthocephala*) в их жизнедеятельности // Паразитология. Т. 5. № 5. С. 446.
- Бобровских Э.Ю. 1992. Ультратонкое строение покровов половозрелых скребней *Echinorhynchus gadi* (*Acanthocephala*) // Паразитология. Т. 26. Вып. 5. С. 396.
- Богоявленский Ю.К., Иванова Г.В. 1978. Микроструктуры тканей скребней. Москва: Наука.
- Вельш У., Шторх Ф. 1976. Введение в цитологию и гистологию животных. Москва: Мир. (Welsch V.U., Storch V. 1973. Einführung in Cytologie und Histologie der Tiere. Stuttgart: Gustav Fischer).
- Климова Т.В., Никишин В.П. 2014. Первые данные о тканевой организации скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Систематика и экология паразитов. Тр. центра паразитологии. Т. 48. Москва: Тов-во научн. изд. КМК. С. 122.
- Никишин В.П. 2004. Цитоморфология скребней. Москва: ГЕОС.
- Никишин В.П. 2018. Модификации гликокаликса скребней // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 42. <https://doi.org/10.7868/S000233291801006X>
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы домашних и диких животных. Т. 1. Москва: Изд-во АН СССР.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. 2014. Паразитические черви проходных лососевых рыб Северного Охотоморья. Магадан: Кордис.
- Уикли В.С. 1975. Электронная микроскопия для начинающих. Москва: Мир.
- Butterworth P. 1969. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (*Acanthocephala*) in its intermediate host *Gammarus pulex* // Parasitology. V. 59. P. 373.
- Crompton D.W.T. 1963. Morphological and histochemical observations on *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782), with special reference to the body wall // Parasitology. V. 53. № 3–4. P. 663.
- Dezfuli B.S. 2000. Host-parasite interface between *Asellus aquaticus* (Isopoda) and larvae of *Acanthocephalus anguillae* (*Acanthocephala*) // Folia Parasitologica. V. 47. P. 154.
- Dezfuli B.S., Bosi G., Rossi R. 1994. Fine structure of the envelope surrounding the cystacanth of *Acanthocephalus clavula* (*Acanthocephala*) in its intermediate host *Echinogammarus stammeri* (Amphipoda) // Trans. Amer. Microsc. Soc. V. 113. P. 34.
- Hammond R.A. 1967. The fine structure of the trunk and praesoma wall of the *Acanthocephalus ranae* (Schrank, 1788), Lühe 1911 // Parasitology. V. 57. № 3. P. 475.
- Lumsden R.D. 1975. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // Exp. Parasitol. V. 37. № 2. P. 267.
- Marchand B., Grita-Timoulali Z. 1992. Comparative ultrastructural study of the cuticle of larvae and adults of *Centrorhynchus milvus* Ward, 1956 (*Acanthocephala*, Centrorhynchidae) // J. Parasitol. V. 78. № 2. P. 355.
- Miller D.M., Dunagan T.T. 1985. Functional morphology // Biology of the *Acanthocephala*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 73.
- Nikishin V.P. 1992. Formation of the capsule around *Filicolis anatis* in its intermediate host // J. Parasitol. V. 78. № 1. P. 127.
- Reynolds E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. V. 40. P. 43.
- Skorobrekhnova E.M., Nikishin V.P. 2019. Encapsulation of the acanthocephalan, *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904, in the intermediate host, *Spinulogammarus ochotensis* // J. Parasitol. V. 105. № 4. P. 567. <https://doi.org/10.1645/19-22>
- Taraschewski H. 2000. Host-parasite interaction in *Acanthocephala*: a morphological approach // Advances in Parasitology. V. 46. P. 1.
- Uznanski R.L., Nickol B.B. 1980. A sequential ranking system for developmental stages of an acanthocephalan, *Leptorhynchoides thecatus*, in its intermediate host, *Hyalella Azteca* // J. Parasitol. V. 66. P. 121.
- Van Cleave H.J. 1928. Nuclei of the subcuticula in the *Acanthocephala* // Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. V. 7. S. 109.

Features of the Organization of the Tegument in Cystacanth and Adult Acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris*

T. V. Davydenko^{1, *} and V. P. Nikishin^{1, **}

¹*Institute of the Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia*

**e-mail: sesha17@mail.ru*

***e-mail: nikishin@ibpn.ru*

A comparative light- and electron-microscopic study of the tegument of a formed cystacanth and a mature acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja – Achmerova, 1941) was carried out. It was shown that, in addition to morphometric differences, the tegument of cystacanth differs from that of the adult acanthocephalan by terminal expansions of invaginations of the outer tegument membrane, presumably due to the secretion of glycocalyx material. In the tegument of an adult acanthocephalan, a process of detachment from the nuclei of small fragments was found, which may be an analogue of the well-known process of nuclear fragmentation that occurs at the early stages of postembryonic development. It has been shown that in many cases tegument lacunae are not completely limited by dense formations resembling fibrils on sections.

Keywords: acanthocephalans, tegument, glycocalyx, cyst, lacunae, nuclear fragmentation

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.556.33-14(560)

БИОМЕТРИЯ ПО ОТОЛИТАМ СУДАКА *Sander lucioperca* ИЗ ОЗЕРНОГО РЕГИОНА ТУРЦИИ¹

© 2023 г. Х. У. Коджа^а, *, А. Г. Кючюккесе^а

^аФакультет рыболовства Эгирдира, Университет прикладных наук Испарта, Испарта, Турция

*e-mail: ugurkoca@isparta.edu.tr

Поступила в редакцию 04.04.2022 г.

После доработки 07.06.2022 г.

Принята к публикации 12.08.2022 г.

В работе изучена связь между размерными показателями отолита (его длиной, шириной, площадью и массой) и размером *Sander lucioperca* (L., 1758) из озер Эгирдир и Бейшехир в Турции. Получены соотношения длины и массы тела $W = 0.0030L^{3.386}$ ($R^2 = 0.993$) для самок и $W = 0.0032L^{3.309}$ ($R^2 = 0.987$) для самцов судака из оз. Эгирдир и $W = 0.0033L^{3.339}$ ($R^2 = 0.977$) для самок и $W = 0.0024L^{3.410}$ ($R^2 = 0.976$) для самцов из оз. Бейшехир. Значимых взаимосвязей между общей длиной и длиной отолита (ОД), шириной отолита (ОШ), площадью (П) и массой отолита (ОМ) как для полов, так и для всех исследованных районов не обнаружено. Максимальный коэффициент детерминации выявлен между общей длиной и ОД, П и ОМ, минимальный — для ОШ. Результаты работы могут быть использованы для мониторинга запасов популяций судака по размеру отолита.

Ключевые слова: размер отолита, размер тела, корреляция, оз. Эгирдир, оз. Бейшехир

DOI: 10.31857/S0320965223020134, EDN: MZIYBZ

Otolith Biometry of Pikeperch *Sander lucioperca* from the Lakes Region of Turkey

H. U. Koca¹, * and A. G. Küçüköke¹

¹Faculty of Eğirdir Fisheries, Isparta University of Applied Sciences, Isparta, Turkey

*e-mail: ugurkoca@isparta.edu.tr

The present study aimed to confirm the existence of relationships between the otolith size (otolith length, otolith breadth, otolith area, and otolith weight) and the size of *Sander lucioperca* (L., 1758) from Eğirdir and Beyşehir Lake, Turkey. The length-weight relationships were defined as $W = 0.0030L^{3.386}$ ($R^2 = 0.993$) for females, $W = 0.0032L^{3.309}$ ($R^2 = 0.987$) for males from the Eğirdir Lake, and $W = 0.0033L^{3.339}$ ($R^2 = 0.977$) for females, $W = 0.0024L^{3.410}$ ($R^2 = 0.976$) for males from the Beyşehir Lake. No significant relations total length and otolith length (OL), otolith breadth (OB), area (A), and otolith weight (OW) were found both the sexes and all the localities. The maximum coefficient of determination were observed between total length and OL, A and OW, while the minimum was observed for OB. The results showed that can be used for the monitoring of stocks in pikeperch populations benefit otolith size.

Keywords: otolith size, body size, correlation, Eğirdir Lake, Beyşehir Lake

¹ 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>.

ФИТОПЛАНКТОН,
ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 582.276.07(262.5)

ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СТРУКТУРНЫЕ
И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДИАТОМОВОЙ
ВОДОРΟΣЛИ *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey

© 2023 г. Л. В. Стельмах*

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

*e-mail: lustelm@mail.ru

Поступила в редакцию 11.05.2022 г.

После доработки 01.08.2022 г.

Принята к публикации 22.09.2022 г.

С помощью метода электронной микроскопии подтверждена видовая принадлежность диатомовой водоросли *Cerataulina pelagica*, выделенной в чистую культуру из прибрежных вод Черного моря в сентябре 2021 г. Выявлен диапазон оптимальных значений температуры для развития вида. Исследовано влияние света и биогенных веществ на его основные структурные и функциональные характеристики. Акклимация *C. pelagica* к различной интенсивности света осуществлялась за счет изменения эффективности работы фотосистемы II, отношения $C/Xл a$ и удельной скорости роста. Морфометрические параметры клеток (объем, площадь поверхности и удельная поверхность) почти не изменялись в исследованном световом диапазоне — 8.5–510 мкЭ/(м²с). Перенос клеток *C. pelagica*, имеющих максимальный внутриклеточный пул биогенных веществ, в морскую воду, обедненную по биогенным веществам, вызвал быстрое повышение отношения $C/Xл a$, а также снижение эффективности работы фотосистемы II, относительной скорости электронного транспорта и удельной скорости роста. Показана высокая степень токсичности ионов меди в низких концентрациях по отношению к исследуемому виду.

Ключевые слова: Черное море, фитопланктон, диатомовая водоросль *Cerataulina pelagica*, биогенные вещества, свет, температура

DOI: 10.31857/S0320965223020237, **EDN:** BUKTGK

ВВЕДЕНИЕ

Диатомовые водоросли — один из главных компонентов почти всех морских экосистем. По многим показателям (видовое разнообразие, численность, первичная продукция, участие в круговороте веществ) они занимают лидирующие позиции среди различных групп микроводорослей. Существуют разные оценки, но даже по самым осторожным из них, эта группа водорослей продуцирует почти пятую часть мировой первичной продукции, внося существенный вклад в глобальный круговорот элементов, прежде всего, углерода, кислорода и кремния (Mann, 1999; Smetacek, 1999). Диатомовые водоросли служат важным ис-

точником пищи для мезозоопланктона и простейших, в первую очередь, для гетеротрофных флагеллят (Sherr E.B., Sherr B.F., 2007).

В планктоне Черного моря диатомовые водоросли вместе с динофитовыми создают основную численность и биомассу суммарного нано- и микрофитопланктона (Moncheva et al., 2001; Stelmakh, Georgieva, 2014; Mikaelyan et al., 2018). Среди них следует отметить массовый неритический вид *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey, объем клеток которого находится, как правило, в диапазоне 2–20 тыс. мкм³. Эта водоросль в прибрежных водах Черного моря, включая район г. Севастополь, в конце прошлого столетия и в начале нынешнего вызывала интенсивное осеннее “цветение воды” (Moncheva et al., 2001; Stelmakh, Georgieva, 2014). Вместе с тем, в течение последнего десятилетия численность вида в севастопольских бухтах существенно сократилась (Финенко и др., 2017; Stelmakh, Kovrigina, 2021). Причины такого явления пока не ясны. Однако исследования, проведенные нами в данном районе (Stelmakh, Kovrigina, 2021), позволяют предположить, что это может

Сокращения: $Xл a$ — хлорофилл a ; ФАР — фотосинтетически активная радиация, Феоф a — феофитин a ; ETR — скорость электронного транспорта; F_m , F_v — максимальная и переменная флуоресценция проб, адаптированных к темноте; F_m' , F_v' — максимальная и переменная флуоресценция проб, адаптированных к свету; F_v/F_m — максимальная эффективность работы фотосистемы II; F_v'/F_m' — эффективность работы фотосистемы II при различных интенсивностях света; I — интенсивность света; OD_{750} — оптическая плотность на длине волны 750 нм.

быть обусловлено как прямым, так и косвенным отрицательным антропогенным воздействием на морскую среду, а также особенностями структурных и функциональных характеристик *C. pelagica*. Поэтому этот вид водорослей не может, вероятно, доминировать в фитопланктоне в современных экологических условиях.

В качестве эколого-физиологической основы для понимания изменений, происходящих в последние годы в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря, могут служить исследования по оценке влияния абиотических факторов среды, включая токсические вещества, на культуры отдельных видов микроводорослей в контролируемых условиях.

Цель работы — исследовать действие света, биогенных веществ и меди как токсиканта на изменчивость основных структурных и функциональных характеристик *C. pelagica* в условиях культуры и выявить оптимальную температуру для ее роста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования была альгологически чистая культура диатомовых водорослей *Cerataulina pelagica* (Cl.) Hend. (синоним *Cerataulina bergonii* Perg.), выделенная нами из планктона прибрежных вод Черного моря в конце сентября 2021 г. при температуре воды 17–18°C. Вид идентифицировали с помощью методов световой и электронной микроскопии. В первом случае использовали световой микроскоп Olympus CX 33, во втором — сканирующий электронный микроскоп Hitachi SU3500 (Япония).

С целью выбора оптимальной температуры для роста данного вида водорослей 250-миллитровую колбу с культурой, содержащейся на среде f/2 (Guillard, Rither, 1962), экспонировали при трех температурных режимах: 15–16, 17–18 и 19–20°C и интенсивности света 100 мкЭ/(м² · с). Длительность экспериментов была пять суток.

Для исследования светозависимого роста клеток *C. pelagica* экспоненциально растущую культуру содержали при 10 различных интенсивностях непрерывного света в диапазоне 8.5–510 мкЭ/(м² · с). Водоросли акклиматизированы к каждой интенсивности в течение трех–четырех суток. Интенсивность света измеряли с помощью автоматического регистрирующего устройства LI-1500 (LI-COR), оснащенного квантовым датчиком LI-190R (США).

Влияние различного уровня биогенной обеспеченности на структурные и функциональные характеристики *C. pelagica* исследовали при оптимальных для роста световых условиях (100 мкЭ/(м² · с)) и температуре воды 17–18°C. Клетки культуры, находившиеся в фазе экспоненциального роста, сгущали до объема 20 мл и переносили в колбы с пастери-

зованной морской водой без дополнительных добавок биогенных веществ, а также в колбы с биогенными веществами. В первом варианте опытов использовали среду f/2, во втором — f/2 без нитратов, в третьем — f/2 без кремния, в четвертом — f/2 без фосфатов. В пятом варианте морскую воду не обогащали биогенными веществами. Эксперименты продолжались в течение 7 сут.

Для оценки влияния ионов меди на рост *C. pelagica* в колбы объемом 250 мл вносили культуру, к которой добавляли водный раствор сульфата меди с концентрацией в пересчете на медь 1 и 5 мкг/л. Водоросли экспонировали при оптимальных для роста световых и температурных условиях в течение трех суток.

В ходе экспериментов из колб с культурой ежедневно отбирали аликвоты для оценки линейных размеров клеток, концентрации Хл *a* и Феоф *a*, OD₇₅₀, а также F_v/F_m и ETR.

Для определения концентрации пигментов использовали пробы объемом 10–15 мл в трех повторностях, профильтрованные через мембранные фильтры GF/C (Whatman). Пигменты экстрагировали в 90%-ном водном растворе ацетона в течение 12 ч при температуре 8°C. Концентрацию Хл *a* и Феоф *a* определяли флуориметрическим методом с применением лабораторного флуориметра Trilogy Turner Designs (США), калибровку которого осуществляли по чистому Хл *a* (Protocols for JGOFS, 1994). Относительная ошибка определений не превышала 10%.

Содержание углерода в клетках *C. pelagica* рассчитывали на основе измерений оптической плотности OD₇₅₀ с помощью КФК-3 с последующим пересчетом ее значений в единицах органического углерода (мг/л). В основе расчетов лежит калибровочный график (рис. 1а), связывающий OD₇₅₀ с концентрацией органического углерода, измеренного прямым методом (Kvíderová, Lukavský, 2003). Концентрацию органического углерода в клетках водорослей определяли методом мокрого сжигания проб в хромовой смеси (Бергер и др., 2016). Относительная ошибка определений была 5–10%.

Линейные размеры клеток измеряли с помощью светового микроскопа Olympus CX 33 в 30 повторностях при общем увеличении ×400. Объем клеток и полную площадь поверхности вычисляли по методике (Брянцева и др., 2005).

Суточную удельную скорость роста культуры оценивали по приросту органического углерода в пробах по уравнению, представленному в работе (Стельмах, 2022).

Измерения F_v/F_m , а также F'_v/F'_m при семи различных интенсивностях света в диапазоне 10–500 мкЭ/(м² · с) осуществляли на ПАМ флуориметре Aqua Pen-C AP 110 (Чешская Республика).

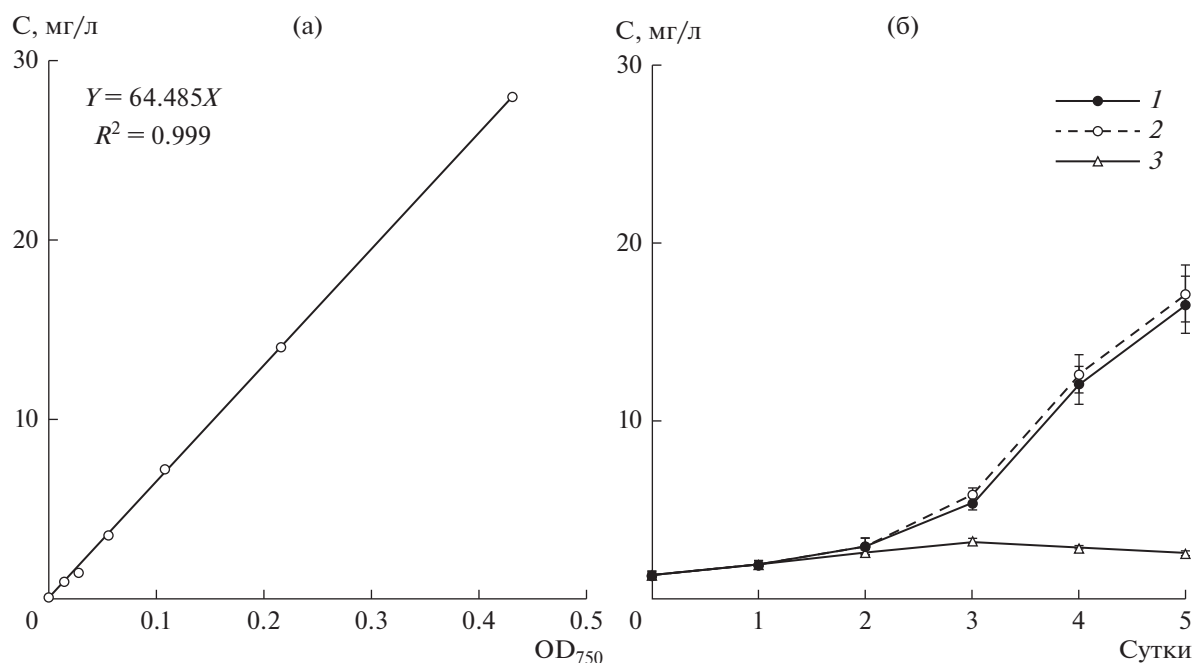


Рис. 1. Зависимость между концентрацией органического углерода в культуре *Cerataulina pelagica* и оптической плотностью суспензии ее клеток (а) и динамика прироста органического углерода в культуре при различных температурах (б). С — концентрация органического углерода, OD₇₅₀ — оптическая плотность на длине волны 750 нм. 1 — 15–16°C, 2 — 17–18°C, 3 — 19–20°C. Значения на графике (б) — среднее арифметическое $\pm$ стандартное отклонение.

Относительная погрешность определений показателей не превышала 5%. Значения ETR в относительных единицах рассчитывали на основе произведения F'_v/F'_m и соответствующей интенсивности света (Cruz, Serôdio, 2008). Зависимость ETR от интенсивности света описана с помощью экспоненциальной функции:

$$ETR = ETR_s(1 - \exp(-\alpha I / ETR_s)), \quad (1)$$

где ETR_s — максимальная скорость электронного транспорта (в отн. ед.), α — частное от деления ETR на соответствующую интенсивность света (I) на начальном линейном участке зависимости (мкЭ/(м² · с)). Величину светового насыщения скорости электронного транспорта ($I_{k,}$) определяли как частное от деления ETR_s на α .

Обработку данных проводили в программе Excel 2007 для Windows. Рассчитывали среднеарифметические значения исследуемых параметров и стандартное отклонение. Статистическая значимость различий между вариантами определялась по t -критерию Стьюдента. Построение графиков осуществляли с помощью программы Grafer 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Идентификация *C. pelagica*. Выполненные исследования подтверждают предыдущие описания вида, основанные на использовании методов све-

товой и электронной микроскопии (Tomas, 1997; Hernández-Becerril, 2020), включая различные морфологические детали: форма клеток и цепочек, высота клеток, форма створок и их размеры, связи между родственными створками, ареоляция поверхности створки, выступы из ее полюсов, представляющие собой реберные глазки, которые могут быть крылатыми и иметь шип на конце, одиночная римопортула в центре створки (рис. 2а–2е).

Динамика роста *C. pelagica* при различных температурах. При оптимальных световых условиях и достаточном количестве биогенных веществ прирост концентрации органического углерода в накопительной культуре *C. pelagica* при трех температурных режимах в течение первых двух суток был почти одинаков в диапазоне 1.0–2.8 мг/л (рис. 1б). На третьи сутки концентрация органического углерода при температурах 15–16 и 17–18°C возросла до 5.35 и 5.81 мг/л, а к концу пятых суток достигла 16.51 и 17.09 мг/л, соответственно. Статистически значимые различия между результатами прироста биомассы при этих двух температурных режимах не были выявлены ($p > 0.05$). При температуре 19–20°C в течение третьих–пятых суток прирост органического углерода отсутствовал.

Зависимость структурных и функциональных параметров *C. pelagica* от интенсивности света. При оптимальных температурных условиях (17–18°C) и высоком содержании биогенных веществ в сре-

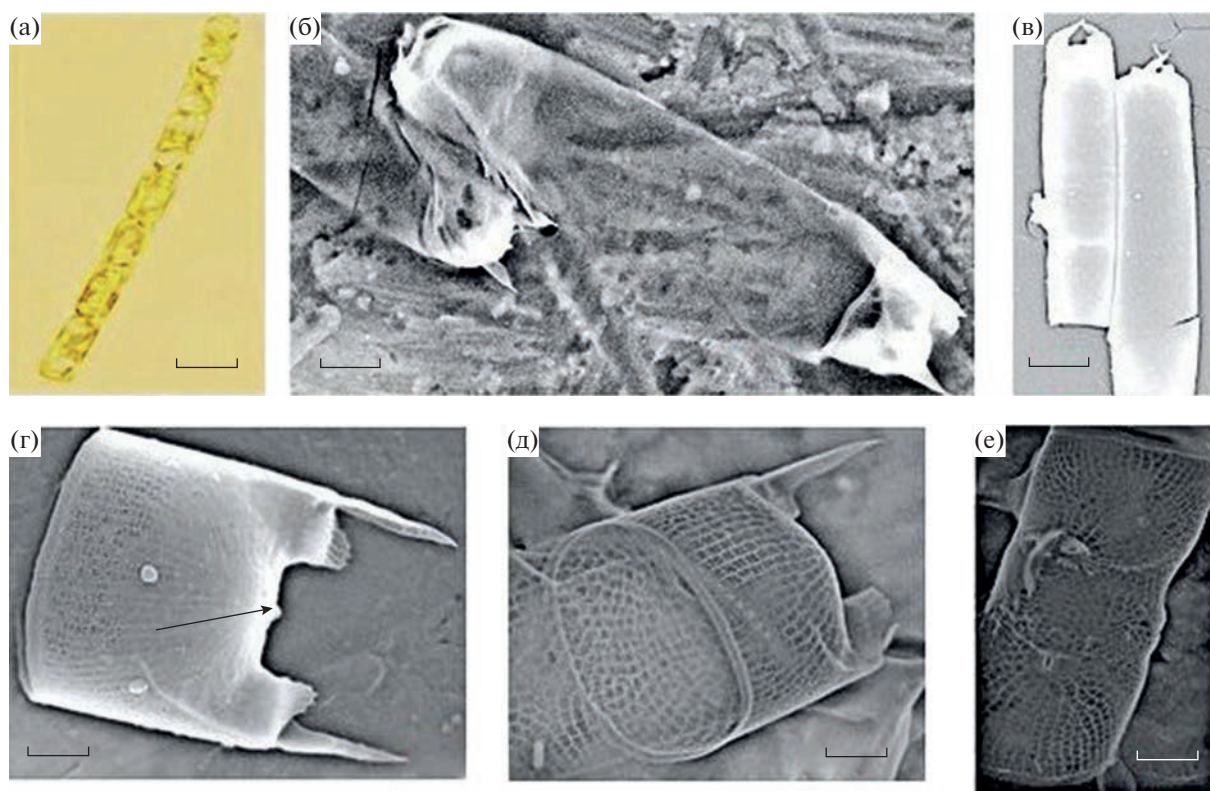


Рис. 2. Микрофотографии *Cerataulina pelagica*: а — световая микроскопия, б–е — сканирующая электронная микроскопия (б, в — панцирь с двумя концевыми шипами; г — вид створки с двумя концевыми шипами, римопортула в центре створки показана стрелкой; д — расположение ареол на створке; е — расположение ареол на панцире). Размер масштабной линейки: а — 10 мкм, б — 3 мкм, в — 6 мкм, г, д — 0.5 мкм, е — 1 мкм.

де зависимость удельной скорости роста (μ) от света следует разделить на три участка или диапазона. В пределах первого (8.6–119.0 мкЭ/(м² · с)) свет лимитировал рост водорослей (рис. 3а). На втором участке световые условия (119–340 мкЭ/(м² · с)) были оптимальными для роста *C. pelagica*. При более высоких интенсивностях света в результате угнетающего его действия скорость роста снижалась. Полученная зависимость скорости роста (μ) от интенсивности света (I) на ее восходящем участке и плато представлена в виде экспоненциальной функции, хорошо описываемой уравнением Пуассона (MacIntyre et al., 2002):

$$\mu = \mu_{\text{макс}}(1 - \exp(1 - (-I/I_k))), \quad (2)$$

где $\mu_{\text{макс}}$ — максимальная удельная скорость роста (сут⁻¹), I_k — интенсивность света, при которой скорость роста достигает 65% максимальной. Из уравнения получено, что максимальная скорость роста была 1.1 сут⁻¹, а I_k — 30 мкЭ/(м² · с).

Отношение F_v/F_m при интенсивностях света 8.6–34.0 мкЭ/(м² · с) было максимальным — 0.69–0.71. В диапазоне световых интенсивностей 34–510 мкЭ/(м² · с) этот показатель постепенно снижался до 0.43 (рис. 3а). Причем на световом

участке, где удельная скорость роста была максимальной, значения F_v/F_m достигали 0.58–0.61.

При всех интенсивностях света объем клеток культуры достоверно не различался ($p > 0.05$) и был в среднем 3200–3900 мкм³ (рис. 3б). Площадь поверхности клеток находилась в интервале значений 1450–1500 мкм², удельная поверхность — 0.43–0.48 мкм⁻¹ (рис. 3в). На участке значений интенсивности света 8.6–119 мкЭ/(м² · с) отношение между органическим углеродом и Хл *a* (С/Хл *a*) увеличивалось от 30 до 120, а при дальнейшем усилении света до 255 мкЭ/(м² · с) не изменялось (рис. 3б). Более высокие значения световой интенсивности приводили к резкому росту С/Хл *a*. При этом продукт распада Хл *a* — Феоф *a* в этих условиях был незначительным ($\leq 2\%$ суммы этих пигментов).

Рост *C. pelagica* при различных по биогенным веществам условиях. В культуре *C. pelagica*, находившейся в экспоненциальной фазе роста, а затем перенесенной в свежую питательную среду $f/2$, наблюдали прирост органического углерода на протяжении всего 7-суточного эксперимента (рис. 4а). За этот период его количество возросло от 2 до 54 мг/л. Скорость прироста органического углерода была

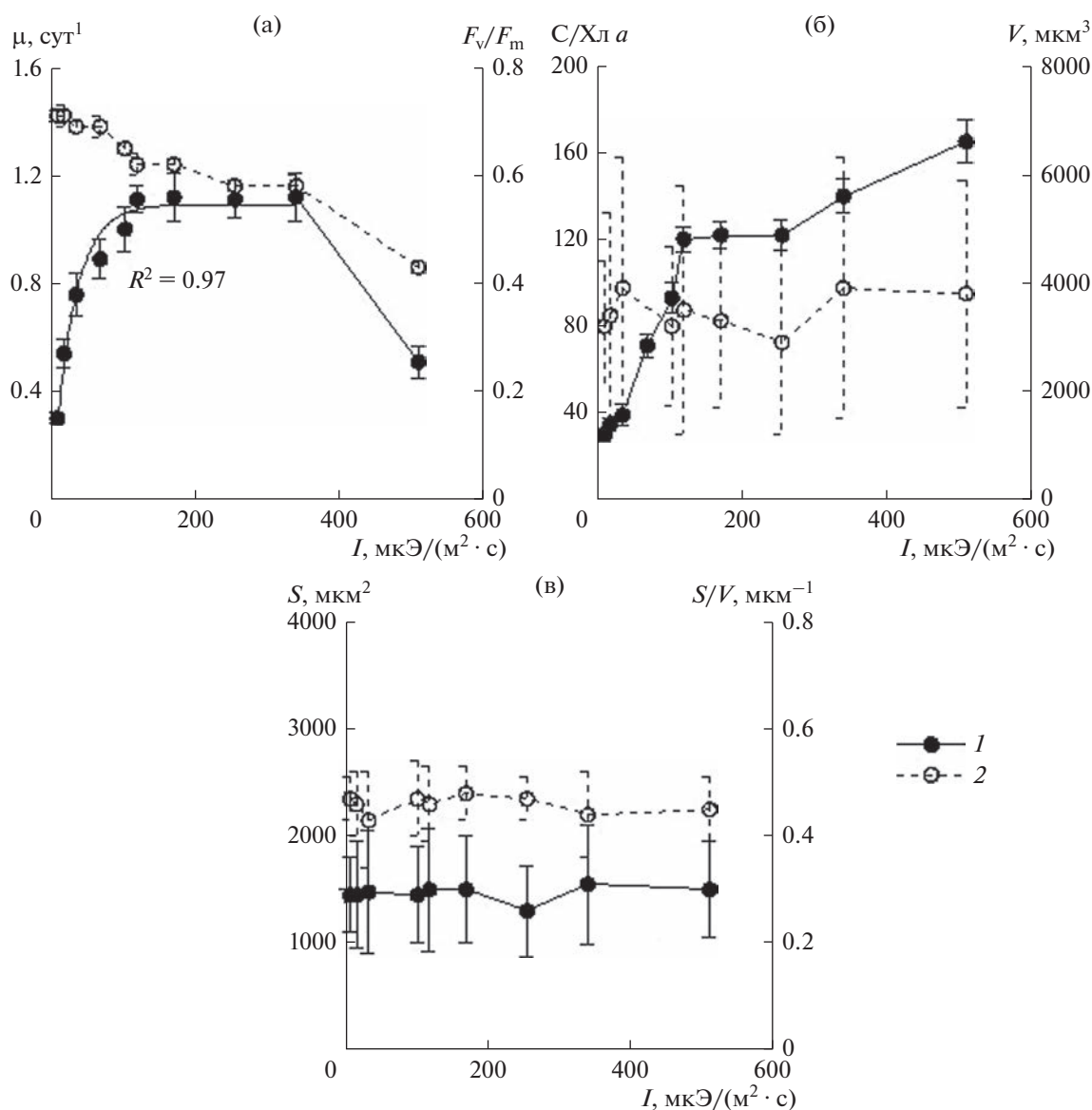


Рис. 3. Влияние света на структурные и функциональные параметры *Cerataulina pelagica*: а — удельная скорость роста (1) и величина F_v/F_m (2); б — C/Xla (1) и объем клеток, V (2); в — площадь поверхности, S (1) и удельная поверхность, S/V (2). Значения здесь и на рис. 4, рис. 5 — среднее арифметическое $\pm$ стандартное отклонение.

максимальна на вторые сутки (0.78 сут^{-1}), к концу эксперимента она снизилась на порядок. Всего за 7 сут *C. pelagica* поделилась 4.8 раза.

В культуре, помещенной в среду f/2 без фосфора, прирост ее биомассы в течение первых трех суток совпадал с контрольными значениями, затем незначительно замедлялся. Поэтому биомасса водорослей на седьмые сутки была лишь на 16% меньше, чем на полной среде f/2.

В опыте без кремния в среде *C. pelagica* в течение первых двух суток прирастала с такой же скоростью, как и в контроле. Затем рост замедлялся, в результате биомасса культуры на седьмые сутки была на 25% меньше относительно контроля.

В культуре, росшей без нитратов в среде, биомасса водорослей на третьи сутки совпадала с контрольными значениями. После ее прирост был незначительным. В конце эксперимента этот показатель был почти в 2 раза ниже, чем в контроле.

На морской воде *C. pelagica* росла, главным образом, в течение первых двух суток. В период с третьих по седьмые сутки прирост биомассы водорослей существенно замедлялся. К концу эксперимента биомасса водорослей была в 3.5 раза ниже относительно контроля.

Таким образом, за семь суток культура, росшая без кремния в среде f/2, поделилась 4.4 раза, без нитратов — 3.8 раза, а на морской воде, обед-

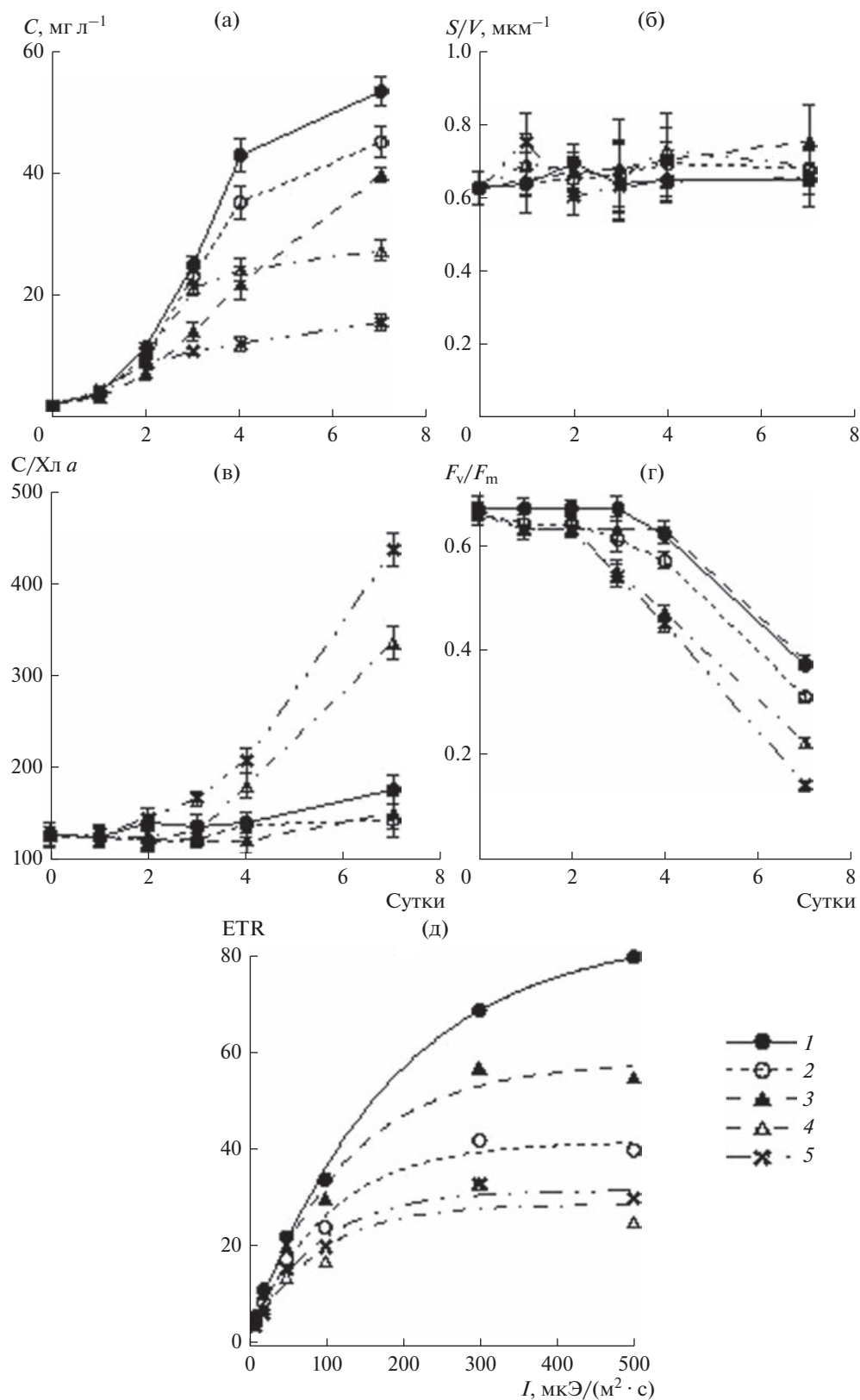


Рис. 4. Динамика структурных и функциональных параметров *Cerataulina pelagica* при различных биогенных условиях: а – органический углерод, б – удельная поверхность клеток, S/V , в – $C/X_{\text{л} a}$, г – F_v/F_m , д – ETR на четвертые сутки. 1 – среда f/2; 2 – f/2 без фосфатов; 3 – f/2 без кремния; 4 – f/2 без нитратов; 5 – морская вода, обесбуженная по биогенным веществам.

ненной по всем основным биогенным веществам, осуществила 3 деления. Средние значения биомассы за 7 сут в культурах, росших на средах, обедненных по азоту, кремнию или фосфору, а также на морской воде без биогенных веществ, были достоверно ниже, чем в контроле ($p \leq 0.05$).

В течение семи суток во всех вариантах опыта достоверных изменений удельной поверхности клеток *C. pelagica* не выявлено ($p > 0.05$). Ее средние значения были в диапазоне $0.60\text{--}0.75 \text{ мкм}^{-1}$ (рис. 4б). Величина отношения $C/\text{Хл } a$ за 7 сут эксперимента в контроле увеличилось лишь от 120 до 160, в опыте без кремния и фосфора — до 140–150 (рис. 4в), тогда как в культуре, росшей без нитратов, этот показатель возрос до 330, а без всех основных биогенных веществ — до 440. Следовательно, клетки исследуемого вида водорослей в условиях максимального дефицита биогенных веществ в среде характеризовались самым низким удельным содержанием $\text{Хл } a$, которое к концу эксперимента было в 2.8 раза ниже, чем в контроле.

Значения максимальной эффективности работы фотосистемы II в течение первых двух–трех суток эксперимента были в диапазоне $0.61\text{--}0.67$ для всех вариантов эксперимента (рис. 4г). Затем происходило постепенное падение данной величины. Однако в культуре, росшей на полной среде f/2 или без кремния, эти процессы были значительно слабее, чем в других вариантах опыта. Например, на седьмые сутки отношение F_v/F_m снизилось в контроле и в варианте без кремния в среде до 0.40. Тогда как в культуре, росшей в среде без фосфатов, этот показатель упал до 0.31, без нитратов — до 0.22, а на морской воде без биогенных веществ — до 0.14.

Графики зависимости ETR от интенсивности света (I) для водорослей, росших при различных биогенных условиях, на четвертые сутки экспозиции даны на рис. 4д. Они представлены в виде экспоненциальной функции с высоким коэффициентом детерминации ($R^2 = 0.95\text{--}0.99$). Видно, что самые высокие значения ETR получены для культуры, росшей на среде f/2. Отсутствие кремния в среде вызывало снижение ETR при высоких интенсивностях света на 30–40%, а недостаток фосфора приводил к снижению ETR почти в 2 раза. Самые низкие значения этого параметра выявлены для культуры, росшей в среде без нитратов или на обедненной морской воде. В этом случае различия между опытными пробами и контролем были в 2.6–3.2 раза. На основе полученных экспоненциальных зависимостей рассчитаны максимальная скорость ETR_s и ее световое насыщение (I_k). Наибольшие значения этих параметров получены для культуры, росшей на среде f/2, наименьшие — на морской воде, обедненной по биогенным веществам (табл. 1).

Таблица 1. Основные параметры зависимости относительной скорости электронного транспорта от интенсивности света на четвертые сутки экспозиции *Cerataulina pelagica* при различных по биогенным веществам условиях

Среда культивирования	ETR_s	α , $\text{мкЭ}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$	I_k , $\text{мкЭ}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$
f/2	85.4 ± 5.1	0.468 ± 0.021	182.5 ± 8.5
f/2–Si	58.3 ± 3.2	0.479 ± 0.017	121.7 ± 5.3
f/2– PO_4	41.7 ± 2.1	0.416 ± 0.015	100.2 ± 4.2
f/2– NO_3	28.8 ± 1.5	0.419 ± 0.018	68.7 ± 2.1
Без биогенных веществ	24.8 ± 1.3	0.422 ± 0.014	58.8 ± 3.3

Примечание. f/2 — полная среда, f/2–Si — среда без кремния, f/2– PO_4 — среда без фосфатов, f/2– NO_3 — среда без нитратов; ETR_s — максимальная скорость электронного транспорта в относительных единицах, α — частное от деления ETR на соответствующую интенсивность света на начальном линейном участке зависимости, I_k — световое насыщение скорости электронного транспорта.

Следовательно, в результате дефицита биогенных веществ во внешней среде, а затем и в клетках функциональная активность *C. pelagica* снижалась, что выражалось в замедлении роста водорослей, понижении величины F_v/F_m и параметров, характеризующих скорость электронного транспорта, а также удельного содержания $\text{Хл } a$. Однако величина удельной поверхности не изменялась.

Исследования влияния ионов меди на рост *C. pelagica* показали, что при начальной концентрации меди в среде 1 мкг/л на вторые и третьи сутки эксперимента отмечено снижение прироста органического углерода в культуре и величины F_v/F_m на 30–33% относительно контроля (рис. 5). Повышение концентрации меди в среде в 5 раз привело к прекращению роста водорослей и снижению F_v/F_m до 0.1 уже в первые сутки. На вторые и третьи сутки наблюдали незначительное снижение биомассы водорослей по сравнению с ее исходным значением, а также понижение F_v/F_m до 0.06, что свидетельствует о начале отмирания клеток культуры.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что к основным факторам, регулирующим рост микроводорослей, относятся свет, температура и биогенные вещества. Если значения какого-либо из этих факторов отклоняются от оптимальных, рост водорослей замедляется, а в случаях их приближения к границам толерантности, он прекращается.

Проведенные нами исследования показали, что при оптимальном температурном режиме и достаточном количестве питательных веществ максимальные значения скорости роста *C. pe-*

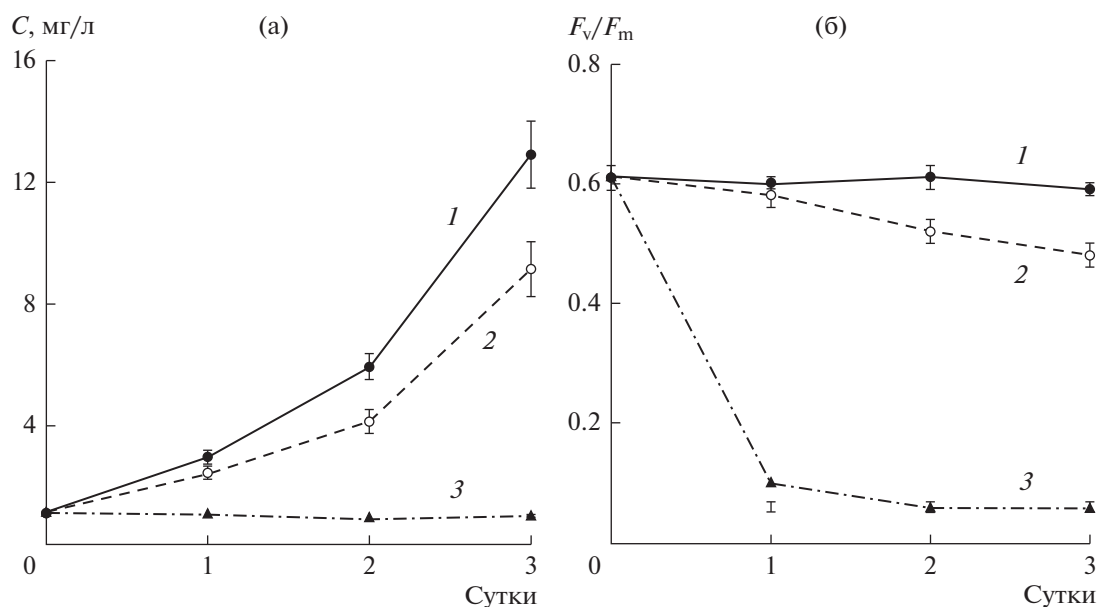


Рис. 5. Влияние ионов меди на динамику накопления органического углерода (а) и величину отношения F_v/F_m (б) в культуре *Cerataulina pelagica*. 1 – контроль, 2 – 1 мкг/л, 3 – 5 мкг/л.

lagica ($1.0\text{--}1.1 \text{ сут}^{-1}$) были в довольно широком световом диапазоне ($100\text{--}350 \text{ мкЭ}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$), что соответствует суточным значениям суммарной ФАР, равным $9\text{--}30 \text{ Э}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. В период с середины сентября до середины октября, когда *C. pelagica* достигает наибольшего развития в прибрежных водах Черного моря, интенсивность ФАР у морской поверхности обычно достигает $20\text{--}30 \text{ Э}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ (Stelmakh, Georgieva, 2014; Финенко и др., 2017), а значит оптимальна для роста этого вида.

Однако *C. pelagica* крайне чувствительна к повышению температуры. Оказалось, что ее оптимальные значения для роста исследуемого вида находились в диапазоне $15\text{--}18^\circ\text{C}$, тогда как увеличение температуры до $19\text{--}20^\circ\text{C}$ вызывало угнетение роста культуры уже на третьи сутки экспозиции. Показано (Akimov, Solomonova, 2019), что у диатомовых водорослей при температурах, превышающих оптимальные значения на $2\text{--}3^\circ\text{C}$, происходит постепенная деградация клеток и последующая их гибель. Вместе с тем, длительное стрессовое воздействие низких положительных температур ($4\text{--}6^\circ\text{C}$) на водоросли имеет в большинстве случаев обратимый характер, а восстановление скорости роста наблюдается сразу после восстановления температуры до оптимальной. В этой связи следует отметить, что в последние годы температура поверхностного слоя прибрежных вод Черного моря в районе г. Севастополь повысилась не только за летний период, но и за осенний по сравнению с началом этого столетия. В сентябре–октябре она на два–

три градуса выше, чем ранее, и достигает $19\text{--}24^\circ\text{C}$ (Финенко и др., 2017; Stelmakh, Kovrigina, 2021), что превышает температурный оптимум для роста *C. pelagica*. Вероятно, это – одна из основных причин снижения численности и биомассы данного вида в фитопланктоне. В то же время доля толерантного к высоким температурам крупноклеточного вида диатомовых водорослей *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G. Sundström существенно возросла. Этот вид начинает интенсивно развиваться в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе г. Севастополь в июле–августе при температуре воды 25°C (Stelmakh, Kovrigina, 2021). Смена видов в фитопланктоне в результате потепления выявлена и в других районах Мирового океана. Результаты многолетних исследований в водах Тихого океана, проведенных у берегов Австралии в районе г. Сидней, показали, что здесь с 1931 по 2019 г. температура поверхностного слоя вод увеличилась на $\sim 1.8^\circ\text{C}$, в результате чего доля холодолюбивых видов диатомовых водорослей сократилась, а теплолюбивых возросла (Ajani et al., 2020).

Температура может оказывать не только прямое влияние на рост водорослей, но и опосредованное. По нашему мнению, в результате повышения температуры воды и усиления ее температурного расслоения в последние годы в осенний период споры *Cerataulina pelagica*, которые обычно покоятся за пределами освещенной зоны, не могут в большом количестве подняться в эту зону и дать вспышку “цветения”.

Одной из причин слабого развития *C. pelagica* в прибрежных водах Черного моря в районе г. Се-

вастополь, может быть постоянно растущее антропогенное загрязнение вод, в результате которого угнетается не только рост фитопланктона, но и сокращается его доля, потребленная микрозоопланктоном (Stelmakh, Kovrigina, 2021). Среди многочисленных загрязняющих веществ следует отметить ионную форму меди. Концентрация последней в прибрежных водах Черного моря в 2000–2019 гг. была в диапазоне 1–125 мкг/л (Кораблина и др., 2021). При концентрации этого токсиканта 5 мкг/л в среде рост *C. pelagica* полностью подавлялся. В то же время, мелкоклеточный вид диатомовых водорослей *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin с такой же начальной биомассой, как и у *C. pelagica*, был намного устойчивее к воздействию меди. В течение всего трехсуточного эксперимента при концентрации меди 10 мкг/л прирост клеток данного вида не отличался от такового в контроле и лишь при концентрации 90 мкг/л полностью прекращался (Morreno-Garrido et al., 2000). Высокая чувствительность *C. pelagica* к действию ионов меди может быть обусловлена наличием относительно крупной вакуоли в ее клетках, которая способствует активному движению цитоплазмы по периферии клеточной мембраны. Это увеличивает скорость транспорта в клетку не только биогенных веществ (Raven, 1987), но и токсикантов, способных накапливаться в большом количестве внутри вакуоли.

Следует отметить, что “цветение воды”, вызванное *C. pelagica*, происходило в прибрежных водах Черного моря не только при высоком уровне биогенных веществ (Стельмах и др., 2004), но и при их низком содержании в воде. Так, в сентябре–октябре 2005 г. зарегистрирована завершающая стадия “цветения воды”, вызванного данным видом в водах у берегов Турции. При этом концентрация нитратов в среде была низкой – в среднем 0.10 мкМ (Stelmakh, Georgieva, 2014). Поддержание функциональной активности фитопланктона в этих условиях обеспечивал, вероятно, внутриклеточный пул биогенных веществ. Для разных видов водорослей он неодинаков. Чем крупнее внутриклеточная вакуоль, тем больше запас биогенных веществ в клетке, а значит больше разница между максимальной и минимальной внутриклеточной квотой питательных веществ (Edwards et al., 2011; Marañón et al., 2013). По расчетам некоторых авторов (Marañón et al., 2013; Sommer et al., 2017), богатая азотом материнская клетка объемом 10 мкм³ может поддерживать только одно клеточное деление без нового поглощения этого элемента. Для клетки >23 тыс. мкм³ внутриклеточный пул азота может обеспечить два последовательных клеточных деления. На основе лабораторных исследований установлено, что клетки диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin со средним объемом 80–100 мкм³ за счет внутриклеточного пула азота поделились

1 раз (Шоман, 2015). У этого вида внутриклеточная вакуоль небольшая и не превышает 30% клеточного объема (Schreiber et al., 2017). Культура крупноклеточного вида *Pseudosolenia calcar-avis* с объемом клеток 100 тыс. мкм³ и большой внутриклеточной вакуолью, занимающей ~80% объема клетки, за счет азота, содержащегося в ней, делилась пять раз (Стельмах, 2022). В настоящей работе культура *C. pelagica*, объем клетки которой был ~4000 мкм³, за счет внутриклеточного пула азота поделилась 3.8 раза. Тогда как в условиях почти полного отсутствия всех биогенных веществ в среде этот вид водорослей осуществил три клеточных деления; и до конца семисуточного эксперимента культура сохраняла свою функциональную активность на низком уровне, при котором возможно ее полное восстановление в случае появления внешнего источника биогенных веществ. В Черном море в осенний период таким источником служат питательные вещества, проникающие в зону фотосинтеза в результате ослабления температурной стратификации вод и увеличения их динамической активности в результате усиления ветров.

Таким образом, слабое развитие *C. pelagica* в прибрежных водах Черного моря в районе г. Севастополь в последние годы обусловлено, вероятно, повышением температуры поверхностного слоя вод, а также высокой чувствительностью вида к действию загрязняющих веществ, которые поступают в воду с берега в большом количестве и могут быть токсичны для него.

Выводы. Диапазон оптимальных значений температуры для роста диатомовой водоросли *C. pelagica* находился в пределах 15–18°C. Интенсивность света в интервале величин 119–340 мкЭ/(м² · с) была оптимальна для исследуемого вида: удельная скорость роста достигала 1.0–1.1 сут⁻¹, отношение F_v/F_m – 0.58–0.61. Более высокие значения этого параметра вызывали угнетение скорости роста водорослей и эффективности работы фотосистемы II. При акклимации *C. pelagica* к различным световым условиям (от 8.6 до 500 мкЭ/(м² · с)) достоверных изменений средних значений объема ее клеток, площади поверхности и удельной поверхности не выявлено, что свидетельствует о низкой структурной пластичности данного вида. Перенос клеток культуры *C. pelagica*, имеющей максимальный внутриклеточный пул биогенных веществ, в морскую воду, обедненную по биогенным веществам, вызвал достоверное снижение величин F_v/F_m , ETR, удельной скорости роста водоросли и повышение отношения C/Xл а на третьи–четвертые сутки эксперимента. За счет внутриклеточного пула питательных веществ исследуемый вид осуществил лишь три клеточных деления. Показана высокая чувствительность культуры *C. pelagica* к действию меди в ионной фор-

ме, которая в концентрации 1 мкг/л в среде вызывала частичное угнетение ее роста, а при концентрации в 5 раз выше полностью подавляла.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам ФИЦ ИнБЮМ И.И. Бабич и Е.О. Вerezубовой за неоценимую помощь при выполнении данной работы, а также ведущему инженеру Института биологии южных морей В.Н. Лишаеву за проведение электронной микроскопии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по теме государственного задания ФИЦ ИнБЮМ “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом” (№ 121041400077-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я., Мутяев М.В., Сухотин А.А. 2016. Опыт использования метода мокрого сжигания для определения концентрации взвешенных органических веществ в морской воде // Океанология. Т. 56. № 2. С. 328.
<https://doi.org/10.7868/S0030157416020015>
- Брянцева Ю.В., Лях А.М., Сергеева А.В. 2005. Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря. Севастополь. (Препринт, Ин-т биол. южных морей).
- Кораблина И.В., Барабашин Т.О., Геворкян Ж.В. и др. 2021. Динамика распределения тяжелых металлов в водной толще северо-восточной части Черного моря после 2000 г. // Тр. ВНИРО. Т. 183. С. 96.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-183-96-112>
- Стельмах Л.В., Губанов В.И., Бабич И.И. 2004. Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя // Мор. экол. журн. Т. 3. № 4. С. 55.
- Стельмах Л.В. 2022. Особенности структурных и функциональных характеристик диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* // Биология внутр. вод. № 3. С. 300.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222030184>
- Финенко З.З., Стельмах Л.В., Мансурова И.М. и др. 2017. Сезонная динамика структурных и функциональных показателей фитопланктонного сообщества в Севастопольской бухте // Системы контроля окружающей среды. Вып. 29. С. 73.
<https://doi.org/10.33075/2220-5861-2017-3-73-82>
- Шоман Н.Ю. 2015. Динамика внутриклеточного содержания углерода, азота и хлорофилла *a* в условиях накопительного роста диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897) при разной интенсивности света // Биология моря. Т. 41. № 5. С. 324. <https://elibrary.ru/item.asp?id=24862972>
- Ajani P.A., Davies C.H., Eriksen R.S. et al. 2020. Global Warming Impacts Micro-Phytoplankton at a Long-Term Pacific Ocean Coastal Station // Front. Mar. Sci. V. 7: 576011.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.576011>
- Akimov A.I., Solomonova E.S. 2019. Characteristics of growth and fluorescence of certain types of algae during acclimation to different temperatures under culture conditions // Oceanology. V. 59. Iss. 3. P. 316.
<https://doi.org/10.1134/S0001437019030019>
- Cruz S., Serôdio J. 2008. Relationship of rapid light curves of variable fluorescence to photoacclimation and non-photochemical quenching in a benthic diatom // Aquat. Bot. V. 88. P. 256.
- Edwards K.F., Klausmeier C.A., Litchman E. 2011. Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton // Ecology. V. 92. P. 2085.
<https://doi.org/10.1890/11-0395.1>
- Guillard R.R.L., Ryther J.H. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* Cleve // Can. J. Microbiol. V. 8. P. 229.
- Hernández-Becerril D.U. 2020. Morphology of two species of the marine planktonic diatom genus *Cerataulina* H. Peragallo ex Schütt (Bacillariophyta) from the Tropical Mexican Pacific, including a new record for the area // Bol. Inst. Oceanogr. V. 59(01). P. 9.
- Kvíděrová J., Lukavský J. 2003. The cultivation of *Phaeodactylum tricornutum* in crossed gradients of temperature and light // Algol. Stud. V. 110(1). P. 67.
<https://doi.org/10.1127/1864-1318/2003/0110-0067>
- MacIntyre H.L., Kana T.M., Anning T. et al. 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria // J. Phycol. V. 38. P. 17.
- Mann D.G. 1999. The species concept in diatoms // Phycologia. V. 38. Iss. 6. P. 437.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-6-437.1>
- Marañón E., Cermeno P., Lopez-Sandoval D.C. et al. 2013. Unimodal size scaling of phytoplankton growth and the size dependence of nutrient uptake and use // Ecol. Lett. V. 16. P. 371.
<https://doi.org/10.1111/ele.12052>
- Mikaelyan A.S., Kubryakov A.A., Silkin V.A. et al. 2018. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea // Deep Sea Res. Pt. I. V. 142. P. 44.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.08.00>
- Moncheva S., Gotsis-Skretas O., Pagou K. et al. 2001. Phytoplankton Blooms in Black Sea and Mediterranean Coastal Ecosystems Subjected to Anthropogenic Eutrophication: Similarities and Differences // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 53. P. 281.
<https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0767>
- Moreno-Garrido I., Lubián L.M., Soares A.M.V.M. 2000. Influence of Cellular Density on Determination of EC50 in Microalgal Growth Inhibition Tests // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 47. P. 112116.
<https://doi.org/10.1006/eesa.2000.1953>
- Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. JGOFS Report Nr. 19, vi+170 pp.

- Reprint of the IOC Manuals and Guides No. 29. UNESCO. 1994. <https://hdl.handle.net/11329/220>
- Raven J.A. 1987. The role of vacuoles // New Phytologist. V. 106. Iss. 3. P. 357.
- Schreiber V., Dersch J., Puzik K. et al. 2017. The Central Vacuole of the Diatom *Phaeodactylum tricornutum*: Identification of New Vacuolar Membrane Proteins and of a Functional Di-leucine-based Targeting Motif // Protist. V. 168. Iss. 3. P. 271. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2017.03.001>
- Sherr E.B., Sherr B.F. 2007. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 352. P. 187. <https://doi.org/10.3354/meps07161>
- Smetacek V. 1999. Diatoms and the ocean carbon cycle // Protist. V. 150. Iss. 1. P. 25. [https://doi.org/10.1016/S1434-4610\(99\)70006-4](https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70006-4)
- Sommer U., Charalampous E., Genitsaris S. et al. 2017. Costs, benefits and taxonomic distribution of phytoplankton body size // J. Plankton Res. V. 39. P. 494. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw071>
- Stelmakh L.V., Georgieva E.Yu. 2014. Microzooplankton: The Trophic Role and Involvement in the Phytoplankton Loss and Bloom-Formation in the Black Sea // Turkish J. Fish. Aquat. Sci. V. 14. P. 955. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v14_4_15
- Stelmakh L., Kovrigina N. 2021. Phytoplankton Growth Rate and Microzooplankton Grazing under Conditions of Climatic Changes and Anthropogenic Pollution in the Coastal Waters of the Black Sea (Sevastopol Region) // Water. V. 13. Iss. 22. Article № 3230. 13 p. <https://doi.org/10.3390/w13223230>
- Tomas C.R. 1997. Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates. New York: Acad. Press.

The Influence of Abiotic Factors on the Structural and Functional Characteristics of the Diatom Algae *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey

L. V. Stelmakh*

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

*e-mail: lustelm@mail.ru

Using the electron microscopy method, the species identity of the diatom *Cerataulina pelagica*, isolated in pure culture from the coastal waters of the Black Sea in September 2021, was confirmed. The range of optimal temperature values for the development of this species was identified. The impact of light and biogenic substances on its main structural and functional characteristics has been studied. Acclimation of *C. pelagica* to various light intensities was carried out by changing the efficiency of photosystem II, the C/Chl *a* ratio, and the specific growth rate. The morphometric parameters of cells (volume, surface area, and specific surface area) changed slightly in the studied light range – 8.5–510 $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. The transfer of *C. pelagica* cells, which have the maximum intracellular pool of nutrients, to seawater depleted in nutrients caused a rapid increase in the C/Chl *a* ratio, as well as a decrease in the efficiency of photosystem II, the relative rate of electron transport, and the specific growth rate. A high degree of toxicity with copper ion in low concentrations in relation to the studied species was shown.

Keywords: Black Sea, phytoplankton, diatom *Cerataulina pelagica*, nutrients, light, temperature

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗЕР И РОДНИКОВ ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

© 2023 г. Н. Х. Сергалиев^а, Б. Б. Сарсенова^а, Г. З. Идрисова^{б, *},
К. М. Ахмеденов^а, Б. Е. Губашева^б

^аЗападно-Казахстанский университет им. М. Утемисова, Уральск, Республика Казахстан

^бЗападно-Казахстанский аграрно-технический университет им. Жангир хана, Уральск, Республика Казахстан

*e-mail: kairgalieva_guldana@mail.ru

Поступила в редакцию 13.04.2022 г.

После доработки 17.09.2022 г.

Принята к публикации 27.09.2022 г.

Выявлена взаимосвязь между степенью минерализации и составом растительности при изучении пяти озер и 40 родников Западного Казахстана. Антропогенный фактор оказывает влияние на растительность озер и родников, увеличивая количество рудеральных и галофитных растений. При понижении уровня воды в озерах наблюдаются процессы активного засоления водной акватории и прибрежной части, индикатором которого служит растительность. На территориях, прилегающих к родникам, отмечена доминирующая роль мезотрофов и мегатрофов в структуре флоры родников, что свидетельствует о преобладании на исследованной территории почв и грунтов с достаточным и избыточным содержанием питательных элементов. Флора родников региона имеет низкую степень сходства. Кластерный анализ флоры родниковых урочищ подтвердил разнородность количественного видового состава.

Ключевые слова: озера, родники, растительность, видовой состав, факторы среды

DOI: 10.31857/S0320965223020225, **EDN:** BUIMOZ

ВВЕДЕНИЕ

Ландшафтная или экологическая лимнология рассматривает озеро как водную геосистему (лимносистему), развивающуюся во взаимосвязи с ландшафтами водосбора, представляющую составную часть ландшафтной структуры территории (Субетто и др., 2017). Поэтому изучение растительности озер очень важно для оценки состояния озерных геосистем.

Растительность определяет физиономические особенности гидроморфных комплексов, играя роль своеобразного индикатора данных геосистем в пространственной структуре окружающего ландшафта (Сивохип, Калмыкова, 2008; Сивохип, 2011). Одним из индикаторов трофического статуса водоемов служит высшая водная растительность. В данной работе рассмотрены две водные геосистемы — озера и родники.

Суммарная площадь поверхности озер Западного Казахстана >908 км². Здесь насчитывается 3260 озер, но только 84 имеют площадь зеркала >1 км². Пресные озера занимают ~35%, соленые озера — 40%, на долю пересыхающих озер приходится 25% общей площади (Мурзашев, 2005). Для Западного Казахстана характерно наличие многовековых и внутривековых колебаний увлажненности, с чем связана периодичность колеба-

ния уровня воды в озерах. На территории Западного Казахстана родники распределены неравномерно. Большинство родников приурочено к сырцово-холмистым и эрозионным ландшафтам с высокой глубиной расчленения рельефа северной и восточной частей региона. В равнинных ландшафтах Прикаспийской низменности источников сравнительно немного (Ахмеденов, Жантасова, 2013; Ахмеденов, 2014).

Небольшие озера — малоизученная группа водоемов, мониторинг сообществ таких озер дает возможность выявить спектр изменений, происходящих в этих экосистемах (Ляшенко и др., 2002; Seliverstova, Volkova, 2021). Сведения о прибрежно-водных растениях водоемов озерного типа Западного Казахстана почти отсутствуют, исследования и сбор материалов проводили в 60-е годы XX в. сотрудники Уральского педагогического института им. А.С. Пушкина (Богданов, 1964; Иванов, 1969).

В настоящее время имеются лишь фрагментарные сведения о растительности водоемов и родниковым урочищам этого региона (Шадрина, 2006; Шадрина и др., 2006; Идрисова, 2018, 2019; Idrissova et al., 2019, 2020; Ахмеденов и др., 2020).

Цель работы — анализ состояния водной растительности озер и родников Западного Казах-

стана для оценки экологического состояния окружающей среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2019 и 2020 гг. было обследовано пять озер Западно-Казахстанской обл. (Шалкар, Балыкты Саркыл, Айдын, Едильсор, Брусяное) и 40 родников Западного Казахстана.

Использовались стандартные методы — маршрутно-рекогносцировочный и морфолого-географический. Сбор и обработку гербарного материала проводили по общепринятым методикам (Белавская, 1964; Скворцов, 1977; Кокина, 1982), а также по работам (Белавская, 1964; Методика..., 1975; Скворцов, 1977; Кокина, 1982; Рябинина, Князев, 2009).

Анализ флористического состава водоемов включал водную и гигрофильную флору по работе (Катанская, 2010). Для гигро-гелофитов, гигрофитов, гигро-мезофитов и мезофитов применяли общепринятую классификацию для наземных растений, в частности, в работе (Серебряков, 1962). Латинские названия растений, систематическое положение семейств, родов и видов, сокращение имен авторов таксонов проверяли по базе данных Международного индекса названий растений (IPNI).

Анализ химического состава озер и родников проводили в исследовательской лаборатории экологии и биогеохимии НАО “Западно-Казахстанский университет им. М. Утемисова” и в испытательном центре НАО “Западно-Казахстанский аграрно-технический университет им. Жангир хана”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флористический состав исследованных водных объектов приведен в табл. 1.

Озеро Шалкар. По всей береговой линии озера с южной стороны произрастают заросли солероса *Salicornia perennans* с переходом на кокпеково-кермековое сообщество с гребенщиком. Высокая засоленность прибрежной территории озера с огромными пространствами открытой площади побережий, с которых ветром разносятся песчано-солевые взвеси, позволяют с каждым годом захватывать участки земель моногруппировкам галофитной и сорной растительности.

Негативный антропогенный фактор, влияющий на состав и структуру почвенно-растительного покрова оз. Шалкар и прилегающих к водоему территории, приводит к изменению всей экосистемы бассейна оз. Шалкар, усугубляя происходящие отрицательные изменения.

Озеро Балыкты Саркыл — одно из крупных озер, в настоящее время претерпевает значитель-

ные изменения. Происходит уменьшение водного зеркала, с увеличением площади соленосных соров и мелководий, а также расширением доли солянковых и лебедовых группировок в сложении растительного покрова.

Прибрежная растительность представлена гребеншиково-солянковой растительностью с разнотравьем, с доминированием тростника южного (Доп. мат., рис. S1). Из сем. Щирицевых (Amaranthaceae) отмечены солянка простертая (*Bassia prostrata* (L.) Beck.), свёда линейнолистная (*Suaeda linifolia* Pall.), климакоптера шерстистая (*Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch.), солерос европейский (*Salicornia europaea* L.).

Тростниковые заросли достигают 60–65%, значительная доля в травостое представлена буйранисто-сорными видами лебеды (*Atriplex cana* C.A. Mey, *A. micrantha* C.A. Mey) и дурнишника обыкновенного (*Xanthium spinosum* L.).

Озеро Брусяное — пресный водоем площадью 0.5 га, имеет преимущественно снеговое и грунтовое питание, принадлежит группе озер гидрографической сети р. Урал. По классификации пойменных водоемов относится к озерам притеррасья, имеет вытянутую форму.

Расположение озера в центральной части поймы р. Урал обуславливает его видовое разнообразие флоры и растительности. Водная и водно-прибрежная флора представлена следующими видами: роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.), рдест блестящий и остролистный (*Potamogeton lucens* L., *P. acutifolius* Link). В тихих заводях мелководий отмечены водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae* L.), и из сем. Lemnaceae: ряска тройчатая (*Lemna trisulca* L.), ряска малая (*L. minor* L.), ряска многокорневая (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid). Из “краснокнижных” видов в озере произрастает реликт сальвиния плавающая (*Salvinia natans* (L.) All.). Молодые вегетирующие заросли тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Steud.) свидетельствуют о мелководье озера.

Второй ярус растительного покрова на увлажненных почвах более разнообразен и занимает устойчивое положение, проективное покрытие ≤75–80%. Основу видового разнообразия представляют ситник Жерара (*Juncus gerardii* Loisel.), мята полевая (*Mentha arvensis* L.), шлемник обыкновенный (*Scutellaria galericulata* L.), зюзник высокий и европейский (*Lycopus exaltatus* L. f., *L. europaeus* L.), клубнекамыш морской (*Bolboschoenus maritimus* (L.) и др.

Полупогруженные виды растений тянутся вдоль побережья озера, занимая первый ярус и обеспечивая видовое разнообразие водоема. К ним относятся частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.), рогоз узколистный (*Typha*

Таблица 1. Состав флоры макрофитов исследованных озер и родников

Вид макрофита	Озеро				Родник		
	Шалкар (12 г/л)	Айдын (14.7 г/л)	Балыкты Саркыл (10.7 г/л)	Едильсор (20.8 г/л)	Суык- булак (16.8 г/л)	Жоса (3.8 г/л)	Таскала (11.4 г/л)
<i>Typha latifolia</i> L.	+	+	—	+	—	+	—
<i>Potamogeton lucens</i> L.	+	+	—	+	—	—	—
<i>P. natans</i> L.	—	+	—	+	—	—	—
<i>P. perfoliatus</i> L.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+	—	+	—	—	—
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	—	+	—	—	—	—	—
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Steud.	+	++	+	++	+	—	+
<i>Carex acuta</i> L.	—	—	+	—	+	—	—
<i>C. elongata</i> L.	—	—	—	+	—	—	—
<i>C. cespitosa</i> L.	—	+	—	+	—	+	+
<i>Achnatherum calamagrostis</i> (L.) P. Beauv.	—	+	—	+	—	+	—
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	—	—	—	+	—	+	—
<i>S. sylvaticus</i> L.	—	—	—	+	+	—	—
<i>Rumex aquaticus</i> L.	—	—	+	—	—	+	—
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nymphaea candida</i> J. Presl & C. Presl.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	0	0	—	—	—	—	—
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	0	0	0	0	—	—	—
<i>Lycopus europaeus</i> L.	0	0	0	0	—	+	—
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	—	+	+	+	—	—	—
<i>Tamarix</i> L.	+	++	++	++	—	+	+
<i>Bidens tripartita</i> L.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bromus squarrosus</i> L.	—	—	—	—	—	+	+
<i>Trifolium pratense</i> L.	—	—	—	—	+	+	—

Примечание. “+” — вид присутствует, “++” — распространен, “—” — отсутствует, “0” — данные отсутствуют. В скобках дана минерализация.

angustifolia L.), ежеголовник прямой (*Sparganium erectum* L.), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.).

Многочисленны по видовому обилию (с проективным покрытием 65–70%) виды сем. Cyperaceae — осока узколистная (*Carex stenophylla* Wahlenb), сыть бурая и скученная (*Cyperus fuscus* L., *Cyperus glomeratus* L.) и др.

Следующий ярус растений переходный, с проективным покрытием до 65–70%, образуется луговым разнотравьем: представитель сем. Onagraceae кипрей волосистый (*Epilobium hirsutum* L.), чистец болотный (*Stachys palustris* L.), клевер ползучий (*Amoria repens* (L.) C. Presl), череда трехраздельная (*Bidens tripartita* L.), дербенник иволист-

ный (*Lythrum salicaria* L.), алтей лекарственный (*Althaea officinalis* L.), василистник малый (*Thalictrum minus* L.), хвощ луговой (*Equisetum pratense* Ehrh.), репешок обыкновенный (*Agrimonia eupatoria* L.), поручейник широколистный (*Sium latifolium* L.), спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis* L.), подмаренник настоящий (*Galium verum* L.), солодка голая (*Glycyrrhiza glabra* L.), донник белый (*Melilotus albus* Medik.), клевер луговой (*Amoria pratense* L.), подорожник большой (*Plantago major* L.), дербенник лозный (*Lythrum virgatum* L.) и др.

Побережье оз. Брусное подвержено антропогенному воздействию, в том числе выпасу домашнего скота, что, в свою очередь, ведет к измене-

нию в структуре растительного покрова с преобладанием рудеральных видов растений (латук татарский (*Lactuca tatarica* (L.) C.A. Mey), лебеда стреловидная (*Atriplex sagittata* Borkh.), мелкопестник канадский (*Conyza canadensis* (L.) Cronquist), полынь австрийская, полынь Лерхе, полынь горькая, полынь лечебная (*Artemisia austriaca* Jacq., *A. lercheana* Weber ex Stechm., *A. absinthium* L., *A. abrotanum* L.), чертополох курчавый *Carduus crispus* L., дурнишник обыкновенный *Xanthium strumarium* L.) и значительных площадей метровых зарослей ворсянки Гмелина (*Dipsacus gmelinii* M. Bieb.).

По классу зарастания оз. Брусяное относится к незаросшим водоемам с площадью зарослей <1% площади акватории.

Озеро Едильсор расположено в полупустынной зоне, где климатические условия — один из факторов воздействия на водоем и на распределение растительности. Распространение растительности в озерах связано, в основном, с уровнем воды и глубиной. Значительные изменения в структуре и динамике озера определяются и антропогенным фактором (подпруживанием, тростниковыми пожарами, выкашиванием тростника), приводящим к исчезновению водного зеркала озера и превращению его в рассолы.

Водно-прибрежная растительность представлена доминирующим тростником *Phragmites australis* (Cav.) Steud. с тамариском ветвистым *Tamarix ramosissima* Ledeb. и тамариском рыхлым *T. laxa* Willd., проходящих узкой полосой вдоль берега озера, травостой в основном представлен солянковой растительностью (*Climacoptera crassa* (M. Bieb.) Botsch., *Atriplex cana* C.A. Mey) и другими видами.

В озере преобладают растения, толерантные к содержанию солей в почве: кермеки (*Limonium suffruticosum* (L.) Kuntze, *L. gmelinii* (Willd.) Kuntze), представители рода *Artemisia* (*A. austriaca* Jacq., *A. salsoloides* Willd., *A. pauciflora* Weber ex Stechmann), кохия (*Kochia prostrata* (L.) Schrad.), мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.) и др.

Воздействие совокупных факторов на оз. Едильсор сказывается на макрофитах водоема: проявляется в угнетенном состоянии тростника, занимающего несколько метров прибрежной полосы, и в уменьшении водного зеркала (вода отошла от берега на >10 м) (Доп. мат., рис. S1).

Растительный покров представлен небольшими молодыми куртинками, а местами и зарослями гребенщика *Tamarix ramossima*, *T. laxa*, характеризующегося высокой пластичностью к условиям среды обитания и постепенно захватывающего территорию местообитания *Phragmites australis* (Cav.) Steud.

Современное состояние видового состава растений побережья озера, представлено видами семейства Ширичевых (Amaranthaceae): ежовник солончаковый (*Anabasis salsa* (C.A. Mey.) Benth. ex

Volkens), сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb.), виды солероса солончакового и европейского (*Salicornia perennans* Willd., *S. europaea* L.).

По типу зарастания оз. Едильсор относится к фрагментарному — до 20–25% водной поверхности озера. Почти на 80% акватории образуются мелководные заводы с постепенным превращением их в соляные рассолы.

Озеро Айдын относится к озерам внутреннего стока, получая в весенний период, кроме снегового, хорошее речное питание. В устье водотоков, выпадающих в оз. Айдын, сохраняется до 75–80% тростниковых ассоциаций, распространяющихся вдоль восточного берега в виде сплошных зарослей. Тростники к центру водной акватории образуют своеобразные растительные островки, отстоящие друг от друга на некотором, иногда довольно значительном, расстоянии, и служащие местом обитания многих видов птиц.

По классу зарастания озеро относится к значительно заросшему (до 26–40% покрытия водной поверхности), при этом большая часть береговой линии, прилегающей к населенному пункту, лишена растительности.

Растительность оз. Айдын в точках наблюдения представлена моновидовой группировкой *Phragmites australis*, водная флора характеризуется сплошными зарослями гидатофитов — рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.) и наяды морской (*Najas marina* L.), начиная от берегового мелководья до нескольких десятков метров к центру озера.

В юго-восточной части оз. Айдын местное население скашивает тростник с хозяйственной целью (изготовление тростниковых плит). Побережье мелководья озера полностью покрыто молодой порослью тростника и солероса европейского (*Salicornia europaea* L.), что свидетельствует о процессах активного засоления водной акватории и прибрежной части.

Распределение видов флоры территорий, прилегающих к родникам Западного Казахстана, имеет свои характерные черты. Виды исследованной флоры относятся к семи основным фитоценотическим группам и к 22 ценоморфам (табл. 2). Наибольшее количество видов (73) относится к группе степных растений (28.97%). Многочисленной является сорная группа растений, на которую вместе с сорными, сорно-луговыми, сорно-лесными, сорно-опушечными растениями приходится 54 вида, что свидетельствует о сильном антропогенном влиянии на состав флоры.

Существенная доля участия у лесной (47 видов) и водной (34 вида) групп растений, требующих достаточных условий увлажнения, — это территории, примыкающие к родникам. Среди водной группы выделяются прибрежно-водные

Таблица 2. Фитоценотическая структура флоры территорий, примыкающих к родникам Западного Казахстана

Фитоценотическая группа	Тип ценоморфы	Число видов	Доля общего числа видов, %
Водная	Прибрежно-водный	24	9.52
	Прибрежно-болотный	4	1.59
	Болотно-луговой	6	2.38
Луговая	Луговой	18	7.14
	Прибрежно-луговой	9	3.57
Лесная	Лесной	13	5.16
	Опушечно-лесной	11	4.37
	Опушечно-луговой	19	7.54
	Опушечно-степной	4	1.59
Степная	Степной	43	17.06
	Степной, полупустынный	10	3.97
	Лугово-степной	20	7.94
Сорная	Сорный	36	14.29
	Сорно-луговой	11	4.37
	Сорно-лесной	4	1.59
	Сорно-опушечный	3	1.19
Пустынная	Пустынно-степной	4	1.59
	Полупустынный и пустынный	10	3.97
	Пустынный	3	1.19
Всего		252	100.00

(24 вида), прибрежно-болотные (4) и болотно-луговые (6) растения. Во флоре присутствуют луговые виды (27), включающие группу прибрежно-луговых растений, что характерно для флоры урочищ родников. Пустынная группа представлена лишь 17 видами.

Растения изученной флоры по отношению к влагообеспеченности принадлежат к девяти экологическим группам. Лидирующая для аридной зоны группа — ксерофиты (27.38%), далее идут мезофиты (21.03%) и ксеромезофиты (20.24%), что закономерно в связи с расположением растений вокруг родников. Промежуточные группы — мезогигрофиты (9.92%) и мезоксерофиты (7.14%), в спектре гигроморф занимают пограничное положение. Разнообразна гигрофитная группа: гигрофиты (5.56%), ультрагигрофиты (4.37%), гигрогидрофиты (2.38%) и гигромезофиты (1.98%). По отношению к трофности, солевому режиму почв и грунтов в изученной флоре зарегистрировано семь экологических групп. Доминирующая роль

мезотрофов (50.79%) и мегатрофов (27.38%) в структуре флоры родников свидетельствует о преобладании на исследованной территории почв и грунтов с достаточным и избыточным содержанием питательных элементов. Доля олиготрофов достигает 12.70%, это представители полупустынной и пустынной зон. Наличие галофитной группы (8.73%) в исследуемой флоре свидетельствует о наличии солонцов и солончаков. По отношению к субстрату во флоре присутствуют кальцефилы *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch, *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng., *Lepidium meyeri* Claus, *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng., *Achillea nobilis* L., *Anthemis trozkiana* Claus, *Artemisia salsoloides* Willd. и псаммофиты *Centaurea arenaria* M. Bieb., *Chondrilla juncea* L., *Helichrysum arenarium* Moench, *Achillea micrantha* Willd., *Astragalus brachylobus* DC.

В составе флоры территорий, примыкающих к родникам Западного Казахстана, наиболее распространены виды: *Typha angustifolia* L., *Schoeno-*

plectus lacustris (L.) Palla, *Phragmites australis* (Cav.) Steud., образующие прибрежно-водную группу; *Bromus squarrosus* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa annua* L., *Polygonum aviculare* L., *Chenopodium album* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Convolvulus arvensis* L., *Lappula squarrosa* Dumort., *Arctium lappa* L., *Plantago lanceolata* L., *Plantago major* L., *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., *Xanthium strumarium* L., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz., составляющие сорную группу растений; *Trifolium pratense* L., *Achillea millefolium* L., *Elaeagnus commutata* Bernh. ex Rydb., *Rosa canina* L., *Artemisia lerchiana* Weber ex Stechm, образующие луговую и степную группы. Данные виды встречаются на территории пяти–восьми родников и составляют ~9% видов флоры.

Значительная часть видов (43%) отмечена на территории двух–четырех родников. Из них почти половина видов (48%) встречается единично, флора территорий, примыкающих к родникам, имеет низкую степень сходства.

Кластерный анализ, использованный для выявления специфики приуроченности флоры к территориям родниковых выходов, подтвердил флористическую разнородность родниковых урочищ Западного Казахстана, представленную тремя кластерами (рис. 1а). В первый кластер входят родники № 13, 1, 28, 23, 10, 14, 18, 17, их флора включает от 20 до 58 видов растений. Второй кластер делит родники на две группы. В первой группе (родники № 34, 39, 40, 38, 37, 36, 33, 32, 29, 31, 30) флора представлена 4–11 видами (исключение – родник № 35, на территории которого произрастает 19 видов), во второй группе (родники № 22, 25, 27, 26, 24, 21, 20, 16, 15) – 3–7 видами. В третьем кластере (родники № 6, 9, 8, 19, 7, 12, 11, 2, 5, 4, 3) флора включает 6–20 видов.

Кластерный анализ связи растений с солевым режимом почв и концентрацией хлорид-ионов в воде родников выявил три кластера (рис. 1б). К первому кластеру относится флора территории родника № 40 (родник Ыстык Су), ко второму – № 17 (родник Туздыбулак), № 18 (родник Ащытуздыбулак) и № 19 (родник Тилебулак), к третьему – все остальные. Воды родников первого и второго кластеров содержат значительные концентрации хлоридов (родники Ыстык Су, Туздыбулак, Ащытуздыбулак, Тилебулак), существенно превышающие установленные гигиенические нормативы. Во флоре территорий данных родников отмечено наибольшее количество галофитов.

Таким образом, флора родниковых урочищ Западного Казахстана имеет низкую степень сходства. Кластерный анализ флоры подтвердил разнородность количественного видового состава; по отношению растений к солевому режиму почв и концентрации хлорид-ионов в воде родников выделены три кластера, два из которых вклю-

чают четыре родника с высокой концентрацией хлоридов и выраженной галофитной флорой; третий кластер образован 36 родниками с низким содержанием хлоридов и отсутствием галофитов во флоре.

Высшие водные растения (макрофиты) считаются основными участниками: 1. процессов формирования и регулирования качества воды; 2. биоразнообразия; 3. кормовой базы для растительноядных рыб. Термин “водно-прибрежные растения” объединяет все растения, жизнь которых связана с водой, это растения, обитающие в толще воды (роголистник, уруть, рдесты), на ее поверхности (ряски, телорез, кувшинки) и на побережье (камыш, рогоз, осока, тростник) (Садчиков, Кудряшов, 2005; Садчиков, 2009).

Исследование жизненных форм и экологических групп водных растений, основанное на приспособленности к условиям среды, отражают морфологические, анатомические, физиологические, биохимические и другие признаки растений (Иванов, 1969). К водным и водно-прибрежным макрофитам относятся крупные водоросли, мхи и сосудистые растения, развивающиеся в условиях водной среды и избыточного увлажнения. В зависимости от степени связи с водной средой, они разделяются на группы с различными адаптивными признаками: погруженные растения; растения, плавающие на поверхности воды; растения, обитающие в воде, частично находящиеся над ее поверхностью. Разработана полная классификация экоморф для макрофитов водоемов Северного Казахстана (Папченков, 1985; Свириденко, 1991; Папченков, 2001; Вейсберг, 2004).

Растительный покров водоемов Западного Казахстана зависит от комплекса зональных и региональных природных условий. Гидромакрофиты в организации экосистем континентальных водоемов Западного Казахстана имеют большое значение, при этом климатические условия – один из факторов воздействия на распределение растительности водоемов. Распространение растительности в озерах связано в основном с уровнем воды и глубиной, в родниках – с их гидрохимическим составом вод и местоположением. Результаты работы могут быть использованы для решения задач, связанных с эксплуатацией растительных ресурсов водоемов, и их использованием в качестве биологических индикаторов состояния озер и родников. Большинство растительных группировок в озерах и родниках Западного Казахстана относится к типу континентально-водной макрофитной растительности. Широкое распространение временных группировок, имеющих низкую видовую насыщенность, и их простое строение – важная особенность растительности озер и родников региона.

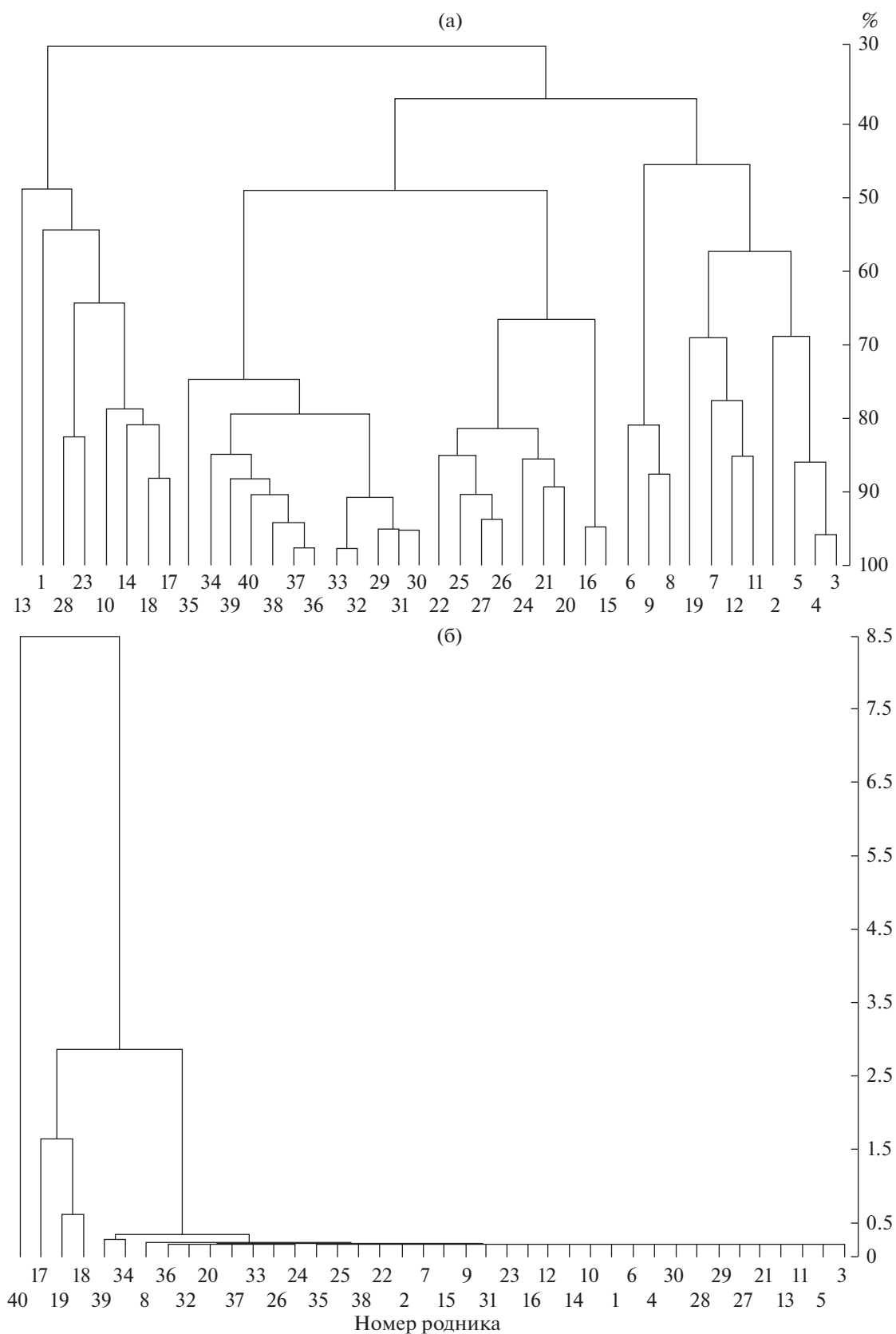


Рис. 1. Классификация флоры территорий, примыкающих к родникам, по коэффициенту Жаккара (а) и по отношению к солевому режиму грунта и концентрации хлорид-ионов (Cl^-) в родниках (б). На оси ординат рис. 1б дано межкластерное расстояние.

Выводы. Состав, степень развития и размещение растительности в озерах и родниках региона обусловлены неоднородностью экологических условий различных его частей, и подчиняются определенным закономерностям. Один из факторов формирования растительности озер — общая минерализация воды. Величина минерализации оказывает существенное влияние на таксономический состав растительности, при ее увеличении количество видов в озерах, как правило, убывает. По уровню минерализации исследованные озера относятся к пресным (Брусное), солоноватым (Шалкар, Балыкты Саркыл, Айдын) и соленым водоемам (Едильсор). Повышение уровня минерализации озер, расположенных в южной части области (Балыкты Саркыл, Едильсор, Айдын), связано с периодом продолжающегося маловодья. На распространение растительности в исследованных озерах также влияет антропогенный фактор, приводящий к исчезновению водного зеркала озер и превращению их в соры с расколами. Основу флоры родниковых урочищ представляют многолетние травянистые растения (154 вида), включающие длиннокорневищные, стержнекорневые и короткокорневищные. Экологический анализ флоры выявил: 1. среди ценоморф наибольшее количество видов (73) относятся к двум группам — степные и сорные растения; 2. среди гидроморф выделяются ксерофиты, мезофиты и ксеромезофиты; 3. среди трофоморф доминируют мезотрофы. Во флоре территорий встречаются представители галофитной, псаммофитной и кальцефильной групп. Почти половина видов (48%) отмечена единично.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (Доп. мат. рис. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru> и доступен по ссылке <https://doi.org/10.31857/S0320965223020225>

Рис. S1. Оз. Балыкты Саркыл (а) и оз. Едильсор (б). Фото Б. Б. Сарсенова.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование финансируется Комитетом науки Министерства науки и высшего образования Республики Казахстан (грант № AP08856374).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахмеденов К.М. 2014. Анализ факторов формирования родниковых вод и развития родниковых урочищ прикаспийской низменности Западного Казахстана // Вестн. Восточно-Казахстан. гос. техн. ун-та. № 4. С. 5.
- Ахмеденов К.М., Жантасова К.М. 2013. Современное состояние родниковых урочищ Западно-Казахстанской области // Труды университета. № 2(51). Караганда: Редакционно-издательский отд. Караганд. техн. ун-та. С. 70.
- Ахмеденов К.М., Идрисова Г.З., Сергалиев Н.Х. 2020. Анализ геохимического, микробиологического состояния и флористического состава родников Актюбинской, Западно-Казахстанской и Атырауской областей // Вестн. Евразийского национального ун-та им. Л.Н. Гумилева. Серия Химия. География. Экология. № 1(130). г. Нур-Султан. С. 89. <https://doi.org/10.32523/2616-6771-2020-130-1-89-103>
- Белавская А.П. 1994. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР) // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова. Санкт-Петербург: Изд-во РАН. Вып. 11.
- Богданов А.Ю. 1964. К характеристике прибрежно-водной и водной растительности некоторых пойменных водоемов среднего течения реки Урал // Сб. Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия, АН СССР, Географическое общество СССР. Ленинград: Изд-во Геогр. общ-ва Союза ССР. С. 105.
- Вейсберг Е.И. 2004. Жизненные формы и экологические группы макрофитов предгорных озер Южного Урала (Челябинская обл.) // Изв. Челябинск. науч. центра. Вып. 3(24). С. 124.
- Голубев В.Н. 1968. Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии // Бот. журн. Т. 53. № 8. С. 1085.
- Иванов В.В. 1969. Определитель некоторых водных высших растений флоры Северного Прикаспия // Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Вып. 4. Ч. 1. С. 2.
- Идрисова Г.З., Сергеева И.В., Шевченко Е.Н., Пономарева А.Л. 2018. Редкие и охраняемые виды растений родников Западного Казахстана // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Т. 16. Вып. 2. С. 66. <https://doi.org/10.18500/1682-1637-2018-2-66-71>
- Идрисова Г.З., Сергеева И.В., Шевченко Е.Н. и др. 2019. Анализ галофитной флоры территорий родниковых урочищ Западного Казахстана // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Т. 17. Вып. 2–3. С. 90. <https://doi.org/10.18500/1682-1637-2019-2-3-90-101>
- Катанская В.М. 1981. Высшая водная растительность континентальных водоемов. Методика изучения. Ленинград: Наука.
- Кокина К.А. 1982. Экология высших водных растений. Москва: Изд-во Моск. ун-та.
- Ляшенко Г.Ф., Лазарева В.И., Ляшенко О.А. 2002. Динамика высшей водной растительности и планктона в малых озерах бассейна верхней Волги // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос.-техн. ун-та. С. 28.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Мурзаев Т.К. 2005. Рыбохозяйственное состояние внутренних водоемов Западно-Казахстанской области: Уч. пособие. Уральск: Изд-во ЗКАТУ.
- Папченков В.Г. 1985. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. № 6. С. 8.

- Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ.
- Рябинина З.Н., Князев М.С. 2009. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.
- Садчиков А.П. 2009. Практикум по гидробиологии (прибрежно-водная растительность). Москва: МАКС Пресс.
- Садчиков А.П., Кудряшов М.А. 2005. Гидробиотика: прибрежно-водная растительность: Уч. пособие для вузов. Москва: Издат. центр "Академия".
- Свириденко Б.Ф. 1991. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Ботан. журн. Т. 76. № 5. С. 687.
- Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Москва: Высш. шк.
- Сивохин Ж.Т. 2011. Особенности ландшафтной организации гидроморфных комплексов Оренбургской области // Вопросы степеведения. Оренбург: Ин-т степи Уральского отделения РАН. С. 143.
- Сивохин Ж.Т., Калмыкова О.Г. 2008. Краткий анализ пространственной организации ручьевых комплексов низкогорных ландшафтов Оренбургской области // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. № 1. С. 16.
- Скворцов А.К. 1977. Гербарий: Пособие по методике и технике. Москва: Наука.
- Субетто Д.К., Севастьянов Т.В., Сапелко В.Р. и др. 2017. Озера как накопительные информационные системы и индикаторы климата // Астрахан. вестн. экол. образования. № 4(42). С. 4.
- Шадрина Н.В. 2006. Флористические находки водных растений в водоемах Западно-Казахстанской степной провинции // Изв. МОН РК. Сер. биологическая и медицинская. № 1. С. 30.
- Шадрина Н.В., Аралбаев Н.К., Сарсенова Б.Б. 2006. Высшие водные прибрежно-водные растения р. Чаган (Северный Прикаспий) // Поиск. № 2. С. 57.
- Idrisova G.Z., Sergeeva I.V., Shevchenko E.N. et al. 2019. Bioecological characteristics of the flora of the territories adjacent to the springs of Western Kazakhstan (Биоэкологическая характеристика флоры территорий, примыкающих к родникам Западного Казахстана) // Поволжский экол. журн. Саратов. № 4. С. 419.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-4-419-431>
- Idrisova G.Z., Sergeeva I.V., Ponomareva A.L. et al. 2020. Assessment of the ecological status of springs in Western Kazakhstan on the basis of their hydrochemical and microbiological parameters // Biol. Bull. V. 47. Iss. 10, December. P. 1318.
<https://doi.org/10.1134/S1062359020100088>
- Seliverstova E.N., Volkova V.V. 2021. Monitoring of the biological diversity of vegetation in the vicinity of Lake Kravtsovo // E3S Web of Conferences. V. 254. № 06014.
<https://doi.org/10.1051/e3sconf/202125406014>

Vegetation of Lakes and Springs in the Western Kazakhstan

N. Kh. Sergaliev¹, B. B. Sarsenova¹, G. Z. Idrisova^{2,*}, K. M. Akhmedenov¹, and B. E. Gubasheva²

¹Makhambet Utemisov West Kazakhstan University, Uralsk, Republic of Kazakhstan

²Zhangir Khan West-Kazakhstan Agrarian Technical University, Uralsk, Republic of Kazakhstan

*e-mail: kairgalieva_guldana@mail.ru

The vegetation of 5 lakes and 40 springs of Western Kazakhstan was considered. The relationship between the degree of mineralization and the composition of vegetation was revealed. The anthropogenic factor influences the vegetation of lakes and springs by increasing the number of ruderal and halophytic plants. With a decrease in the water level in lakes, processes of active salinization of the water area and the coastal part are observed, an indicator of which is vegetation. In the territories adjacent to the springs, the dominant role of mesotrophs and megatrophs in the structure of the flora of the springs was noted, which indicates the predominance of soils and soils with sufficient and excessive content of nutrients in the studied area. The flora of the region's has a low degree of similarity. Cluster analysis of the flora of spring tracts confirmed the heterogeneity of quantitative species composition.

Keywords: lakes, springs, vegetation, species composition, environmental factors

**ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 595.18(510)

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ
КОЛОВРАТОК В ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОДАХ ЭВТРОФНОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА В ЮЖНОМ СУБТРОПИЧЕСКОМ РЕГИОНЕ КИТАЯ
(2011–2020 гг.)¹**

© 2023 г. Юань Гао^{a, b, c, d}, Цзыни Лай^{a, b, c, d}, Эрчунь Лю^{a, e}, Ваньлинг Ян^{a, b, c, d}, Цяньфу Лю^{a, b, c, d, *}

^aНаучно-исследовательский институт рыболовства Жемчужной реки,
Китайская Академия рыбохозяйственных наук, Гуанчжоу, Китай

^bЦентр мониторинга рыболовной экологической среды бассейна Жемчужной реки,
Министерство сельского хозяйства и сельских дел, Гуанчжоу, Китай

^cГуанчжоу научно-наблюдательная и экспериментальная станция национальных рыбохозяйственных ресурсов
и окружающей среды, Гуанчжоу, Китай

^dКлючевая лаборатория иммунной технологии водных животных провинции Гуандун, Гуанчжоу, Китай

^eКолледж рыболовства и естественных наук, Шанхайский университет океана, Шанхай, Китай

*e-mail: liuqfwh@163.com

Поступила в редакцию 01.11.2021 г.

После доработки 22.08.2022 г.

Принята к публикации 19.09.2022 г.

Трофический статус водохранилища в южном субтропическом регионе Китая оценивали по небиологическим факторам окружающей среды в период с 2011 по 2020 г. Связь между структурой сообщества планктонных коловраток и эвтрофикацией изучали на основе видового состава, доминирующих видов, биомассы и индекса биоразнообразия планктонных коловраток в поверхностных водах. Результаты показали, что водохранилище постоянно было слабоэвтрофным. Доминировали мезосапробные виды *Polyarthra trigla* и *Brachionus angularis*. Общая численность коловраток колебалась от 438 до 1360 экз./л; биомасса — от 520 до 1613 мкг/л, индекс биоразнообразия — от 1.27 до 2.43. Показано, что содержание хлорофилла *a*, прозрачность воды, общий фосфор и температура воды оказывали значительное влияние на численность планктонных коловраток. Полученные результаты демонстрируют тесную связь между структурой сообщества планктонных коловраток и эвтрофикацией, т.е. эвтрофикация была основной причиной изменений в структуре сообщества планктонных коловраток в поверхностных водах.

Ключевые слова: эвтрофикация, планктонные коловратки, структура сообщества, индекс разнообразия, поверхностные воды

DOI: 10.31857/S0320965223020286, **EDN:** BUUMGT

¹ 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>.

Spatiotemporal Variation of Planktonic Rotifers in Surface Water of a Eutrophic Reservoir in the Southern Subtropical Region of China (2011–2020)

Yuan Gao^{1, 2, 3, 4}, Zini Lai^{1, 2, 3, 4}, Erchun Liu^{1, 5}, Wanling Yang^{1, 2, 3, 4}, and Qianfu Liu^{1, 2, 3, 4, *}

¹*Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou, China*

²*Fishery Ecological Environment Monitoring Center of Pearl River Basin, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou, China*

³*Guangzhou Scientific Observing and Experimental Station of National Fisheries Resources and Environment, Guangzhou, China*

⁴*Key Laboratory of Aquatic Animal Immune Technology of Guangdong Province, Guangzhou, China*

⁵*College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai, China*

*e-mail: liuqfwh@163.com

The trophic status of a reservoir in the southern subtropical region of China was evaluated by non-biological environmental factors from 2011 to 2020. The relationship between the community structure of planktonic rotifers and eutrophication was examined based on the species composition, dominant species, standing crop, and biodiversity index of the planktonic rotifers in the surface water. The results showed that the reservoir was continually slightly eutrophic. The dominant species of planktonic rotifers were mesosaprobic species such as *Polyarthra trigla* and *Brachionus angularis*. The overall abundance fluctuated between 438 and 1360 ind./L; biomass fluctuated between 520 and 1613 µg/L, and the biodiversity index fluctuated between 1.27 and 2.43. Redundancy analysis showed that chlorophyll *a* content, water transparency, total phosphorus, and water temperature had significant impacts on the abundance of planktonic rotifers. The results demonstrate a close relationship between the community structure of planktonic rotifers and eutrophication. In other words, eutrophication was the main cause of the changes in the community structure of planktonic rotifers in surface water.

Keywords: eutrophication, planktonic rotifers, community structure, diversity index, surface water

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583

ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ НЕОДНОРОДНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ФИТО- И ЗООПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ С ВЕТРОВЫМИ ТЕЧЕНИЯМИ

© 2023 г. А. П. Толмеев^{а, б, *}, О. П. Дубовская^{а, б, *}, Е. С. Кравчук^а,
О. В. Анищенко^а, А. В. Дроботов^а

^аИнститут биофизики, “Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук”,
Красноярск, Россия

^бСибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

*e-mail: dubovskaya@ibp.krasn.ru

Поступила в редакцию 18.01.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 23.09.2022 г.

Проведена проверка гипотезы возникновения горизонтальных неоднородностей зоо- и фитопланктона для водоема, подвергающегося регулярным суточным изменениям ветровых течений. Горизонтальные неоднородности формируются на основе сочетания малоамплитудной вертикальной миграции зоопланктона и ветровых течений эпилимниона: поверхностных, приносящих обедненную зоопланктоном воду к подветренному берегу (куда дует ветер), и компенсационных надтермоклинных, приносящих обогащенную зоопланктоном воду к наветренному берегу (откуда дует ветер). Следствием пространственного разделения фито- и зоопланктона может быть ослабление трофических связей между этими звеньями. Проверка гипотезы проведена в 2020 г. в пелагиали оз. Ши́ра (Хакасия, Россия) – солоноватом меромиктическом водоеме с простой батиметрией и несложной трофической сетью. Горизонтальные неоднородности эпилимниона оценивали по сетке из 11 станций, измеряя биологические и физические показатели погружным зондом-флуориметром и планктонной сетью, регистрируя динамику скорости и направления ветра. Различия в величинах первичной продукции, деструкции планктона и интенсивности выедания фитопланктона зоопланктоном у наветренного и подветренного берегов оценивали скляночным методом в трех экспериментах. Эксперименты подтвердили предполагаемые различия в функционировании трофического каскада у северо-восточного (днем чаще наветренного, ночью – подветренного) и южного-западного (подветренного днем и наветренного ночью) берегов. А именно, концентрация хлорофилла *a*, валовая и чистая первичная продукция фитопланктона (оцененная скляночным и флуоресцентным методами), суточная интенсивность питания зоопланктона (по хлорофиллу) были выше у южного берега, а биомасса сетного зоопланктона и скорость дыхания планктонного сообщества – у северо-восточного, что совпало с картиной распределения по озеру фито- и зоопланктона по материалам съемки в аналогичных погодных условиях. Проверяемая гипотеза подтверждена и дополнена учетом вечерне-ночных вертикальных миграций зоопланктона.

Ключевые слова: пространственная неоднородность, оз. Ши́ра, ветровые течения, фитопланктон, зоопланктон, хлорофилл *a*, первичная продукция, интенсивность питания зоопланктона

DOI: 10.31857/S0320965223020249, **EDN:** BURPMB

ВВЕДЕНИЕ

Главной причиной возникновения течений в озерах является ветер (Hutter et al., 2011), он же рассматривается в качестве основного фактора образования горизонтальных неоднородностей физико-химических и биологических параметров (Blukacz et al., 2009). Для объяснения механизмов формирования горизонтальных неоднородностей в общем виде сформулирована гипотеза

“конвейерной ленты” (Ragotskie, Bryson, 1953; Colebrook, 1960; цит. по Blukacz et al., 2009). Гипотеза утверждает, что в эпилимнионе стратифицированных озер поверхностное ветровое течение сносит находящиеся там организмы к берегу, куда дует ветер (подветренному), а компенсационное течение в нижних слоях эпилимниона (надтермоклинное) – находящиеся там организмы – к противоположному, откуда дует ветер (наветренному). Сочетание ветровых течений, вертикальной миграции организмов и движений внутренних волн приводит к крупномасштабным перераспределениям зоопланктона (George, Winfield, 2000; Blukacz et al.,

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*, ВПП – валовая первичная продукция; ФАР фотосинтетически активная радиация; ЧПП – чистая первичная продукция.

2009) и фитопланктона (Moreno-Ostos et al., 2009; Mackay et al., 2011; Reichwaldt et al., 2013; Суг, 2017; Минеева, 2021), а также может оказывать влияние на функционирование всей трофической системы водоема (Rinke et al., 2009; de Kerckhove et al., 2015). Абиотические факторы (ветровые течения, температура, освещенность), как правило, определяют макромасштабные неоднородности планктона, а биотические факторы (пресс хищников и неравномерность распределения пищевых ресурсов) — микромасштабные (Pinel-Alloul, 1995; Benoit-Bird et al., 2009; Rinke et al., 2009). Кроме того, биотические факторы оказываются среди определяющих при невысоких градиентах абиотических факторов и их низкой вариабельности в пространстве и времени (Benoit-Bird et al., 2009; Rinke et al., 2009). Макромасштабные неоднородности пространственных распределений планктонных организмов и биогенных элементов, регулярно возникающие в пелагиали водоемов под влиянием абиотических факторов, способны изменить характер межуровневых трофических связей (Blukacz et al., 2010; Суг, 2017). Следствием этого, например, может стать снижение эффективности управления экосистемой методами биоманипулирования по принципу трофического каскада (Burks et al., 2002; Levesque et al., 2010).

Количество работ, посвященных горизонтальным неоднородностям, невелико в сравнении с работами, касающимися вертикальной структуры планктона (Reichwaldt et al., 2013; de Kerckhove et al., 2015), что объективно связано с более сложной и трудоемкой методологией проведения исследований (Urmy, Warren, 2019). В большинстве случаев изучения горизонтальных пространственных неоднородностей ограничены простым описанием возникающей картины распределений физико-химических и биологических параметров в условиях наблюдаемой ветровой обстановки. Однако, авторы часто связывают возникающие горизонтальные неоднородности с изменениями в функционировании планктонной трофической сети. Между тем, прямого экспериментального сравнения продукции фитопланктона и скоростей его потребления зоопланктоном возле наветренного и подветренного берегов озер не проводили.

Чтобы оценить различия в функционировании зоопланктона и фитопланктона в условиях их ветрового горизонтального разделения авторы провели наблюдения и полевые эксперименты на примере солоноватого меромиктического оз. Ши́ра (Хакасия, Россия). Озеро находится в степной зоне и полностью открыто ветровым воздействиям. Смена дневного и ночного направления ветра достаточно устойчива. В течение суток ветер меняет направление с ночного юго-западного на дневное северо-восточное. В озере также существуют малоамплитудные вертикальные миграции зоо-

планктона, приводящие к снижению численности зоопланктеров в верхнем слое эпилимниона (Толмеев, Задереев, 2003; Tolomeyev, Zadereev, 2005) в дневное время. Миграция не связана с влиянием хищника, поскольку в озере отсутствует ихтиофауна, а определяется избеганием ультрафиолета верхних слоев в дневное время. Сочетание простой батиметрии, двухуровневой трофической цепи (фитопланктон и зоопланктон), малоамплитудных миграций зоопланктона и регулярной суточной смены направлений ветра предполагает возникновение горизонтальных неоднородностей согласно гипотезе “конвейерной ленты”. При этом можно ожидать, что для оз. Ши́ра характерно максимальное разделение зоопланктона и фитопланктона у наветренного и подветренного берега, поскольку дрейф эпилимниального зоопланктона происходит преимущественно только в одном направлении — от юго-западного к северо-восточному берегу. Днем зоопланктон относит надтермоклинное течение, а вечером и ночью он мигрирует в поверхностные слои (Гладышев, 1990; Armengol, Miracle, 2000; Zadereev, Tolomeyev, 2007) и подхватывается уже поверхностным течением, которое также движется в северо-восточном направлении после вечерней смены направления ветра.

Цель работы — проверить гипотезу ветрового горизонтального разделения зоопланктона и фитопланктона и экспериментально *in situ* оценить возникающие при этом различия в функционировании планктона у разных по отношению к ветру берегов оз. Ши́ра — различия уровней биомассы, первичной продукции и деструкции планктона, а также интенсивности выедания фитопланктона зоопланктоном.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Солоноватое меромиктическое оз. Ши́ра (Республика Хакасия, Россия) находится в степи и полностью открыто ветрам преимущественно северо-восточного и юго-западного направлений. Водное зеркало имеет овальную форму 9.35×5.3 км площадью 35.9 км^2 , максимальная глубина озера 24 м, средняя — 11.2 м. В летнее время наблюдается устойчивая температурная стратификация с характерной июльской температурой эпи- и гипolimниона (на глубине 9 м) 20 и 7°C соответственно. Средняя соленость миксолимниона в период летней стратификации 15 г/л, монимолимниона — ~19 г/л (Rogozin et al., 2010; 2017). Простая батиметрия облегчает прогнозирование течений и циркуляции воды. Размер озера достаточен для формирования горизонтальных неоднородностей под действием ветра, что подтверждается предварительными исследованиями и расчетами (Belolipetskii et al., 2002; Баранов и др., 2013). Зоопланктон в пелагиали и открытой лито-

рали озера представлен доминантом *Arctodiaptomus salinus* (Daday) (Copepoda, Calanoida) и иногда субдоминантами *Brachionus plicatilis* Müller и *Hexarthra* spp. (Rotifera) (Zotina et al., 1999; Zadereev, Tolomeyev, 2007). Верхний хищник в литорали и пелагиали этого безрыбного озера — бокоплав *Gammarus lacustris* Sars (Tolomeyev et al., 2006; Zadereev et al., 2010; Dubovskaya et al., 2018).

Скорость и направление ветра на оз. Шира в периоды полевых исследований регистрировали с помощью метеостанции Vantage Pro 2 6152CEU (Davis instruments, США), установленной на территории научного стационара Института биофизики СО РАН в 350 м от юго-западного берега озера.

Пространственное распределение фито- и зоопланктона оценивали по сетке из 11 станций 13.07.2020 г. с 14:50 по 16:40 ч. Профили температуры и пигментов микроводорослей в эпилимнионе (0–4 м) измеряли с помощью погружного зонда-флуориметра PhycoProbe (BBE Moldaenke GmbH, Germany). Зоопланктон отбирали сетью Джеди (диаметр 20 см, размер ячеей 82 мкм) со слоев 0.5–0 и 4–0 м. Обработку проб зоопланктона проводили методом их цифрового сканирования аналогично (Grosjean et al., 2004). Пробы зоопланктона целиком сканировали на фотосканере Epson Perfection v850 Pro с разрешением 6400 DPI. Размеры и общее количество рачков в пробах определяли с помощью программного обеспечения ImageJ/Fiji и Ilastik v1.3.3 (Yolgina et al., 2022). На основе измеренных концентраций Хл *a* и зоопланктона на 11 станциях получали пространственную картину их распределения в эпилимнионе озера (0–4 м). Экстраполяцию данных и их визуализацию осуществляли в программной среде R (R Core Team, 2021).

Для выявления различий процессов функционирования планктона в пелагиали озера у подветренного и наветренного берегов проведено три эксперимента скляночным методом в июле 2020 г. (табл. 1). Время установления ветровых течений в конкретной точке водоема в зависимости от скорости ветра может достигать 12–24 ч (Blukacz et al., 2009; Баранов и др., 2013; Поддубный и др., 2020), поэтому учитывали ветер в сутки проведения экспериментов от 00:00 до 18:00 ч, начало постановки экспериментов не ранее 16:30 (табл. 1). В экспериментах использовали темные (обернутые фольгой) и светлые (прозрачные) пластиковые бутылки объемом 0.5 л, которые экспонировали в озере на двух буйковых станциях — у южного (глубина 18 м) и северо-восточного (10 м) берегов. В третьем эксперименте была добавлена центральная станция (глубина 22 м). Каждую пару (прозрачная и затемненная бутылки) из трех повторностей заполняли водой следующего состава: серия 1 — вода, отфильтрованная от зоопланктона через ней-

лоновый газ с ячейей 82 мкм, серия 2 — вода с добавкой зоопланктона, сгущенного в десять раз (из объема 5 л). Воду для эксперимента отбирали вакуумным шланговым пробоотборником (Толмеев et al., 2014) с глубины 2 м (середины зоны эпилимниона) в большую канистру. Воду фильтровали через нейлоновый газ (82 мкм) и ею заполняли все экспериментальные бутылки и исходные (см. ниже). Зоопланктон сгущали, медленно профильтровывая 5 л воды через воронку с ситом 82 мкм, осадок с небольшим количеством воды добавляли в бутылки серии 2. Бутылки, полностью заполненные водой, закрепляли на каждой станции на несущей веревке на глубине 2 м и оставляли на сутки.

В момент постановки экспериментов измеряли профили вертикального распределения фито-планктона на каждой станции с помощью погружного зонда-флуориметра. Также одновременно с постановкой эксперимента еще в трех бутылках, заполненных профильтрованной водой, определяли исходное содержание кислорода с помощью портативного кислородомера YSI-550 (YSI, США). Эти же бутылки доставляли в лабораторию для оценки исходных значений (start) флуоресценции микроводорослей и количества флуоресцирующих частиц в бутылках, используя зонд-флуориметр (в режиме кюветных измерений) и проточный визуализирующий анализатор флуоресцирующих частиц (проточный цитометр) — FlowCam (Fluid Imaging Technologies, США).

На следующие сутки (через ~24 ч от начала эксперимента) бутылки снимали со станций и доставляли в лабораторию. В бутылках измеряли содержание кислорода для определения валовой и чистой первичной продукции кислородным методом, отбирали пробы для определения флуоресценции хлорофилла (зондом-флуориметром) и имидж-анализа фитопланктона (проточным цитометром). Зоопланктон отфильтровывали и фиксировали для последующего счета и определения его численности и биомассы (табл. 1). В зоопланктоне дифференцировали науплиев, копепоидов и половозрелых *Arctodiaptomus salinus*, а также коловраток *Brachionus plicatilis*. Сырую биомассу рассчитывали по стандартным уравнениям связи длины и массы тела выделенных размерных групп и видов. Рассчитывали потребление (или выедание) как разность исходного (start) и конечного в бутылках с зоопланктоном (zoo10+ или zoo10+D) содержания Хл *a*, и удельное выедание (интенсивность питания) — как отношение этой разности и сырой биомассы зоопланктона в этих бутылках (аналогично уравнению 8.15 в ICES Zooplankton Methodology Manual, 2006). Существенный прирост Хл *a* (по данным зонда-флуориметра) в светлых склянках без зоопланктона по сравнению с темными без зоопланктона имел место только во втором эксперименте у южного

Таблица 1. Варианты и регистрируемые параметры в полевых экспериментах в июле 2020 г. возле южного берега (Ю), северо-восточного берега (СВ) и в центральной части (Ц) оз. Шира

Условия эксперимента	Начало эксперимента		Конец эксперимента	
	водоем/бутыль	параметры	бутыль	параметры
Эксперимент 1 (02.07–03.07)				
Постановка 17:10–19:25. Снятие 20:00				
Берега: Ю и СВ Ветер (02.07): ЮЗ, 3.7 м/с, 00:00–06:00 СВ, 1.5 м/с, 06:00–18:00	Водная толща	ФАР, $t^{\circ}\text{C}$, Хл a	Прозр. 3 шт. (zoo-)	O ₂ , Хл a , цитом.
	Глубина 2 м	ВПП (флуор.)	Темн. 3 шт. (zoo-D)	O ₂ , Хл a , цитом.
	Прозр. 3 шт. (start)	O ₂ , Хл a , цитом.	Прозр. 3 шт. (zoo10+)	O ₂ , Хл a , цитом. счет зоопланктона
			Темн. 3 шт. (zoo10+D)	O ₂ , Хл a , цитом. счет зоопланктона
Эксперимент 2 (06.07–07.07)				
Постановка 16:30–17:35. Снятие 19:00				
Берега: Ю и СВ Ветер (06.07): ЮЗ, 1.9 м/с, 00:00–15:00 СВ, 0.6 м/с, 15:00–18:00	Водная толща	ФАР, $t^{\circ}\text{C}$, Хл a	Прозр. 3 шт. (zoo-)	O ₂ , Хл a , цитом.
	Глубина 2 м	ВПП (флуор.)	Темн. 3 шт. (zoo-D)	O ₂ , Хл a , цитом.
	Прозр. 3 шт. (start)	O ₂ , Хл a , цитом.	Прозр. 3 шт. (zoo10+)	O ₂ , Хл a , цитом. счет зоопланктона
Эксперимент 3 (11.07–12.07)				
Постановка 17:00–18:18. Снятие 20:00				
Берега: Ю, Ц и СВ Ветер (11.07): ЮЗ, 1.2 м/с, 00:00–11:00 СВ, 1.6 м/с, 11:00–18:00	Водная толща	ФАР, $t^{\circ}\text{C}$, Хл a	Прозр. 3 шт. (zoo-)	O ₂ , Хл a , цитом.
	Глубина 2 м	ВПП (флуор.)	Темн. 3 шт. (zoo-D)	O ₂ , Хл a , цитом.
	Прозр. 3 шт. (start)	O ₂ , Хл a , цитом.	Прозр. 3 шт. (zoo10+)	O ₂ , Хл a , цитом. счет зоопланктона

Примечание. Прозр. – прозрачные, Темн. – темные бутылки; контрольные: (start), (zoo-) – прозрачные бутылки без зоопланктона, (zoo-D) – темные бутылки без зоопланктона; опытные: zoo10+ и zoo10+D – прозрачные и темные бутылки со сгушенным зоопланктоном, соответственно; ФАР – фотосинтетически активная радиация, $t^{\circ}\text{C}$ – температура, Хл a – хлорофилл a по отделам водорослей, ВПП (флуор.) – валовая первичная продукция по флуоресцентному методу, O₂ – растворенный кислород, цитом. – цитометрия проточным цитометром FlowCam.

берега, этот прирост добавили к выеданию и рассчитали новую величину интенсивности питания. Расчеты средних из трех величин и их стандартных ошибок проводили в Excel, расчет ошибок разности средних и частного от деления средних получали с помощью расчета в онлайн-программе <https://statpages.info/erpropgt.html>.

В первом эксперименте не обнаружено существенной разницы в потреблении фитопланктона сгушенным зоопланктоном между прозрачными и темными бутылками (табл. 2), т.е. прирост водорослей за счет фотосинтеза в светлых бутылках был незначителен по сравнению с количеством съеденного фитопланктона. Поэтому постановку темных бутылок со сгушенным зоопланктоном (Zoo10+D) в экспериментах 2 и 3 исключили (табл. 1).

В начале эксперимента была оценена ВПП на глубине 2 м эпилимниона по показателю фотосинтетической активности (относительной вариабельной флуоресценции) микроводорослей с по-

мощью флуориметра ПФЛ-3004-сид (Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия) (Tolomeev et al., 2014) и содержанию Хл a , измеренного зондом-флуориметром в исходных бутылках (ВПП флуор.). Для оценки ВПП флуор. на каждой станции измеряли профиль освещенности в области ФАР погружным сенсором LI-192SA (LI-COR Ltd., США) с регистрирующим устройством LI-COR 1400 (LI-COR Ltd., США). Подводная ФАР была пронормирована на данные измерений поверхностного сенсора LI-190 SA. Расчет ВПП флуор. проводили согласно алгоритму в работах (Gaevsky et al., 2000; Kravchuk et al., 2021).

Для перевода величин концентрации Хл a в выраженную в углероде (С) биомассу фитопланктона использовали среднее отношение С/Хл a , полученное по уравнению (7) В.В. Бульона (2017) по величинам суточного ассимиляционного числа, которое рассчитывали, используя значения ВПП флуор. и концентрацию Хл a в озере на глубине 2 м в день постановки экспериментов. Среднее значение С/Хл a = 53.60 ± 1.48 .

Таблица 2. Показатели потребления фитопланктона зоопланктоном в первом эксперименте в двух вариантах опыта

Вариант опыта	Выедание, мкг Хл <i>a</i> /(бут. сут)		Интенсивность питания, мкг Хл <i>a</i> /(мг B_{300} сут)	
	южный берег	северо-восточный берег	южный берег	северо-восточный берег
Zoo10+	1.28 ± 0.11	0.74 ± 0.34	0.33 ± 0.06	0.09 ± 0.05
Zoo10+D	0.77 ± 0.16	0.84 ± 0.1	0.17 ± 0.04	0.12 ± 0.02
T_{st}	2.63	0.28	2.32	0.72

Примечание. Обозначения вариантов опыта как в табл. 1. B_{300} — биомасса зоопланктона (мг/бут.). T_{st} — критерий Стьюдента. Различия между вариантами недостоверны (уровень значимости $p > 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период полевых работ преобладали юго-западный и северо-восточный ветра (табл. 1, рис. 1а), дующие соответственно на северо-восток и юго-запад. В сутки постановки всех трех экспериментов в ночное время преобладал ветер юго-западный, но при постановке второго эксперимента он продолжался не до утра, а до 15 ч (табл. 1). Наибольшая скорость ветра ночью была при первом эксперименте, днем — при третьем, минимальная ночью — при третьем, днем — при втором (табл. 1). В сутки проведения съемки на 11 станциях ночью дул несильный (< 2 м/с) юго-западный ветер, а с утра, включая период съемки (14:50–16:40 ч), он сменился на слабый северо-восточный (рис. 1а). Результаты обработки съемки показали, что в эпилимнионе концентрация зоопланктона у северо-восточного берега была больше, чем у юго-западного (южного) (рис. 1в), концентрация фитопланктона — наоборот, у южного, а не северо-восточного (рис. 1г). При этом диатомовые водоросли концентрировались у южного берега (рис. 1е), зеленые — в центре водоема (рис. 1д). Температура эпилимниона распределялась по озеру более равномерно за исключением двух более холодных пятен у юго-западного берега (рис. 1б), что может быть обусловлено наличием подводных холодных ключей на этом обрывистом берегу.

Во всех экспериментах концентрация Хл *a*, валовая и чистая первичная продукция фитопланктона (оцененная флуоресцентным и скляночным методами) были выше у южного берега, а биомасса сетного зоопланктона и скорость дыхания планктонного сообщества — у северо-восточного; в центре водоема для большинства показателей отмечены промежуточные величины (табл. 3). Зоопланктон в экспериментах был представлен веслоногим раком *Arctodiaptomus salinus* на всех стадиях развития (с преобладанием по биомассе старших копепоидитов и половозрелых особей) и коловраткой *Brachionus plicatilis*, достигавшей 14–27, 27–52 и 24–77% биомассы зоопланктона в первом, втором и третьем экспериментах соответственно. Суммарное выедание фитопланктона (по хлорофиллу) зоопланктоном было несколько выше у северо-восточного берега, чем у южного,

во втором и третьем экспериментах, а интенсивность питания — ниже у северо-восточного во всех экспериментах, наибольшая разность этого показателя между берегами была в эксперименте 1 (табл. 3). Достоверность различий разных показателей между берегами ($p < 0.05$) подтверждена в почти половине случаев (15 из 33, табл. 3).

Измерения погружным зондом-флуориметром позволили распределить суммарный Хл *a* по отделам водорослей (рис. 2). В бутылках с зоопланктоном уменьшалось количество зеленых водорослей в первом эксперименте, зеленых и диатомовых — во втором и диатомовых — в третьем, очевидно, за счет их выедания зоопланктоном. Кроме диатомовых, в конце третьего эксперимента исчезали и криптофитовые, присутствовавшие в небольшом количестве в начале эксперимента у северо-восточного берега (рис. 2). У этого берега, где было больше зоопланктона (табл. 2), во втором и третьем экспериментах заметно уменьшалась и доля цианобактерий (рис. 2).

Данные анализатора флуоресцирующих частиц позволили по фотографиям рассортировать эти частицы (фитопланктон) на размерные группы: мелкие одиночные клетки (пикопланктон), нити *Lyngbya* sp. и “прочие”, куда вошли колонии мелкоклеточных водорослей и крупные одиночные клетки (роды *Cyclotella*, *Oocystis*, *Cryptomonas*). В бутылках с зоопланктоном (Zoo10+) по сравнению с исходными (Start) уменьшалось в той или иной мере количество всех трех групп, но особенно заметное (и чаще достоверное) выедание зарегистрировано у северо-восточного берега (рис. 3), где биомасса зоопланктона была выше (табл. 3). В частности, достоверно снижалось (в серии Zoo10+ по сравнению со Start) у северо-восточного берега количество мелких клеток, *Lyngbya* и других крупных частиц в первом и третьем экспериментах (рис. 3а, 3в), последние две группы достоверно уменьшались и у южного берега в первом эксперименте. Достоверное снижение количества частиц в бутылках с зоопланктоном (Zoo10+), по сравнению с контрольными (zoo-), отмечено для крупных частиц во втором эксперименте у северо-восточного берега (рис. 3б) и в третьем — у обоих берегов

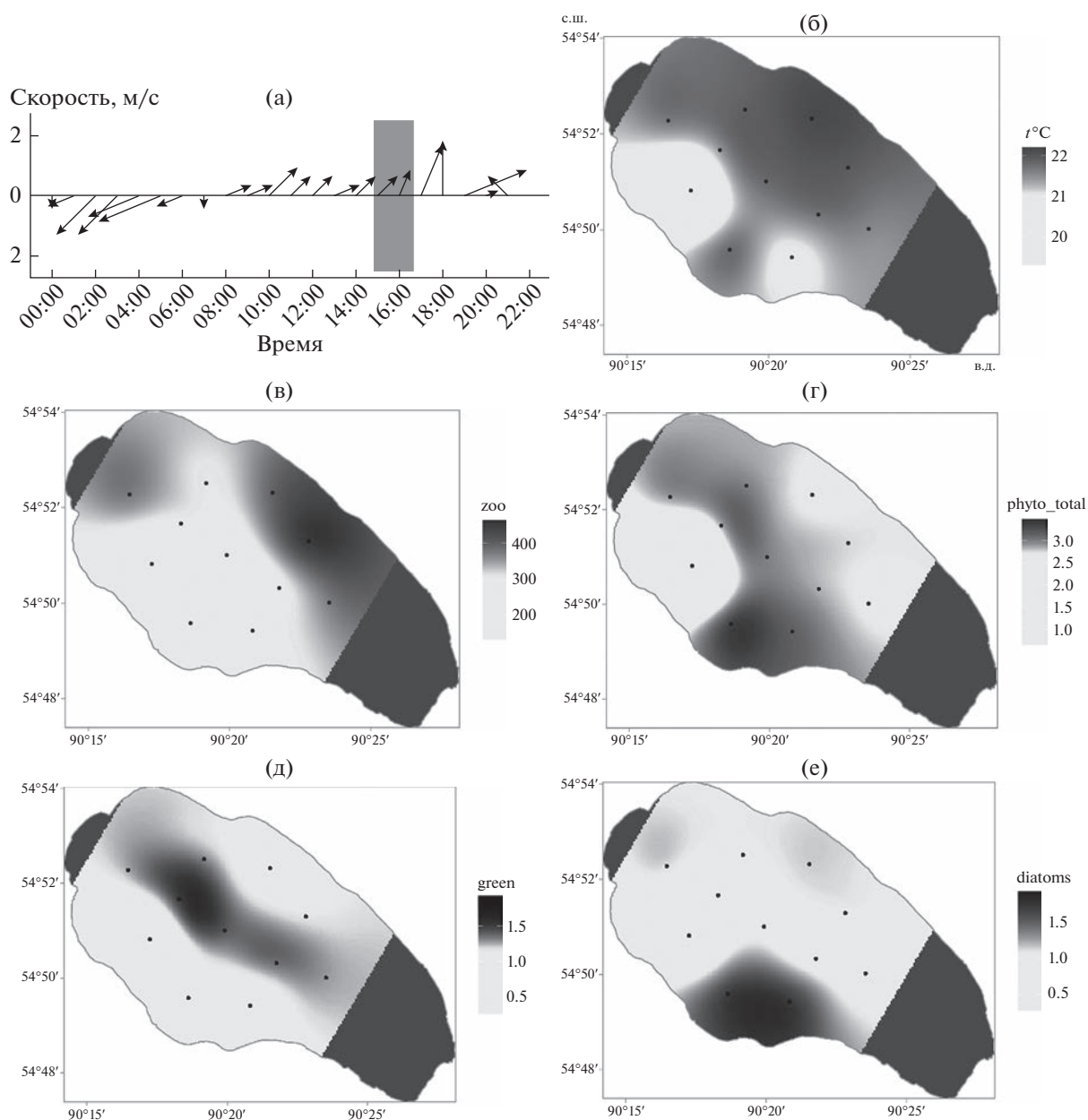


Рис. 1. Результаты проведения съемки по 11 станциям оз. Шира 13.07.2020 г: а – скорость и направление ветра (стрелкой показано, откуда дует ветер) в сутки проведения съемки по 11 станциям оз. Шира (заштрихованная область – время съемки); б – горизонтальные неоднородности распределения температуры (t , °C); в – зоопланктона (zoo, мг/м³); г – общего содержания фитопланктона (phyto_total); д – зеленых (green); е – диатомовых (diatoms) водорослей на основе измерений содержания пигментов зондом PhycoProbe (мкг Хл a /л) в слое 0–4 м. Точки – станции измерений, темно-серый цвет – отсутствие данных в некоторых зонах озера.

и для *Lunghya* в третьем эксперименте у обоих берегов (рис. 3в).

Заметим, что полученные с помощью зонда-флуориметра данные показывали то или иное увеличение хлорофилла в бутылках без зоопланктона, как в светлых (zoo-, рис. 2), так и в темных (табл. 3) по сравнению с исходными (Start) во всех экспериментах, как будто в темных бутылках без зоопланктона происходил прирост хлорофилла.

В то же время, полученные с помощью проточного цитометра данные показали уменьшение в этих бутылках (по сравнению с исходными) количества мелких клеток и других групп фитопланктона в первом и третьем экспериментах, хотя и не всегда достоверное (рис. 3), как будто в светлых контрольных бутылках без зоопланктона (Zoo-) тоже происходило выедание фитопланктона. Во втором эксперименте данные цитометра (рис. 3)

Таблица 3. Показатели функционирования планктона у разных берегов оз. Шира в результате экспериментов в бутылках в июле 2020 г.

Показатель	Эксперимент 1			Эксперимент 2			Эксперимент 3		
	Ю	СВ	p	Ю	СВ	p	Ю	Ц	СВ
Хл а в озере (0–5 м)	6.63	5.24	–	6.35	4.88	–	5.72	5.11	4.76
ВПП флуор. в озере (2 м)	1.00 ± 0.11	0.95 ± 0.05	>0.05	0.67 ± 0.04	0.53 ± 0.02	= 0.05	0.74 ± 0.05	0.78 ± 0.04	0.68 ± 0.02
В экспериментах:									
ВПП	0.41 ± 0.03	0.28 ± 0.02	< 0.05	0.42 ± 0.05	0.36 ± 0.04	>0.05	0.79 ± 0.07	0.51 ± 0.03	0.47 ± 0.01
ЧПП	–2.78 ± 0.03	–3.39 ± 0.15	<0.05	–1.09 ± 0.05	–1.45 ± 0.26	>0.05	0.19 ± 0.04	0.01 ± 0.01	–0.20 ± 0.01
R	3.18 ± 0.01	3.68 ± 0.17	< 0.05	1.51 ± 0.08	1.81 ± 0.25	>0.05	0.60 ± 0.03	0.50 ± 0.03	0.67 ± 0.01
Хл а (start)	7.69 ± 0.08	7.04 ± 0.03	< 0.05	6.73 ± 0.08	5.88 ± 0.11	< 0.05	5.29 ± 0.07	5.39 ± 0.09	5.04 ± 0.04
Контроль светлый:									
Хл а (zoo-)	8.13 ± 0.05	7.74 ± 0.18	>0.05	8.16 ± 0.15	7.09 ± 0.08	< 0.05	6.36 ± 0.16	6.65 ± 0.10	6.94 ± 0.12
Контроль темный:									
Хл а (zoo-D)	8.26 ± 0.12	7.83 ± 0.10	>0.05	7.76 ± 0.12	7.09 ± 0.08	< 0.05	6.50 ± 0.10	6.93 ± 0.17	6.98 ± 0.17
Опыт:									
Хл а (zoo10+)	6.41 ± 0.08	6.30 ± 0.04	>0.05	4.71 ± 0.10	3.57 ± 0.30	< 0.05	3.75 ± 0.52	3.08 ± 0.39	2.93 ± 0.87
B _{зoo}	3.87 ± 0.56	8.60 ± 2.17	< 0.05*	9.65 ± 0.61	14.62 ± 2.29	>0.05	7.38 ± 1.24	12.46 ± 1.58	18.33 ± 3.67
Выедание	1.28 ± 0.11	0.74 ± 0.34	>0.05	2.02 ± 0.13 2.42 ± 0.13#	2.31 ± 0.32	>0.05	1.54 ± 0.52	2.31 ± 0.40	2.11 ± 0.87
Интенсивность питания	0.33 ± 0.06	0.09 ± 0.05	< 0.05	0.21 ± 0.02 0.25 ± 0.03#	0.16 ± 0.03	>0.05	0.21 ± 0.08	0.19 ± 0.04	0.11 ± 0.05

Примечание. Хл а (мкг/л) – концентрация хлорофилла а исходная в озере и в бутылках (start) и конечная в контрольных светлых (zoo-), темных (zoo-D) и опытных (zoo10+) бутылках, ВПП – валовая и ЧПП – чистая первичная продукция (мг O₂/л · сут), R – деструкция планктона(мг O₂/л · сут)). Выделены достоверные отличия между станциями Ю и СВ, оцененные по критерию Стьюдента или Манна–Уитни (*), # – значения, полученные с добавкой прироста хлорофилла в светлом контроле (бутылки zoo-) по сравнению с темным (бутылки zoo-D). Остальные обозначения как в табл. 1.

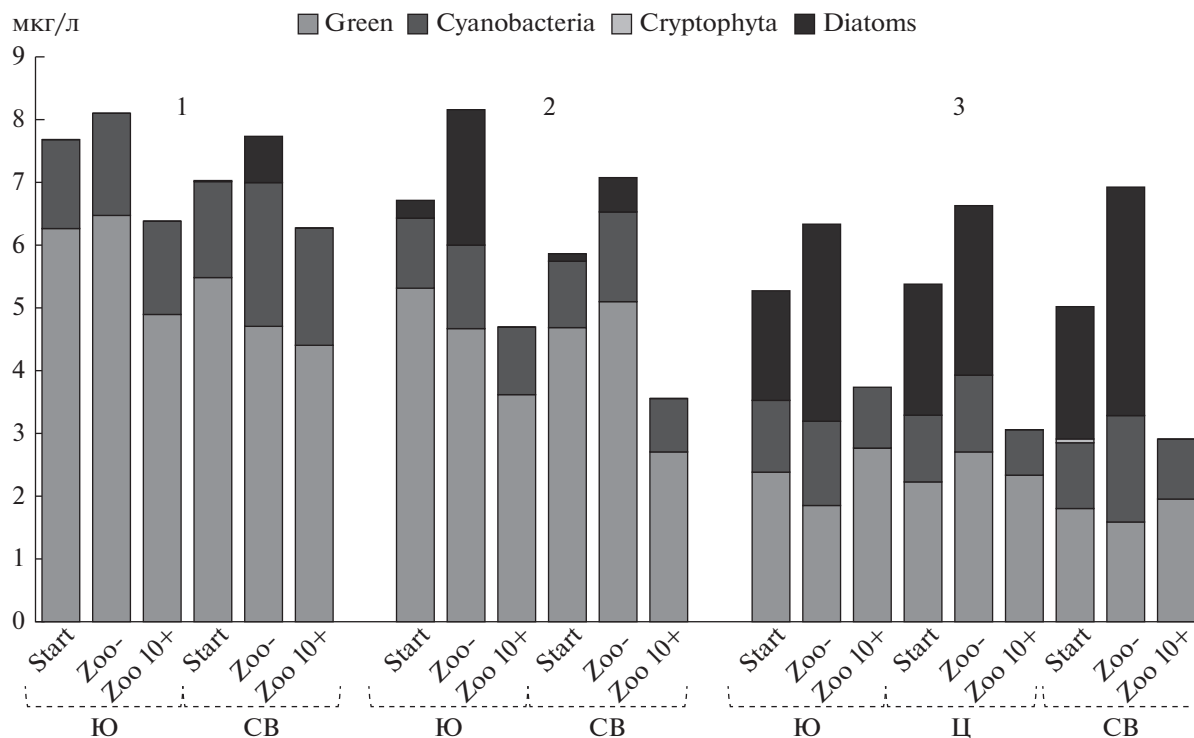


Рис. 2. Распределения концентрации Хл *a* (мкг/л) по отделам водорослей в экспериментах с бутылками (данные зонда Phycoprobe). Start — в начале эксперимента, Zoo- — в светлых бутылках без зоопланктона, Zoo10+ — в светлых бутылках со сгущенным в 10 раз зоопланктоном в конце эксперимента (представлены усредненные данные по трем бутылкам); Ю — у южного берега, СВ — у северо-восточного берега, Ц — в центре оз. Шира; 1–3 — номер эксперимента.

коррелировали с данными зонда-флуориметра (рис. 2) — в серии без зоопланктона (Zoo-) по сравнению с исходной (Start) количество мелкого и крупного фитопланктона возросло.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют, что были некие систематические ошибки используемых приборов — зонда-флуориметра и проточного цитометра, приводившие к завышению содержания хлорофилла в конце экспериментов (или занижению — в начале) и занижению концентрации частиц в конце (или завышению — в начале) экспериментов. Однако сравнение этих приборов (методов) при анализе смеси из трех различающихся по своим размерным и спектральным характеристикам видов водорослей (Zadereev et al., 2021) привело к заключению, что многоканальный зонд-флуориметр дает наиболее высокую точность при оценке соотношения видов водорослей в смеси, а проточный цитометр — при оценке численности водорослей. По-видимому, наша констатация выедаемых отделов водорослей по данным зонда-флуориметра (рис. 2) соответствует реальности, а количественные оценки выедания по хлорофиллу (табл. 3) могут быть несколько завышены. Хотя не исключено, что повы-

шение значения Хл *a* в темных бутылках может быть связано с темновой адаптацией микроводорослей: если клетки были подвержены фотоингибированию, то в темноте происходило восстановление фотосистемы 2, в результате чего могло наблюдаться увеличение базового уровня флуоресценции (Осипов, 2006).

Тем не менее, если перевести величины суточной интенсивности питания, полученные в мкг Хл *a* /мг сырой биомассы зоопланктона, в стандартные единицы мг углерода (С) водорослей/мг С зоопланктона, то получим величины суточного относительного рациона, варьирующие в пределах 0.35–0.12, т.е. 35–12% массы тела, выраженной в углероде. Эти величины укладываются в пределы, известные для *Arctodiaptomus salinus* (Черепнина, 1980), для копепода (Гутельмахер, 1986) и калянид при питании водорослями, в частности, 2–24% (Drits et al., 2015), 4.7–29.5% (Cawley et al., 2021), 17–86% (Franco-Santos et al., 2018).

Получение абсолютных количественных оценок рациона зоопланктона не было нашей первоочередной задачей, поскольку исследовали различные функциональных показателей в разных по отношению к ветру (ветровым течениям) точках пелагиали озера. В этой связи, оценки выедания фитопланктона зоопланктоном и интенсивность

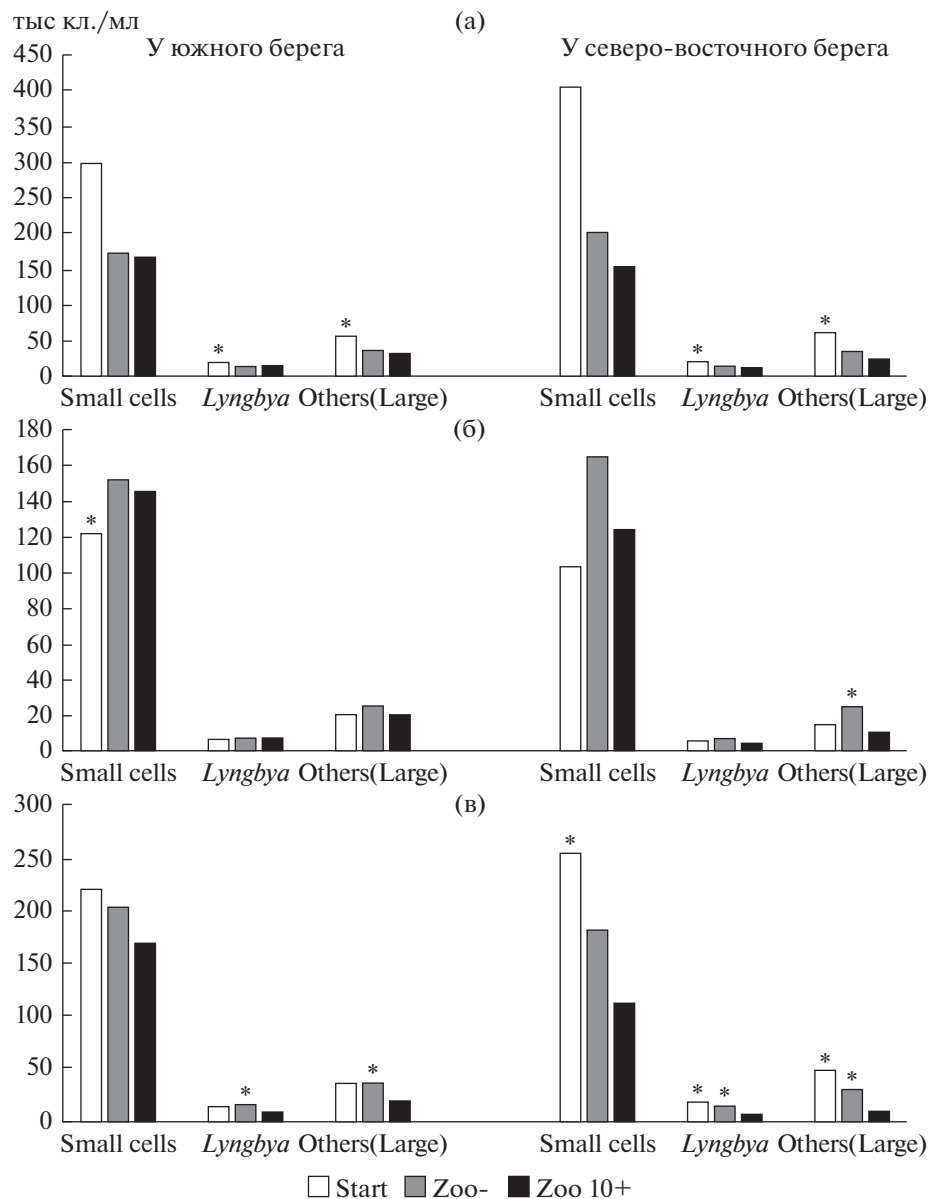


Рис. 3. Распределение среднего количества водорослей (мелкие клетки, нити *Lyngbya* и Others (включают колонии и крупные клетки) в экспериментах с бутылками, по данным анализатора частиц FlowCam (обозначения вариантов экспериментов, как на рис. 2): а – первый эксперимент; б – второй; в – третий. Центральная станция не показана. * – достоверные различия ($p < 0.05$) по критерию Стьюдента варианта (Start) или (Zoo-) от варианта (Zoo10+) в каждой группе водорослей.

его питания отражали top-down контроль фитопланктона или пресс зоопланктона на фитопланктон. Интенсивность питания зоопланктона в оз. Шира оказалась обратно связана с его количеством – у северо-восточного берега, где биомасса зоопланктона была выше, интенсивность его питания была ниже. Такую же связь – чем больше биомасса *A. sailinus* в экспериментах, тем меньше рацион рачков (уменьшавшийся от 54 до 32% мг С/(мг С · сут)) – отмечала в своих экспериментах Г.И. Черепнина (1980). В начале наших

экспериментов концентрация пищи, выраженная в мг С/л через концентрацию Хл *a*, была 0.41–0.27 мг С/л, т.е. находилась в диапазоне “нормальной” концентрации (0.08–0.50 мг С/л) для копепод, в котором рацион с ростом количества пищи линейно возрастает (Гутельмахер, 1986). Значит, меньшие величины интенсивности питания у северо-восточного берега свидетельствуют о нехватке растительной пищи (на единицу биомассы зоопланктона), где большему количеству зоопланктона не доставалось больше водорослей,

поскольку там их было меньше. Тем не менее, суммарное потребление фитопланктона у северо-восточного берега в двух экспериментах было выше, чем у южного, т.е., top-down контроль и напряженность трофической связи фитопланктон–зоопланктон у северо-восточного берега были сильнее, чем у южного. Поскольку доля фитопланктона в относительном суточном рационе зоопланктона у северо-восточного берега была ниже, чем у южного, спектр питания арктодиатомуса и всего зоопланктона у северо-восточного берега должен быть шире, чем у южного. Известно, что в спектр питания *A. salinus* могут входить не только разнообразные водоросли, но и детрит, бактерии, простейшие (Гутельмахер, Никулина, 1977; Черепнина, 1980; Tolomeyev, 2002; Tolomeev et al., 2010) и даже коловратки, в том числе *Brachionus plicatilis* (Lapasa et al., 2004).

Большой пресс зоопланктона на фитопланктон у северо-восточного берега, по сравнению с южным, подтверждают полученные с помощью проточного цитометра данные — достоверное выедание у северо-восточного берега пикопланктона, лингбии и других крупных водорослей в первом и третьем экспериментах. Поскольку в контрольных бутылках без зоопланктона (Zoo-), по сравнению с исходными, тоже в той или иной мере происходило уменьшение количества водорослей, можно предположить, что в них тоже имело место некоторое выедание мелким зоопланктоном, прошедшим через ячейку 82 мкм при фильтрации воды через нейлоновый газ. Такое явление отмечено в некоторых экспериментах (Гутельмахер, Никулина, 1977). Возрастание количества мелкого и крупного фитопланктона и концентрации Хл *a* в контрольных бутылках, по сравнению с исходными, во втором эксперименте можно объяснить активным фотосинтезом водорослей и отсутствием значительного выедания остаточным зоопланктоном.

Согласно результатам всех трех экспериментов в юго-западной части озера наблюдали повышенную концентрацию Хл *a* и высокие скорости образования валовой и чистой первичной продукции фитопланктона. У противоположного северо-восточного берега была выше биомасса зоопланктона, скорость потребления фитопланктона зоопланктоном и деструкция планктона. Таким образом, устойчивое разделение структурных и функциональных показателей в оз. Шира по разным берегам (табл. 3) впервые подтверждено экспериментально. Наблюдаемое распределение, согласно нашей гипотезе, может быть объяснено действием ветра, как основного фактора, формирующего горизонтальные неоднородности. Так, перед постановкой первого и третьего экспериментов дневной северо-восточный ветер действительно сгонял обедненную зоопланктоном поверхностную воду к юго-западному берегу, а

богатый зоопланктоном надтермоклинный слой (Толмеев, Задереев, 2003; Tolomeyev, Zadereev, 2005) отнесся к северо-восточному берегу.

Однако во втором эксперименте дневной ветер (до 15 ч) имел не северо-восточное, а юго-западное направление (табл. 1), что предполагает повышение численности и биомассы зоопланктона у южного берега. Тем не менее, во втором эксперименте повышенная биомасса зоопланктона продолжала сохраняться у северо-восточного берега. По-видимому, наблюдаемое явление можно объяснить следующим образом. Массовое накопление зоопланктона у северо-восточного берега происходило не в дневное, а в ночное время суток, накануне проведения эксперимента. Ночью большая часть зоопланктона эпилимниона в оз. Шира сосредоточена у поверхности (Zadereev, Tolomeyev, 2007) и, следовательно, при юго-западном ветре зоопланктон будет перемещаться к северо-восточному берегу с поверхностными водами. Дневной перенос зоопланктона с надтермоклинными течениями в противоположном направлении оказался недостаточным, чтобы изменить сформировавшееся ночное распределение, однако он заметно снизил различия в биомассе зоопланктона на противоположных берегах. Так, во втором эксперименте биомасса зоопланктона между берегами отличалась в 1.5 раза (табл. 2), а в первом и третьем экспериментах в 2.2 и 2.5 раза соответственно. Большему разделению зоопланктона между берегами в первом и третьем экспериментах способствовала и скорость ветра, которая ночью (в первом эксперименте) и днем (в третьем) была выше, чем во втором. Эти экспериментальные данные также показывают, что для формирования горизонтальной гетерогенности планктона ночной перенос зоопланктона не менее важен, чем дневной.

Следует также отметить, что ветровое разделение зоопланктона и фитопланктона может происходить не строго на противоположных берегах, если в озере образуются вихревые течения. В зависимости от морфометрии озера и ветровой обстановки компенсационное движение воды над термоклином может идти от берегов к центру водоема (McGinnis, Wüest, 2005) или быть круговым вдоль береговой линии (Beletsky, Schwab, 2001). Наши данные по движению поверхностных и надтермоклинных дрифтеров (аналогичных Rinke et al., 2009) днем 6 июля 2021 г. (перед вторым экспериментом) подтверждают это, показывая, что поверхностная вода первоначально движется к северо-восточному берегу, а затем смещается вдоль береговой линии по часовой стрелке (на юг), а надтермоклинная вода (на глубине 4 м) движется к юго-западному берегу, заворачивая по часовой стрелке на север и затем к северо-восточному берегу (Толмеев и др., неопубл. данные). Следовательно, максимальное разделение зоо-

планктона и фитопланктона у противоположных берегов в озере может быть также смещено по часовой стрелке относительно основной линии направления ветра.

Результаты съемки по 11 станциям озера 13 июля (после проведения всех экспериментов) показали общую картину пространственного разделения зоопланктона и фитопланктона по акватории озера, которая формируется при продолжительном слабом (<2 м/с) северо-восточном ветре. Эти данные подтверждают существование ярко выраженной горизонтальной неоднородности распределения планктонных организмов в оз. Шира и свидетельствует в пользу изложенной гипотезы формирования горизонтальных неоднородностей под действием ветровых поспойных течений эпилимниона. Действительно, северо-восточный ветер днем способствует переносу обедненной зоопланктоном поверхностной воды к юго-западному (подветренному) берегу и оттеснению зоопланктона в направлении северо-восточного (наветренного) берега, аналогично переносу ветровыми течениями калянид в оз. Лох-Несс (George, Winfield, 2000). Что касается фитопланктона, то водоросли с положительной плавучестью, занимающие верхний слой эпилимниона (в первую очередь, синезеленые, зеленые), сгоняются к подветренному берегу (Moreno-Ostos et al., 2009; Mackay et al., 2011; Reichwaldt et al., 2013; Минеева, 2021), в нашем случае — к южному. Известно, что доминирующая в фитопланктоне оз. Шира зеленая водоросль *Botryococcus brauni* Kütz концентрируется в основном в самом верхнем слое пелагиали 0–0.5 м (Gaevsky et al., 2002; Кравчук, устное сообщение). Большее количество фитопланктона у подветренного берега (в том числе диатомовых водорослей) объяснялось разбавлением у наветренного за счет апвеллинга обедненных глубинных вод (Суг, 2017; Soulignac et al., 2018), в нашем случае — надтермоклинных. Смещение основной массы зоопланктона к северо-восточному берегу, очевидно, усиливает там выедание фитопланктона, но высвобождает рост фитопланктона из-под этого пресса в центральной и южной частях озера.

Полученные данные демонстрируют существенную пространственную гетерогенность исследуемых показателей планктонного сообщества оз. Шира. Определяющее влияние ветровых гидродинамических процессов на пространственную гетерогенность распределения планктона показано и в работах (Blukacz et al., 2009; Rinke et al., 2009; Суг, 2017). Пространственная гетерогенность зоопланктона масштаба 5–6 км, а в ней — 0.5–2 км обнаружена даже в малых горных озерах, где влияние ветра теоретически сводится только к внутренним волнам и циркуляции Лангмюра малого масштаба (Urmy, Warren, 2019). В некоторых случаях ветер обуславливает гетерогенное

пространственное распределение только зоопланктона, а гетерогенность фитопланктона вызывает неравномерность биогенной нагрузки и использования водосбора (George, Winfield, 2000).

В результате пространственного разделения фито- и зоопланктона под влиянием ветровых течений фитопланктон в отдельных участках водоема освобождается от сильного пресса выедания и в этих “культураторах” имеет возможность размножиться и сохранить видовое разнообразие, в том числе и за счет развития разных видов в разных участках. Так, видовое разнообразие фитопланктона было выше в озерах, подверженных ветровому воздействию, чем в защищенных от ветра (Longhi, Beisner, 2010). Зоопланктон в местах его концентрации вынужден расширять свой спектр питания, что может способствовать многообразию экологических ниш и устойчивости всего планктонного сообщества. Таким образом, пространственное разделение фито- и зоопланктона под действием ветровых течений может иметь большое экологическое значение как способствующее сохранению видового разнообразия планктона и в целом устойчивости экосистемы.

Выводы. В результате проведения трех экспериментов скляночным методом подтверждены предполагаемые различия по разным по отношению к ветру берегам озера в функциональных показателях основных компонентов трофического каскада. Концентрация Хл *a*, валовая и чистая первичная продукция фитопланктона (оцененная скляночным и флуоресцентным методами) были выше у южного берега (днем чаще подветренного, ночью — наветренного), биомасса сетного зоопланктона и дыхание планктонного сообщества — у северо-восточного (днем чаще наветренного, ночью — подветренного), что совпадает с картиной распределения по озеру фито- и зоопланктона по материалам съемки, проведенной в аналогичных метеорологических условиях. Биомасса зоопланктона у северо-восточного берега была выше, чем у южного, а распределение фитопланктона было обратным. Смещение основной массы зоопланктона к северо-восточному берегу, очевидно, усиливает там пресс выедания фитопланктона, о чем свидетельствует большее суммарное выедание, но меньшая интенсивность питания зоопланктона у этого берега по сравнению с южным.

Проверенную экспериментами и съемкой гипотезу о механизме возникновения пространственных неоднородностей планктона в эпилимнионе оз. Шира под влиянием ветровых течений можно конкретизировать следующим образом: сочетание перемещения поверхностного слоя под воздействием ветра и малоамплитудной дневной вертикальной миграции зоопланктона вниз и ночной вверх способно создавать устойчивые горизонтальные неоднородности распределения

планктона в эпилимнионе пелагиали, особенно при смене направления дневного и ночного ветра на противоположное. Количественные данные проб с одной точки (участка, берега) нельзя распространять на весь открытый ветрам водоем, недооценивая влияние ветровых течений на распределение и функционирование планктона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований 19-04-00362 и частично – Государственными заданиями Министерства науки и высшего образования РФ, проекты № 0287-2021-0019 и FSRZ-2020-0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов В.И., Голенко Н.Н., Компаниец Л.А. и др. 2013. Пространственно-временная изменчивость основных характеристик озера Шира в сезоне наблюдений 2011–2012 гг. // Вестн. Бурятск. гос. ун-та. № 9. С. 148.
- Бульон В.В. 2017. Хлорофилл *a* как показатель биомассы фитопланктона // Вода: Химия и экология. № 8. С. 39.
- Гладышев М.И. 1990. Суточная динамика вертикального распределения массовых видов зоопланктона в Сыдинском заливе Красноярского водохранилища // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. Вып. 3. С. 78.
- Гутельмахер Б.Л. 1986. Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия фито- и зоопланктона. Ленинград: Наука.
- Гутельмахер Б.Л., Никулина В.Н. 1977. Питание *Arctodiaptomus salinus* Daday в Тюпском заливе озера Иссык-Куль // Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 87.
- Минеева Н.М. 2021. Многолетняя динамика хлорофилла в планктоне различных участков крупного равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. № 6. С. 574.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060127>
- Осинов В.А. 2006. Зависимость флуоресцентных параметров икродорослей от факторов среды, включая антропогенные загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 22 с.
- Поддубный С.А., Цветков А.И., Иванова И.Н. и др. 2020. Термические и динамические процессы в озере Плещеево // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 90(93). С. 7.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10009>
- Толмеев А.П., Задереев Е.С. 2003. Действие солнечной радиации на вертикальные миграции *Arctodiaptomus salinus* и *Brachionus plicatilis* в озере Шира // Биология внутр. вод. № 2. С. 74.
- Черепнина Г.И. 1980. Потребление фитопланктона *Diaptomus salinus* Dad. и *Daphnia magna* Straus в озере Беле // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 37.
- Armengol X., Miracle M.R. 2000. Diel vertical movements of zooplankton in lake La Cruz (Cuenca, Spain) // J. Plankton Res. V. 22. № 9. P. 1683.
- Beletsky D., Schwab D.J. 2001. Modeling circulation and thermal structure in Lake Michigan: Annual cycle and interannual variability // J. Geophysical Res.. V. 106. № C9. P. 1945.
- Belolipetskii V.M., Genova S.N., Gavrilova L.V., Kompaniets L.A. 2002. Mathematical models and computer programmes for the investigation of hydrophysical processes in Lake Shira // Aquat. Ecol. V. 36. P. 143.
- Benoit-Bird K.J., Cowles T.J., Wingard C.E. 2009. Edge gradients provide evidence of ecological interactions in planktonic thin layers // Limnol., Oceanogr. V. 54. № 4. P. 1382.
- Blukacz E.A., Shuter B.J., Sprules W.G. 2009. Towards understanding the relationship between wind conditions and plankton patchiness // Limnol., Oceanogr. V. 54. № 5. P. 1530.
- Blukacz E.A., Sprules W.G., Shuter B.J., Richards J.P. 2010. Evaluating the effect of wind-driven patchiness on trophic interactions between zooplankton and phytoplankton // Limnol., Oceanogr. V. 55. № 4. P. 1590.
<https://doi.org/doi:10.4319/lo.2010.55.4.1590>
- Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E., Lauridsen T.L. 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // Freshwater Biol. V. 47. P. 343.
- Cawley G.F., Décima M., Mast F., Prairie J.C. 2021. The effect of phytoplankton properties on the ingestion of marine snow by *Calanus pacificus* // J. Plankton Res. V. 43. № 6. P. 957.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbab074>
- Cyr H. 2017. Winds and the distribution of nearshore phytoplankton in a stratified lake // Water Res. V. 122. P. 114.
<https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.05.066>
- De Kerckhove D.T., Blukacz-Richards E.A., Shuter B.J. et al. 2015. Wind on lakes brings predator and prey together in the pelagic zone // Can. J. Fish and Aquat. Sci. V. 72. № 11. P. 1652.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0119>
- Drits A.V., Arashkevich E.G., Nikishina A.B. et al. 2015. Feeding of dominant zooplankton species and their grazing impact on autotrophic phytoplankton in the Yenisei estuary in autumn // Oceanology. V. 55. № 4. P. 573.
<https://doi.org/10.1134/S0001437015040049>
- Dubovskaya O.P., Tolomeev A.P., Kirillin G. et al. 2018. Effects of water column processes on the use of sediment traps to measure zooplankton non-predatory mortality: a mathematical and empirical assessment // J. Plankton Res. V. 40. № 1. P. 91.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbx066>
- Franco-Santos R.M., Auel H., Boersma M. et al. 2018. Bioenergetics of the copepod *Temora longicornis* under different nutrient regimes // J. Plankton Res. V. 40. № 4. P. 420.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fby016>
- Gaevsky N.A., Kolmakov V.I., Popelnitsky V.A. et al. 2000. Evaluation of the effect of light intensity on the measurement of the photosynthetic rate in plankton mi-

- croalgae by the chlorophyll fluorescence method // Rus. J. Plant. Physiol. V. 47. P. 820.
- Gaevsky N.A., Zotina N.A., Gorbaneva T.B. 2002. Vertical structure and photosynthetic activity of Lake Shira phytoplankton // Aquat. Ecol. V. 36. P. 65.
- George D.G., Winfield I.J. 2000. Factors influencing the spatial distribution of zooplankton and fish in Loch Ness, UK // Freshwater Biol. V. 43. P. 557.
- Grosjean P., Picheral M., Warembourg C. et al. 2004. Enumeration, measurement, and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system // ICES J. Mar. Sci. V. 61. P. 518.
- Hutter K., Wang Y., Chubarenko I. 2011. Physics of Lakes. V. 1: Foundation of the Mathematical and Physical Background. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer.
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-15178-1>
- ICES Zooplankton Methodology Manual. 2006. London: Elsevier Acad. Press.
- Kravchuk E.S., Dubovskaya O.P., Shulepina S.P. et al. 2021. Effect of anthropogenic factors on the ecosystem of the Yenisei River anabranch within the city of Krasnoyarsk // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 14(2). P. 208. (in Russian).
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0331>
- Lapesa S., Snell T.W., Fields D.M., Serra M. 2004. Selective feeding of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) on co-occurring sibling rotifer species // Freshwater Biol. V. 49. P. 1053.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01249.x>
- Levesque S., Beisner B.E., Peres-Neto P.R. 2010. Meso-scale distributions of lake zooplankton reveal spatially and temporally varying trophic cascades // J. Plankton Res. V. 32. № 10. P. 1369.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbq064>
- Longhi M.L., Beisner B.E. 2010. Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton // Freshwater Biol. V. 55. P. 1349.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02359.x>
- Mackay E.B., Jones I.D., Thackeray S.J., Folkard A.M. 2011. Spatial heterogeneity in a small, temperate lake during archetypal weak forcing conditions // Fundam. Appl. Limnol. V. 179/1. P. 27.
<https://doi.org/10.1127/1863-9135/2011/0179-0027>
- McGinnis D.F., Wüest A. 2005. Lake hydrodynamics // In book: Yearbook of Science & Technology, 4. Publisher: The McGraw-Hill Companies.
- Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D.G. 2009. Spatial heterogeneity of cyanobacteria and diatoms in a thermally stratified canyon-shaped reservoir // Int. Rev. Hydrobiol. V. 94. № 3. P. 245.
<https://doi.org/10.1002/iroh.200811123>
- Pinel-Alloul B. 1995. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community // Hydrobiologia. V. 300/301. P. 17.
- R Core Team. 2021. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org>.
- Reichwaldt E.S., Song H., Ghadouani A. 2013. Effects of the distribution of a toxic *Microcystis* bloom on the small scale patchiness of zooplankton // PLoS One. V. 8. № 6. e66674.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066674>
- Rinke K., Huber A.M.R., Kempke S. et al. 2009. Lake-wide distributions of temperature, phytoplankton, zooplankton, and fish in the pelagic zone of a large lake // Limnol., Oceanogr. V. 54. № 4. P. 1306.
- Rogozin D.Y., Genova S.N., Gulati R.D., Degermendzhy A.G. 2010. Some generalizations based on stratification and vertical mixing in meromictic Lake Shira, Russia, in the period 2002–2009 // Aquat. Ecol. V. 44. P. 485.
<https://doi.org/10.1007/s10452-010-9328-6>
- Rogozin D.Y., Tarnovsky M.O., Belolipetskii V.M. et al. 2017. Disturbance of meromixis in saline Lake Shira (Siberia, Russia): Possible reasons and ecosystem response // Limnologica. V. 66. P. 12.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.06.004>
- Soullignac F., Danis P.-A., Bouffard D. et al. 2018. Using 3D modeling and remote sensing capabilities for a better understanding of spatio-temporal heterogeneities of phytoplankton abundance in large lakes // J. Great Lakes Res. V. 44. № 4. P. 756.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2018.05.008>
- Tolomeyev A.P. 2002. Phytoplankton diet of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) in Lake Shira (Khakassia) // Aquat. Ecol. V. 36. P. 229.
- Tolomeyev A.P., Sushchik N.N., Gulati R.D. et al. 2010. Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakassia, Russia) // Aquat. Ecol. V. 44. P. 513.
<https://doi.org/10.1007/s10452-010-9331-y>
- Tolomeyev A.P., Zadereev E.S., Degermendzhy A.G. 2006. Fine stratified distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) in the pelagic zone of the meromictic lake Shira (Khakassia, Russia) // Dokl. Biochem. Biophys. V. 411. P. 346.
- Tolomeyev A.P., Zadereev Ye.S. 2005. An in situ method for the investigation of vertical distributions of zooplankton in lakes: test of a two-compartment enclosure // Aquat. Ecol. V. 39. P. 181.
<https://doi.org/10.1007/s10452-004-5732-0>
- Tolomeyev A.P., Anishchenko O.V., Kravchuk E.S. et al. 2014. Component elements of the carbon cycle in the Middle and Lower Yenisei River // Cont. Probl. Ecol. V. 7. № 4. P. 489.
<https://doi.org/10.1134/S1995425514040118>
- Urmey S.S., Warren J.D. 2019. Seasonal changes in the biomass, distribution, and patchiness of zooplankton and fish in four lakes in the Sierra Nevada, California // Freshwater Biol. V. 64. P. 1692.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13362>
- Yolgina O.E., Tolomeyev A.P., Dubovskaya O.P. 2022. Computer processing and analysis of scanned zooplankton samples: guidelines // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 15. № 1. P. 5. (in Russian).
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0360>
- Zadereev Y.S., Tolomeyev A.P. 2007. The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum // Hydrobiologia. V. 576. P. 69.
<https://doi.org/10.1007/s10750-006-0294-x>

- Zadereev E.S., Tolomeyev A.P., Drobotov A.V. et al. 2010. The vertical distribution and abundance of *Gammarus lacustris* in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia) // *Aquat. Ecol.* V. 44. P. 531.
<https://doi.org/10.1007/s10452-010-9329-5>
- Zadereev E.S., Drobotov A.V., Lopatina T.S. et al. 2021. Comparison of rapid methods used to determine the concentration, size structure and species composition of algae // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* V. 14. № 1. P. 5 (in Russian).
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0338>
- Zotina T.A., Tolomeyev A.P., Degermendzhy N.N. 1999. Lake Shira, a Siberian salt lake: ecosystem structure and function. 1. Major physico-chemical and biological features // *Int. J. Salt Lake Res.* V. 8. P. 211.

Horizontal Heterogeneities of Functioning of Phyto- and Zooplankton in a Lake With Wind Currents

A. P. Tolomeev^{1, 2}, O. P. Dubovskaya^{1, 2, *}, E. S. Kravchuk¹, O. V. Anishchenko¹, and A. V. Drobotov¹

¹*Institute of Biophysics, Federal Research Center Krasnoyarsk Science Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia*

²*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia*

*e-mail: dubovskaya@ibp.krasn.ru

A hypothesis about the formation of horizontal heterogeneities of zooplankton and phytoplankton for the lake subjected to regular daily changes in wind currents has been tested. Formation of horizontal heterogeneities is based on a combination of low-amplitude vertical migration of zooplankton and epilimnion wind currents: surface currents, which bring water depleted in zooplankton to the downwind shore (in the direction in which the wind is blowing), and compensatory above-thermocline ones, which bring zooplankton-enriched water to the upwind shore (against the wind). The spatial separation of phytoplankton and zooplankton may result in the weakening of trophic links between these trophic levels. The hypothesis was tested in 2020 in the pelagic zone of Lake Shira (Khakassia, Russia), a brackish meromictic water body with simple bathymetry and a simple food web. The epilimnion horizontal heterogeneities were assessed using a survey across the lake by measuring biological and physical parameters with a submersible fluorimeter probe and a plankton net at 11 stations and recording the dynamics of wind speed and direction. Differences in the values of primary production, plankton destruction, and intensity of phytoplankton grazing by zooplankton near the downwind and upwind shores were estimated using the bottle method in 3 experiments. The experiments confirmed the expected differences in the functioning of the trophic cascade near the northeastern (more often upwind during the day and downwind at night) and south-southwestern (downwind during the day and upwind at night) shores. Namely, the concentration of chlorophyll a, the gross and net primary production of phytoplankton (estimated by bottle and fluorescent methods), and the daily intensity of zooplankton feeding (based on chlorophyll) were higher near the southern coast, while the biomass of net zooplankton and the respiration rate of the plankton community were higher near the northeastern shore, which coincided with the pattern of phyto- and zooplankton distribution over the lake according to the sampling data under similar weather conditions. The hypothesis was confirmed and supplemented by the data on the evening-night vertical migrations of zooplankton.

Keywords: spatial heterogeneity, Lake Shira, wind currents, phytoplankton, zooplankton, chlorophyll a, primary production, intensity of ingestion by zooplankton

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.58

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ
РАКООБРАЗНЫХ НА ПРИБРЕЖНОМ СКЛОНЕ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© 2023 г. Ю. А. Зуев*

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

*e-mail: yzuyev@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.01.2022 г.

После доработки 18.05.2022 г.

Принята к публикации 21.06.2022 г.

Выявлены видовой состав и распределение пяти видов ракообразных *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855), *Pallaseopsis quadrispinosa* (G.O. Sars, 1867), *Mysis relicta* Lovén, 1862 и *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в диапазоне глубин 1–25 м на подводном склоне о. Валаам в Ладожском озере. Ракообразных исследовали с использованием поршневого пробоотборника, подводных видеокамер и драги. Впервые описано горизонтальное распределение натурализовавшейся байкальской амфиподы *G. fasciatus*, показаны особенности ее совместного существования с аборигенными видами. Распределение этого вселенца связано с воздействием комплексных внешних факторов: достоверно различаются его количественные характеристики на участках с разной интенсивностью волнения, в различных диапазонах глубины и с разными грунтами. Обилие наиболее массового аборигенного вида *Pallaseopsis quadrispinosa* достоверно выше в сублиторали, где он образует скопления. Влияния грунтов на распределение нативных ракообразных на прибрежном свале не обнаружено. Аборигенные виды образуют с вселенцем сообщества, но у них выше устойчивость к волновому воздействию по сравнению с *Gmelinoides fasciatus*. Поэтому участки открытых побережий служат естественными убежищами, сохраняющими разнообразие аборигенных видов. Полученные данные о пространственном распределении ракообразных позволяют характеризовать донные сообщества малоисследованных частей литорали и сублиторали и, как следствие, базу питания рыб-бентофагов.

Ключевые слова: амфиподы, мизиды, волнение, грунт, литораль, подводный склон, сублитораль, аборигенные виды, чужеродные виды

DOI: 10.31857/S0320965223020298, **EDN:** BUWNJS

ВВЕДЕНИЕ

Во многих крупнейших озерах Евразии значительная часть бентоса прибрежного склона представлена ракообразными (Стальмакова, 1968; Särkkä, Meriläinen, Hynynen, 1990; Барышев и др., 2021 и др.). Существенное значение этой группы беспозвоночных для понимания фундаментальных и прикладных аспектов функционирования экосистем озер требует как мониторинговых, так и специфических исследований. Подвижность ракообразных снижает уловистость исследовательских орудий сбора (O'Malley et al., 2018). Их экологическая пластичность позволяет обитать в широком диапазоне глубин и различных субстратов. Это предполагает разработку и использование различных методик и способов исследований. Так, методические подходы для исследования распространения и распределения ракообразных существенно отличаются в прибойной полосе, в открытой части водоема и на различных типах грунта

(Стальмакова, 1968; Панов, Павлов, 1986; Распопов и др., 1998; Барков, 2006; Барбашова, Курашов, 2011). При этом, из поля зрения гидробиологов, как правило, почти полностью исключается прибрежный склон с его сложным рельефом и разнообразием грунтов.

К методической сложности исследований ракообразных на прибрежном склоне озер в последние десятилетия добавилась и общая проблема пресноводной гидробиологии и экологии: изменения местных сообществ вследствие инвазий. В Ладожском озере произошло значительное изменение состава сообществ зообентоса после вселения байкальских (*Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Micrurus possolskii* Sowinsky, 1915) и понтон-каспийских (*Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895)) амфипод (Berezina et al., 2009; Barbashova et al., 2021). Успешно натурализовавшийся байкальский вид *Gmelinoides fasciatus* получил повсеместное рас-

пространение, и кроме Ладожского озера (Berezina et al., 2009) был обнаружен во многих водоемах, включая крупные озера Онежское (Сидорова, 2013) и Псковско-Чудское (Lake..., 2001).

Ладожское озеро — крупнейшее озеро Европы. Значительную роль в его экосистеме играет фауна ракообразных, представленных как группой ледниковых реликтов (*Gammaracanthus loricatus* (Sabine, 1824), *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855), *Mysis relicta* Lovén, 1862, *Pallaseopsis quadrispinosa* (G.O. Sars, 1867), *Saduria entomon* (Linnaeus, 1758)), так и обычных широко распространенных в европейских водоемах видов *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) и *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). Большинство исследований ракообразных в этом озере ограничивалось изучением зообентоса в пологой части подводного свала с мягкими грунтами, где использовали дночерпатели, или верхним метром литорали, где можно работать, стоя в воде (Стальмакова, 1968; Барбашова, Слепухина, 2002; Барков, 2006; Barbasheva et al., 2021 и др.). Таким образом, наблюдается очевидная нехватка современных знаний о видовом составе, распределении и экологии ракообразных на береговом склоне Ладожского озера.

Цель работы — выявить закономерности пространственного распределения и дать оценку обилия массовых видов ракообразных на участках прибрежного склона Валаамского архипелага Ладожского озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В северной части Ладожского озера исследовали подводные склоны о. Валаам в бухте Малая Никоновская и зал. Крестовый. Малая Никоновская бухта — глубокая (≤ 27 м) закрытая часть акватории зал. Малый Никоновский (Степанова и др., 2016). Это относительно небольшая бухта с участками со скалистой литоралью, продолженной крутыми валунными склонами в сублиторали и илистой котловиной в профундали (рис. 1). В зал. Крестовый наблюдения проводили в полузамкнутой бухте с глубинами ≤ 10 м и на подводном склоне открытого побережья до глубин 25 м (рис. 2).

Для исследованных акваторий характерен переход с прибрежных скал и крупных валунов до зоны аккумуляции наносов — песка, в менее промываемой Малой Никоновской бухте — ила. Влияние ветрового волнения оценивали по карте как угол, с которого волна может заходить на станцию.

Материал собирали в июле 2017 г. и 2018 г. Перпендикулярно урезу воды вдоль дна натягивали размеченный трос (Голиков, Скарлато, 1978). Вдоль него водолазы подробно описывали рельеф и тип грунта, далее составляли их подробную схему (рис. 1, рис. 2). Также вдоль разреза на каждом

типе субстрата отбирали пробы зообентоса в двух повторностях.

Для сбора проб использовали поршневой пробоотборник (Зуев, Зуева, 2013), изготовленный из пластиковой трубы с внутренним диаметром 10 см, ходом поршня 41 см, объемом 4 л. На горловину трубы надевается мешок из газа размером ячеей 0.4 мм. Пробоотборник прижимается к субстрату, водолаз вытягивает поршень и затягивает все организмы, находящиеся у устья трубы. Складка газового мешка, находящегося на горле трубы, накрывает грунт вокруг пробоотборника и ограничивает сечением трубы площадь, с которой собирают беспозвоночных. Данная конструкция позволяет исследовать беспозвоночных на неровном твердом рельефе. Всего обследовано 22 станции с глубинами 1–24 м (табл. 1). Станции находились в трех лимнических зонах: литораль (< 8 м), сублитораль (8–16 м) и профундаль (> 16 м).

Исследования сопровождала подводная видеофиксация. Размеченный трос в кадре позволял оценить по видеозаписям плотность мизид и крупных амфипод на разных глубинах. Каждую видеозапись синхронизировали с положением станций отбора проб.

Помимо работы на станциях для исследования ракообразных на относительно ровных участках использовали драгу с площадью сечения 30×15 см. Драгирование проводили по изобате со скоростью 3.5–4.0 км/ч. Расстояние и скорость прохода драги фиксировали с помощью GPS-навигатора. По расстоянию, пройденному драгой, и ширине полосы сбора рассчитывали плотность поселения и биомассу крупных подвижных ракообразных. Отобранные пробы промывали через газовое сито (размер ячеей 0.4 мм) и фиксировали 4%-ным формалином.

Ранговый аналог дисперсионного анализа — метод Краскела–Уоллиса применяли в качестве альтернативы ANOVA. Внутригрупповые различия анализировали с помощью парного критерия Вилкоксона.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследованном районе обнаружено пять видов раков из трех отрядов: разноногие раки (Amphipoda) *Gmelinoides fasciatus*, *Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa*, равноногие раки (Isopoda) *Asellus aquaticus* и мизиды (Mysidacea) *Mysis relicta*. К гляциальным реликтам района относятся *Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa* и *Mysis relicta*.

Амфипода *Pallaseopsis quadrispinosa* встречена на глубинах от 1 м до максимальной исследованной 25 м (рис. 3–5). Наибольшая численность и биомасса вида отмечены в полузакрытой бухте: на валунном склоне на глубине 3.5 м (340 экз./м² и

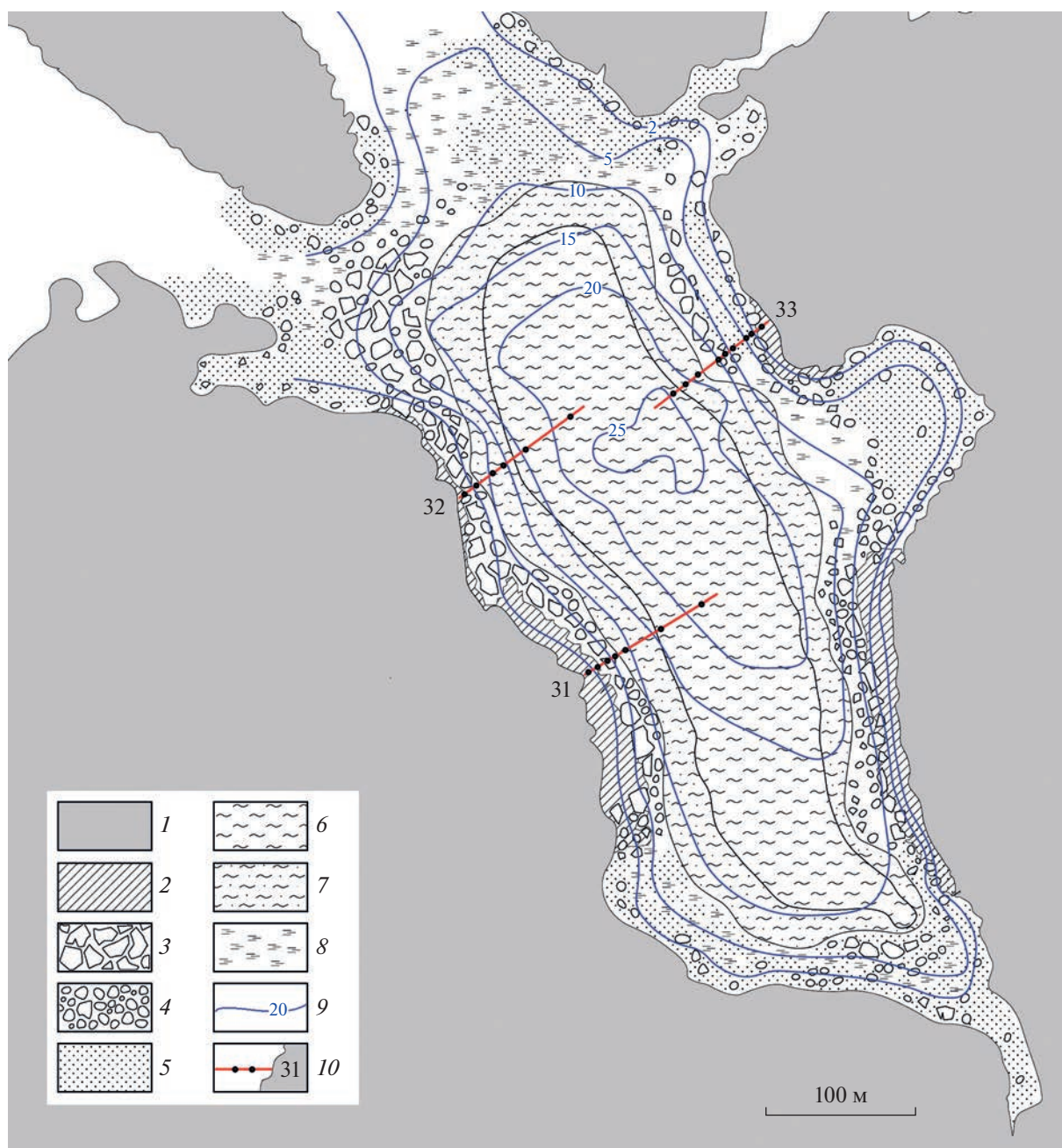


Рис. 1. Схема рельефа и грунтов Малой Никоновской бухты и расположение разрезов. 1 — суша, 2 — скала, 3 — обломки скал, 4 — валуны, 5 — песок, 6 — ил, 7 — песчаный ил, 8 — растительный детрит, 9 — изобаты, 10 — разрез со станциями (31–33 — номера разрезов, черные кружки — станции).

6.00 г/м²) и на песчаном подножье склона на 5.1 м (2378 экз./м² и 2.39 г/м²). На склоне открытого побережья максимумы зарегистрированы на 6.8 м на валунах (1529 экз./м² и 2.43 г/м²) и на 17.1 м на песке (594 экз./м² и 2.25 г/м²). Среднее обилие в сублиторали (293 ± 54 экз./м² и 0.63 ± 0.17 г/м²) было значимо выше, чем в литорали (207 ± 73 экз./м² и 0.45 ± 0.17 г/м²) (табл. 1). Кроме того, на пологих

участках глубже прибрежного склона (17–27 м) вид присутствовал в драге.

На склонах открытого побережья и полузакрытой бухты, где существует волнение, *P. quadrispinosa* выявлен на глубинах ≥ 1 м, в закрытой бухте — только на глубинах > 4.5 м. Несмотря на значительные различия в обилии вида на литорали открытого побережья с углами захода волны 90° – 180° (57 ± 46 экз./м² и 0.06 ± 0.05 г/м²)

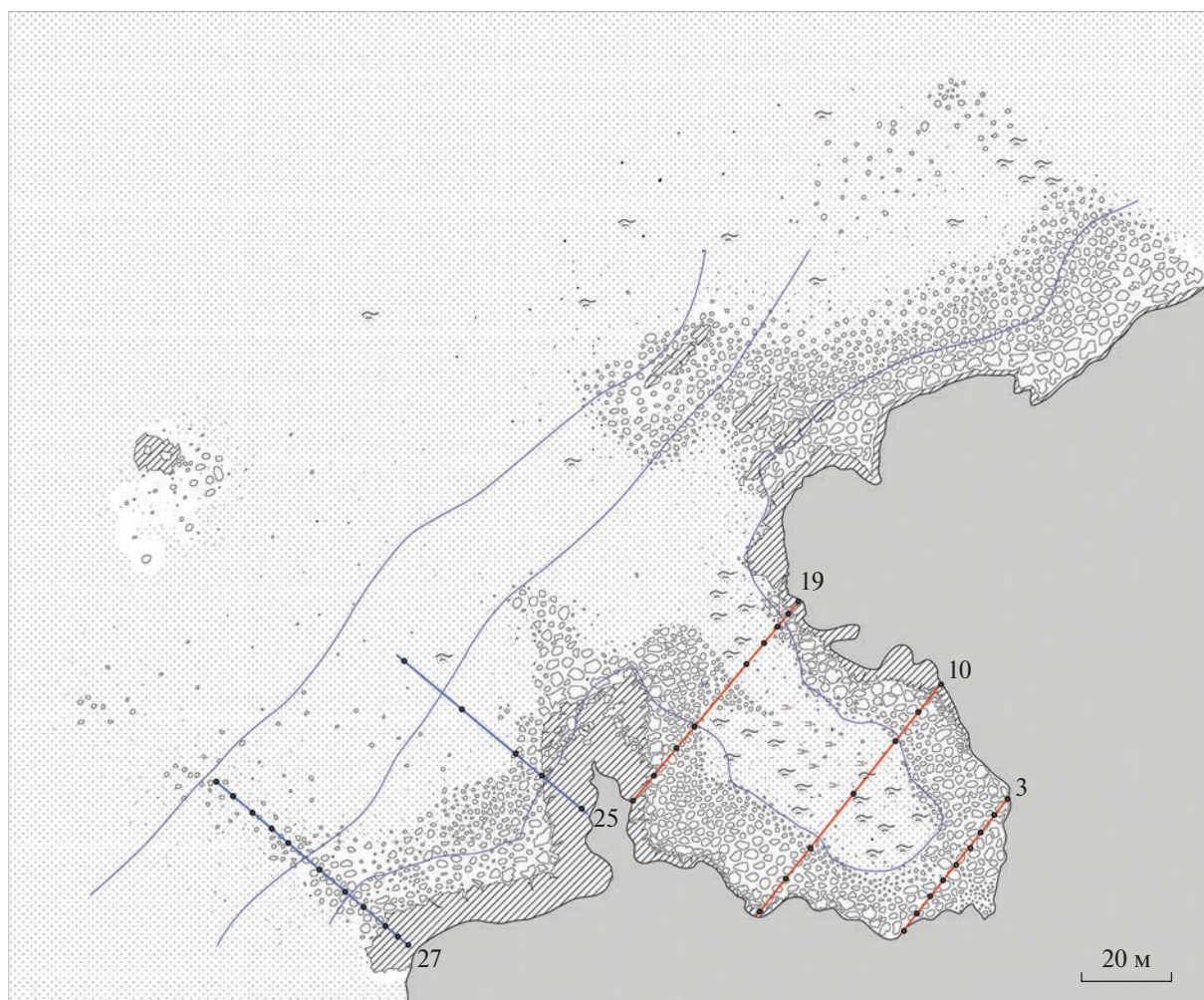


Рис. 2. Схема рельефа и грунтов залива Крестового и расположение разрезов. Разрезы 3, 10 и 19 проходят через мелководную полузакрытую бухту. Разрезы 25 и 27 расположены на свале открытого побережья. Остальные обозначения, как на рис. 1.

и более закрытых участков: углы 45° – 90° (263 ± 200 экз./м² и 0.57 ± 0.32 г/м²) и углы $<45^\circ$ (207 ± 87 экз./м² и 0.46 ± 0.23 г/м²), достоверных различий обилия вида на участках с разной интенсивностью волнения не выявлено (табл. 1).

Monoporeia affinis зарегистрирована на склоне с глубинами ≥ 4.5 м. Максимумы обилия (297 экз./м² и 0.21 г/м²) наблюдали на глубине >15 м (рис. 3). Поскольку вид отмечен лишь на некоторых станциях, анализа связи его обилия с факторами среды не проводили. Бокоплав выявлен в небольшом количестве на валунах, высоких значений численности и биомассы достигает на песчаных, илисто-песчаных и илистых грунтах подножьев свала. На малых глубинах встречается только в условиях закрытой бухты (рис. 3, рис. 4).

Байкальский вселенец *Gmelinoides fasciatus* отмечен на глубинах 0.9 – 9.0 м, и лишь на одной станции на глубине 15 м (рис. 3). Максимальные значе-

ния численности и биомассы зарегистрированы на свале полузакрытой бухты (8217 экз./м² и 10.44 г/м², соответственно) (рис. 4). Основные скопления вселенца приходятся на литораль (821 ± 272 экз./м² и 1.31 ± 0.42 г/м²) (рис. 3–5). По численности и биомассе различия в обилии вида на литорали и профундали достоверны (табл. 1). На прибрежном склоне зарегистрирован на всех типах грунта. Обилие амфиподы на песке (1528 ± 333 экз./м² и 5.08 ± 1.38 г/м²) достоверно выше, чем на валунах (699 ± 506 экз./м² и 0.72 ± 0.49 г/м²). На скале амфиподы многочисленнее и мельче (2621 ± 1301 экз./м² и 2.51 ± 1.34 г/м²), чем на валунах и даже песке, но достоверных различий в обилии не обнаружено. Кроме того, численность и биомасса *G. fasciatus* достоверно различались между станциями открытого побережья (угол захода волны $>90^\circ$) и всеми остальными (табл. 1).

Таблица 1. Результаты теста Краскела—Уоллиса и парного теста Вилкоксона с поправкой Бонферрони на достоверность различий численности (*N*) и биомассы (*B*) ракообразных в разных условиях

Матрица	Показатель	Тест Краскела—Уоллиса		Тест Вилкоксона	
		χ^2 (df)	<i>p</i> -value	пары	<i>p</i> -value
<i>Gmelinoides fasciatus</i>					
<i>N</i> , экз./м ²	Зоны	10.66 (2)	0.005**	Литораль ≠ профундаль	0.004**
	Грунты ¹	13.26 (3)	0.004**	Скалы ≠ валуны	0.054
	Волнение	13.69 (2)	0.001***	Валуны ≠ песок	0.030*
<i>B</i> , г/м ²				<45° ≠ 90°—180°	>0.001***
				45°—90° ≠ 90°—180°	0.007**
	Зоны	10.02 (2)	0.007**	Литораль ≠ профундаль	0.004**
	Грунты ¹	13.90 (3)	0.003*	Валуны ≠ песок	0.007**
	Волнение	13.68 (2)	0.001***	<45° ≠ 90°—180°	>0.001***
			45°—90° ≠ 90°—180°	0.007**	
<i>Asellus aquaticus</i>					
<i>N</i> и <i>B</i>	Зоны	— ²	n.s.	— ²	—
	Грунты ¹	—	n.s.	—	—
	Волнение	—	n.s.	—	—
<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i>					
<i>N</i>	Зоны	8.12 (2)	0.017*	Литораль ≠ сублитораль	0.017*
	Грунты	13.01 (5)	0.023*	Скалы ≠ песок	0.048*
	Волнение	—	n.s.	—	—
<i>B</i>	Зоны	6.22 (2)	0.044*	Литораль ≠ сублитораль	0.036*
	Грунты	—	n.s.	—	—
	Волнение	—	n.s.	—	—

Примечание. χ^2 — значение статистики Краскела—Уоллиса, *df* — степени свободы. Уровни значимости: *** — *p*-value < 0.005; ** — *p* < 0.01; * — *p* < 0.05; выделенное значение — *p* ~ 0.05; n.s. — не значим. Волнение (угол захода волны): <45°; 45°–90°; 90°–180°. Грунты: скалы, валуны, галька, смешанные (валуны и песок), песок, ил. ¹ — влияние грунтов оценивали в диапазоне распространения вида. Лимнические зоны в условиях арх. Валаам: литораль — 0.9–8.0 м, сублитораль — 8.1–16.0 м, профундаль — 16.1–25.0 м. ² — при незначимом тесте (*p* > 0.05) значения статистики и попарного теста не приводятся.

С глубины >15 м на всех участках и на всех типах рельефа и грунтах отмечены мизиды *Mysis relicta*. Расшифровка фото и видеозаписей показала, что плотность мизид составляет ~2 экз./м² в бухте Малая Никоновская и ~4–8 экз./м² для открытого побережья.

По результатам работы драги на ровных песчаных участках зал. Крестовый в пробах отмечено два вида крупных ракообразных — *M. relicta* и *Pallaseopsis quadrispinosa* (Доп. мат. рис. S1). Мизиды на всех глубинах (17, 20, 25 м) встречались с плотностью 0.5 экз./м². Крупные *P. quadrispinosa* отмечены единично.

Asellus aquaticus зарегистрирован на склонах с глубинами 1–18 м. Наибольшей численности и биомассы (2737 экз./м² и 5.60 г/м²) вид достигал в

диапазоне 1–7 м. Встречался на всех типах грунтов и на склонах побережья разной степени открытости. Связь обилия этой изоподы с факторами среды не выявлена (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Во время исследований подводных склонов о. Валаам обнаружено пять видов ракообразных, из них четыре относятся к гляциальным реликтам. В последние годы в Ладожском озере отмечено несколько видов чужеродных ракообразных (Barbashova et al., 2021). В обследованных нами сообществах зафиксирован только наиболее широко распространенный байкальский вселенец *Gmelinoides fasciatus*. Другие виды-вселенцы, в том числе, получивший широкое распространение на

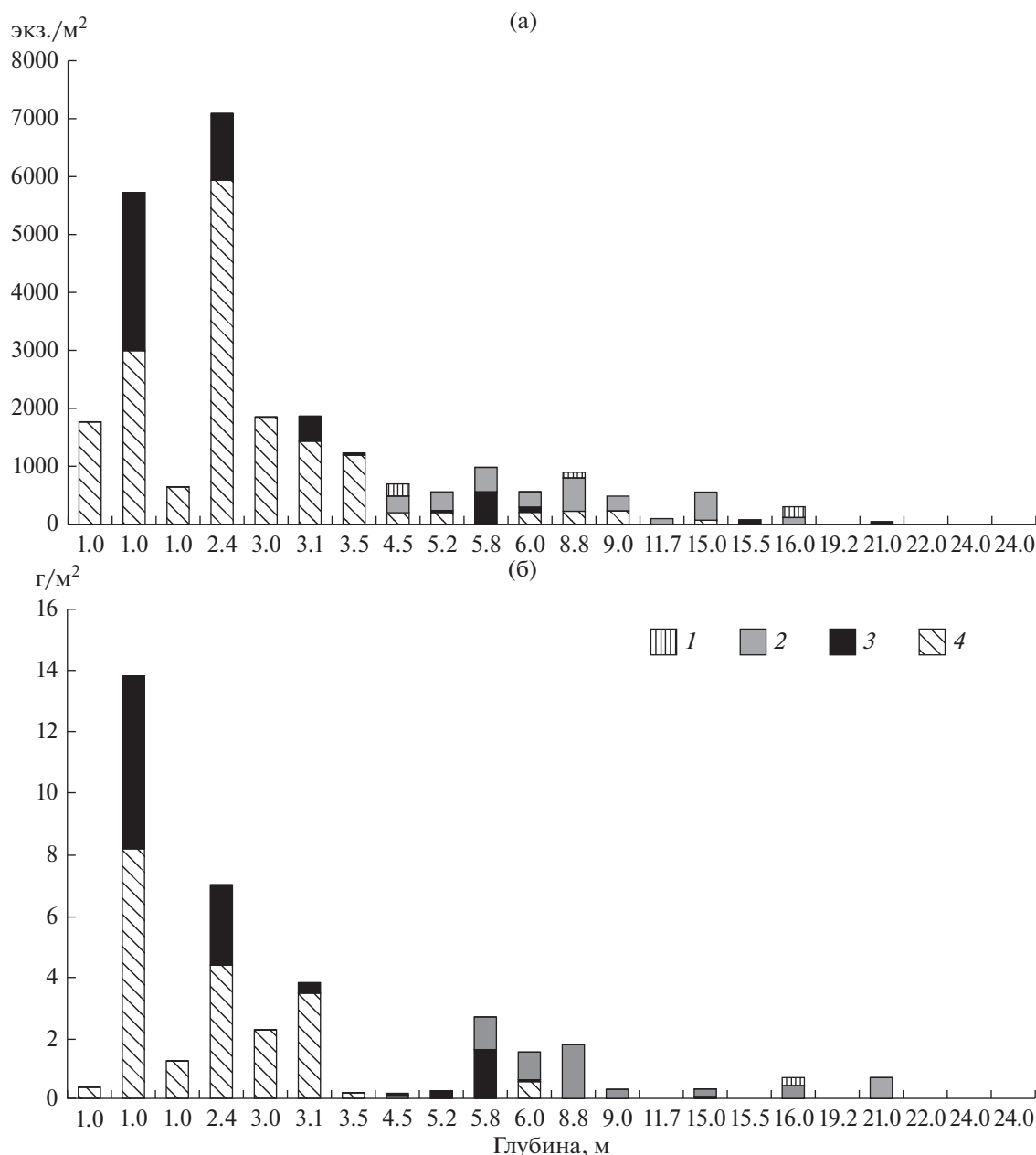


Рис. 3. Численность (а) и биомасса (б) зообентоса в бухте Малая Никоновская. 1 – *Monoporeia affinis*, 2 – *Pallaseopsis quadrispinosa*, 3 – *Asellus aquaticus*, 4 – *Gmelinoides fasciatus*.

мелководьях южной и западной частей Ладожского озера *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915, а также менее распространенные *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 и *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895) в пробах не обнаружены. Это связано с изолированностью о. Валаам от остального побережья озера.

Распределение видов. В Ладожском и Псковско-Чудском озерах *Pallaseopsis quadrispinosa* считается типичным обитателем песчаных участков sublitorали (Стальмакова, 1968; Распопов и др., 1990, 1998; Lake..., 2001). Однако наши исследова-

ния прибрежного склона Ладожского озера показали, что присутствие вида на всех исследованных глубинах (от 1 м и глубже). Это отмечено и для озер северной Швеции (Hill, 2006). Присутствие амфиподы на всех типах грунтов при активных гидродинамических условиях (табл. 1, рис. 4, рис. 5) свидетельствует о ее хорошей приспособленности к условиям литорали Ладожского озера.

Monoporeia affinis встречался на отдельных станциях на прибрежном свале. В наиболее масштабном исследовании сообществ Ладоги (Стальмакова, 1968) вид отмечен на глубине 3 м. В нашей работе

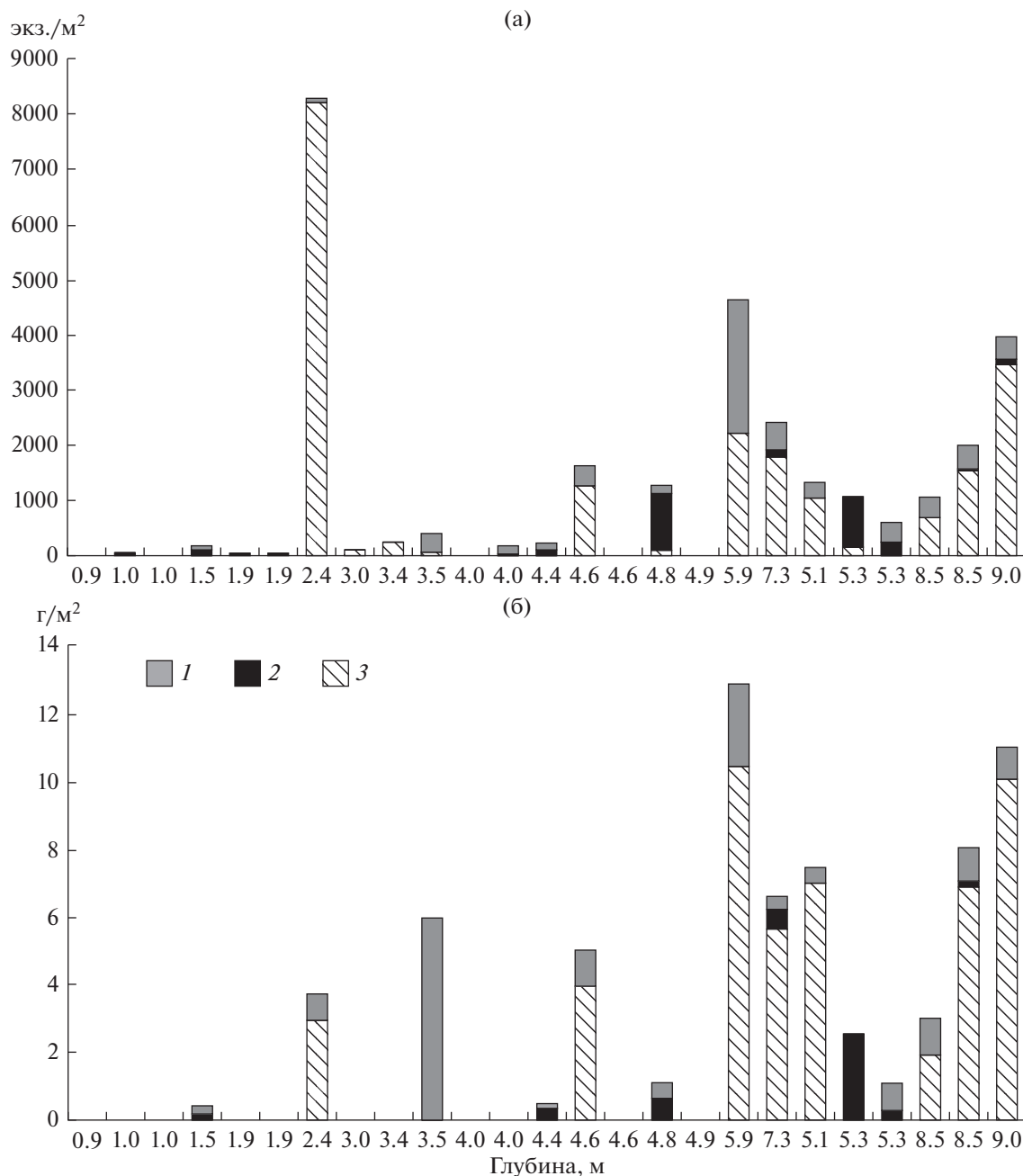


Рис. 4. Численность (а) и биомасса (б) зообентоса в бухте зал. Крестовый. 1 – *Pallaseopsis quadrispinosa*, 2 – *Asellus aquaticus*, 3 – *Gmelinoides fasciatus*.

большинство находок *M. affinis* зафиксировано на глубинах >15 м и только в закрытой бухте – с 4.5 м. По-видимому, вид предпочитает участки без активного гидродинамического воздействия, т.е. встречается преимущественно в профундали.

На глубинах >20 м в южных и восточных районах Ладожского озера *M. affinis* может иметь высокую биомассу в скоплениях (Тихомирова, 1975). О распространении этого вида можно судить, в основном, из анализа питания сига, поскольку

они в значительной степени питаются этими реликтовыми ракообразными (Федорова, 1977; Тихомирова, Федорова, 1979; Федорова, Приймак, 1987). Для питания сига в скоплениях, имеющих промысловое значение, требуются весьма высокие численность и биомасса *M. affinis* на значительных по площади участках.

Вселенец *Gmelinoides fasciatus* массово распространен только в пределах литорали (рис. 6). Вид встречается на всех типах грунтов за исключени-

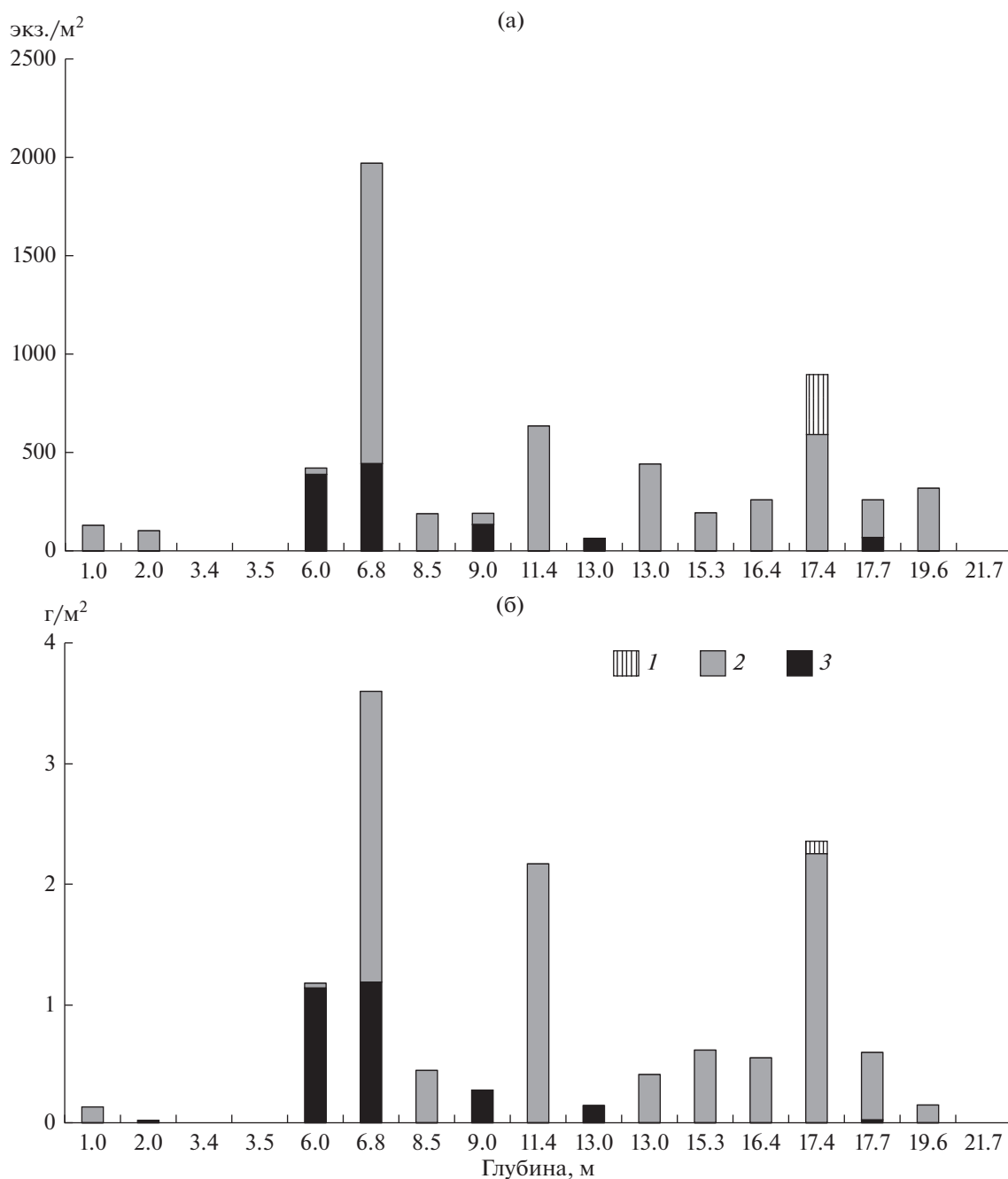


Рис. 5. Численность (а) и биомасса (б) зообентоса на свале открытого побережья зал. Крестовый. Обозначения, как на рис. 3.

ем ила (ил на исследованных участках расположен глубже 15 м). Наличие этой амфиподы на различных литоральных биотопах продемонстрировано и в работах (Бекман, 1962; Барков, 2006; Курашов и др., 2011). Причем, на прибрежном свале показано достоверное увеличение количественных показателей вида на песке (табл. 1). По-видимому, это связано с тем, что участки аккумуляции песка более пологие, чем сложенные валу-

нами свалы. Следовательно, в прибрежье на песчаных участках происходит также аккумуляция детрита, в котором вселенец образует особенно многочисленные скопления. Для скальных участков характерны скопления молоди амфипод этого вида. Средняя масса одного экземпляра (0.9×10^{-3} г/экз.) здесь меньше, чем на песке и даже на валунах (3.3×10^{-3} г/экз. и 1.1×10^{-3} г/экз., соответственно). Достоверных различий количе-

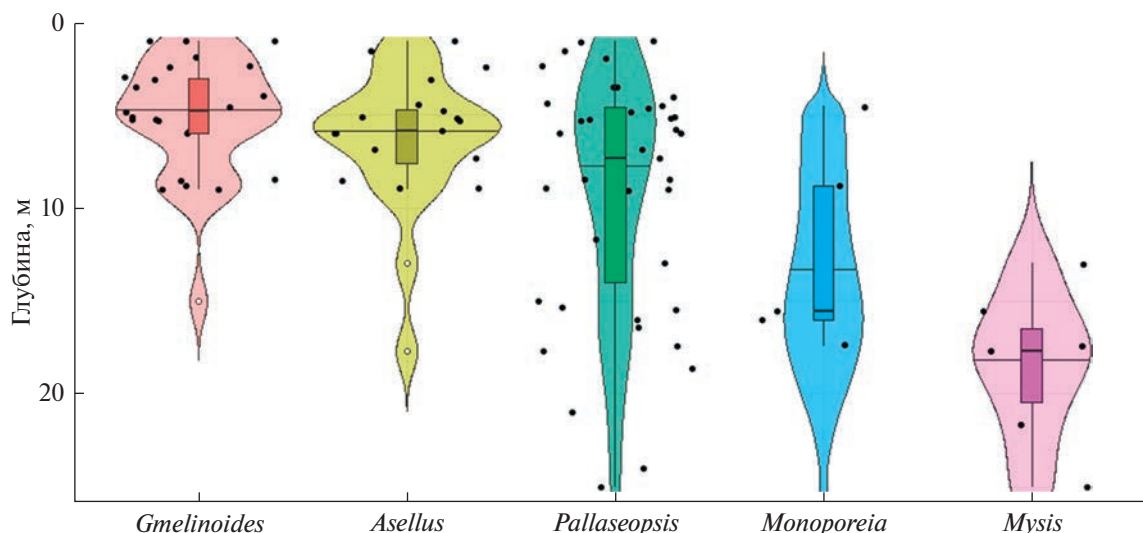


Рис. 6. Вертикальное распределение ракообразных на прибрежном склоне: (●) — глубина отдельных находок, (○) — выбросы, (|) — минимальное и максимальное значения; каждый боксплот включает три горизонтальные линии, которые обозначают 25, 50 (медиана) и 75% данных.

ственных характеристик на скалах не выявлено, возможно из-за сильных различий рельефа и гидрологических условий в верхней литорали, где располагались станции на скалах (рис. 1, рис. 2).

Волнение оказывает значительное воздействие на распределение вселенца (табл. 1). На склоне открытого побережья, где сильное волнение, вид не встречается (рис. 5). Очевидно, поэтому в полузакрытой бухте, для которой характерно умеренное волнение, *G. fasciatus* уходит на большую глубину (рис. 4), чем в закрытой бухте (рис. 3). Другой причиной выхода амфиподы за пределы литорали (до 9 м) могут быть скопления растительного детрита, что наблюдали у нижней границы валунного свала бухты зал. Крестовый (рис. 4).

На глубинах ≥ 16 м даже на плоских участках дна не выявлены скопления ракообразных в исследованиях, проведенных стандартными методами (Стальмакова, 1968; Барбашова, Слепухина, 2002; Суслопарова и др., 2011). В пробах, взятых дночерпателем с ровного песчаного дна, нечасто отмечаются амфиподы и почти полностью отсутствуют мизиды. Здесь, в отличие от прибрежного склона, почти нет укрытий для них. Вероятно, ракообразные уплывают при приближении исследователя или орудия сбора. Более чем восьмикратная разница в плотности поселения *Mysis relicta* между подсчетами по видео (4–8 экз./м²) и при сборе драгой (0.5 экз./м²) позволяет предположить, что использовавшаяся скорость (~4 км/ч) недостаточна для ловли столь подвижных организмов. Это подтверждает опыт водолазного лова мизид сачком: они совершают резкие “скачки” в разных направлениях. Такое поведение позволяет им из-

бегать медленных орудий сбора, в том числе и драг. Из-за отсутствия стратегии для учета *M. relicta* и других подвижных ракообразных недоучитывается ресурс, который может быть существенной частью биомассы зообентоса в этом диапазоне глубин. Такой пробел в знаниях требует для его устранения специальных методов (O'Malley et al., 2018) и характерен для большинства стандартных гидробиологических работ.

Максимум плотности мизид (382 экз./м²) отмечен на глубине 19.2 м в Малой Никоновской бухте. Такие высокие плотности объясняются использованием пробоотборника с малой площадью сечения для редкого и неравномерно распределенного вида. Совместный анализ с материалами видеозаписи показывает, что плотность и биомасса мизид полученные с помощью пробоотборника, сильно завышены.

Сравнение полученного в работе распределения ракообразных у прибрежного свала с данными ежегодных мониторинговых наблюдений (Стальмакова, 1968; Лаврентьева и др., 2009; Суслопарова и др., 2011, 2014) в открытой части озера показало, что распределение ракообразных у прибрежного свала отличается большей амплитудой по глубине. Ранее установлено, что амфиподы и мизиды могут совершать вертикальные миграции в ночное время (Grönholm, Nakala, 1990; Karnaukhov et al., 2016). В Ладожском озере подъем к поверхности в небольших количествах совершает *Gmelinoides fasciatus* (Карнаухов, Курашов, 2020). Также, возможно, что ракообразные способны на довольно большие горизонтальные миграции (Дудакова и др., 2015), которые не вы-

ходят за пределы их обычного вертикального распределения. Из вышесказанного можно сделать вывод, что дневное распределение в значительной степени позволяет описать запасы и распространение ракообразных на прибрежном свале.

Сосуществование чужеродных и аборигенных видов. Байкальский вселенец *G. fasciatus* образует значительные скопления в верхнем метре литорали, потребляя органические вещества, поступающие с литорали (Панов, 1994; Барков, Курашов, 2005; Курашов и др., 2018; Barbashova et al., 2021). Из-за своей многочисленности он считается объектом, увеличившим кормовую базу рыб-бентофагов (Барков, 2006; Березина, Панов, 2004; Berezina et al., 2009; Курашов и др., 2011) и даже может стать объектом промысла (Барышев и др., 2021). Однако глубже 1 м для всех ракообразных распределение и границы распространения на прибрежном свале Ладоги не были неизвестны.

Выводы об изменении количественных характеристик сообществ в верхнем метре под воздействием вселенцев сделать сложно, поскольку последовательные исследования начались уже после инвазии (Барбашова, Курашов, 2011). После натурализации вселенца *G. fasciatus* из литорали Ладожского озера исчез *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863 (Barbashova et al., 2021). Также высказывались предположения о существенной элиминации многих аборигенных видов и даже об изменении кормовой базы ценных промысловых видов рыб. Наши исследования позволяют детализировать некоторые особенности распределения и совместного проживания ракообразных на прибрежном склоне.

Так, *Asellus aquaticus* повсеместно встречается в водоемах северо-запада. Этот вид достигает высокого обилия в литорали (рис. 6) даже в условиях максимально благоприятных для *Gmelinoides fasciatus* (растительные остатки, детрит, близость водных макрофитов). Обилие *Asellus aquaticus* снизилось в верхнем метровом слое литорали (Курашов и др., 2011), при этом на глубинах >5 м вид часто составляет большую часть обилия (рис. 3–5). В условиях полузакрытой бухты *A. aquaticus* может образовывать максимум численности и биомассы на почти не занятых вселенцем мелководных станциях (<3.5 м). Также он успешно сосуществует и даже создает значительную часть биомассы на станциях в диапазоне глубин 4–9 м, где наблюдается максимум обилия вселенца (рис. 4). На исследованном склоне открытого побережья *A. aquaticus* доминирует на некоторых станциях литорали (рис. 5).

Амфипода *Pallaseopsis quadrispinosa* успешно соседствует с вселенцем в закрытых и полузакрытых бухтах, не образуя большинства. На всех участках этот вид образует максимумы обилия на глубинах, где нет массовых скоплений вселенца. На литорали аборигенная амфипода образует высокие биомассы на участках, находящихся под воздействием волнения выше максимумов численности и биомассы *G. fasciatus*, а в условиях закрытой бухты — ниже литорали и скоплений этого чужеродного вида (рис. 3, 5). На прибрежном склоне (3–4 м — в полузакрытой бухте и 10–12 м — в закрытой) распространены наиболее крупные экземпляры *P. quadrispinosa*, а на склоне открытого побережья самые крупные экземпляры (≥50 мг) попадались в драгу на глубинах >15 м.

Можно сделать вывод, что аборигенные виды успешно конкурируют с вселенцем за пространство. Плотные совместные скопления вселенца и аборигенных видов выявляются при сборе проб поршневым пробоотборником, который имеет сравнительно малую площадь сбора. Кроме того, на большинстве участков скопления растительного детрита находятся глубже 5 м (перелом свала полузакрытой бухты, крупные валуны закрытой и открытой бухт). В этих условиях более половины численности и биомассы ракообразных образуют аборигенные виды *Asellus aquaticus* и *Pallaseopsis quadrispinosa* (рис. 3–5). Растительный детрит занимает существенную долю питания у всех этих видов (Сушения, Семенченко, Вежновец, 1986; Vitagliano et al., 1991 и др.). Поэтому, при весьма ограниченном развитии водных макрофитов у открытых побережий северной части Ладоги (Степанова и др., 2020), кроме естественной пространственной конкуренции, может присутствовать и пищевая. Вертикальное распределение реликтовых видов не изменилось по сравнению с диапазонами, описанными для озер Фенноскандии (Särkkä, Meriläinen, Hynynen, 1990) и Польши (Zmudzinski, 1990) без вселенца. *Asellus aquaticus* успешно конкурирует с вселенцем в наиболее благоприятных для последнего условиях в литорали, но встречается на большей глубине. *Pallaseopsis quadrispinosa* постепенно замещает вселенца с глубиной.

В условиях открытого побережья *Gmelinoides fasciatus* отсутствует из-за воздействия прибоя (рис. 5). Здесь высока роль аборигенных видов *Pallaseopsis quadrispinosa* и *Asellus aquaticus* (рис. 5). Это означает, что на большом пространстве распределение и влияние *Gmelinoides fasciatus* ограничено не только глубиной, но и особенностью Ладожского озера — активной гидродинамикой. Побережье озера на довольно большом протяжении (все, за исключением шхер в северной части и мелководных

участков, заросших водной растительностью) характеризуется высокой открытостью. Следовательно, можно предположить, что открытые побережья ограничивают распространение вселенца и поддерживают фауну аборигенных ракообразных Ладожского озера. Это подтверждается наблюдениями, показывающими, что влияние волнения крайне незначимо (Распопов и др., 1990) и часто сильнее антропогенного воздействия (Cai et al., 2017).

В подобных условиях, на открытом скалистом склоне бухты зал. Крестовый еще в 2012 г. было найдено несколько экземпляров *G. lacustris* (Зуев, Зуева, 2013). Вполне возможно, вид еще сохранился в небольших количествах на участках открытых побережий, где на большой площади условия некомфортны для вселенца.

Самый узкий диапазон на прибрежном свале характерен для *G. fasciatus*, который встречается от уреза воды до глубины 9 м (в пределах литорали) (рис. 6). Единичная находка вида на глубине 15 м выглядит артефактом. Аналогичным образом в пределах литорали распространен *Asellus aquaticus*, однако его отдельные находки зарегистрированы до глубины 17 м. *Pallaseopsis quadrispinosa* встречается во всем диапазоне исследованных нами глубин. *Monoporeia affinis* и *Mysis relicta* образуют скопления на больших глубинах, чем были нами исследованы (Стальмакова, 1968). Отдельные находки *Monoporeia affinis* начинаются с глубины 4.5 м, а *Mysis relicta* с 9 м (рис. 6).

Наиболее ценные промысловые рыбы Ладожского озера — сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) и палия *Salvelinus lepechini* (Gmelin, 1789) — питаются и образуют промысловые скопления глубже 20 м (Смирнов, 1964; Федорова, 1977; Тихомирова, Федорова, 1979; Федорова, Приймак, 1987). По нашим данным, на прибрежном свале амфипода *Gmelinoides fasciatus* не распространяется глубже 10 м. На удаленных от берегов станциях в Ладожском озере диапазон глубин, в котором она встречается еще меньше — до 5–7 м (Сусларова и др., 2011, 2014). Исходя из этих данных о распространении рыб и чужеродной амфиподы можно сделать вывод, что появление *G. fasciatus* не увеличило кормовую базу сегов и палии, поскольку диапазоны глубин, на которых встречаются рыбы и амфипода, не перекрываются. Напротив, амфиподы, увеличивли потребление органического вещества в верхней литорали и снизили его потоки к более глубоководным ракообразным (Курашев и др., 2011). Их расселение привело к увеличению кормовой базы только бентосоядных рыб литорали (окуневых и карповых), как это произошло в Онежском озере (Калинкина и др., 2016; Lobanova et al., 2017; Георгиев и др., 2019). Диапазон глубин встре-

чаемости *G. fasciatus* в этом озере (Сидорова, 2013) сходен с таковыми в Ладожском озере.

Побережье Валаамского архипелага естественным образом изолировано от побережья остальной Ладоги. Поэтому крайне важно зафиксировать состояние донных сообществ после натурализации массового байкальского вселенца *G. fasciatus*, но до проникновения других чужеродных видов. Это позволит получить представление об исходном состоянии сообществ, для оценки влияния изменений.

Выводы. Исследование диапазонов распространения в пределах прибрежного свала пяти наиболее массовых видов ракообразных показало, что на мелководье и в пределах литорали образуют скопления *Gmelinoides fasciatus* и *Asellus aquaticus*, преимущественно в профундали — *Monoporeia affinis* и *Mysis relicta*. *Pallaseopsis quadrispinosa* встречается на прибрежном свале во всем исследованном диапазоне глубины. Байкальский вселенец *Gmelinoides fasciatus* приурочен к закрытым от волн берегам. Выявленные закономерности дают возможность оценить состояние наиболее массовой и ценной кормовой группы беспозвоночных на основании данных о рельефе и степени открытости побережья. Данные по распределению ракообразных показали, что влияние массового *G. fasciatus* на аборигенные виды ограничено. Вселенец *G. fasciatus* не может формировать существенную часть кормовых ресурсов ценных промысловых рыб Ладожского озера из-за распространения на мелководье.

Полученные результаты исследования дополнят знания о распределении и обилии ракообразных, дадут информацию для прогноза динамики донных сообществ озера и кормовой базы рыб-бентофагов, в том числе и из-за последствий масштабных инвазий.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (Доп. мат. рис. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru> и доступен по ссылке [https://doi.org/\[DOI\]](https://doi.org/[DOI])

Рис. S1. Скопления ракообразных на дне. Открытая часть залива Крестового: а — *P. quadrispinosa* (мелкий песок, $H = 10$ м), б — *Mysis sp.* и *P. quadrispinosa* (крупный песок с камнями, $H = 23$ м).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен заведующему лабораторией морских и подводных исследований Российского государственного гидрометеорологического университета (РГГМУ) А.В. Коровину и водолазам Р.Ю. Оскардову,

Н.В. Зуевой, С.В. Голдину, А.Е. Лапенкову, О.М. Владимировой, Н.Н. Попову, А.П. Яснову, Д.С. Оленеву, А.В. Тимошиной за активное участие в сборе материала; Н.В. Зуевой и С.М. Русяеву за ценные замечания и рекомендации при работе с рукописью; А. Е. Лапенкову за помощь при оформлении карт; начальнику учебно-научной станции Российского государственного гидрометеорологического университета на о. Валаам А.Б. Степановой и сотрудникам станции Е.Ю. Воякиной, А.В. Бабину и **С.А. Недошивину** за помощь при организации полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена частично за счет гранта Русского Географического Общества № 3/2015-Р “Экосистемы Валаамского архипелага (Ладожское озеро) на рубеже XX и XXI веков: черты уникальности и современное состояние”; и частично за счет гранта г. Санкт-Петербург в сфере научной и научно-технической деятельности в 2015 г. “Зообентос прибрежной зоны северной части Ладожского озера”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барбашова М.А., Слепыхина Т.Д. 2002. Макрозообентос литоральной зоны заливов шхерного района озера // Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. Санкт-Петербург: Наука.
- Барбашова М.А., Курашов Е.А. 2011. Макрофауна литоральной зоны Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера. Санкт-Петербург: Наука.
- Барков Д.В. 2006. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и его роль в экосистеме Ладожского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург.
- Барков Д.В., Курашов Е.А. 2005. Значение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) в структуре макрозообентоса литорали о. Валаам (Ладожское озеро) // Эл. науч. журн. “Исследовано в России”. 79. С. 820.
- Барышев И.А., Сидорова А.И., Георгиев А.П., Калинин Н.М. 2021. Биомасса популяции, продукция за вегетационный период и биоресурсное значение инвазивного *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) в Онежском озере // Биология внутр. вод. № 4. С. 433. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040057>
- Бекман М.Ю. 1962. Экология и продукция *Micruropus possolskii* Sow и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнол. ин-та СО АН СССР. Т. 2. Ч. 1. С. 141.
- Березина Н.А., Панов В.Е. 2004. Популяции амфипод в прибрежных зонах эстуария р. Невы и крупных озер бассейна Балтийского моря // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. Москва: Научный мир. С. 179.
- Георгиев А.П., Сидорова А.И., Шустов Ю.А., Лесонен М.А. 2019. Байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в питании окуня литоральной зоны Онежского озера (возрастной и сезонный аспекты) // Зоол. журн. Т. 98. № 7(98). С. 749. <https://doi.org/10.1134/S0044513419070055>
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1965. Гидробиологические исследования в заливе Посыет с применением водолазной техники // Исследования фауны морей СССР. № 3(9). С. 5.
- Дудакова Д.С., Родионова Н.В., Протопопова Е.В. и др. 2015. Состав и динамика гидробионтов литорали бухты Петрокрепость Ладожского озера // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 2. Сер. Экологические исследования. С. 53. <https://doi.org/10.17076/eco42>
- Зуев Ю.А., Зуева Н.В. 2013. Опыт исследования макрозообентоса каменистой литорали Ладожского озера // Уч. зап. Российского гос. гидрометеорол. ун-та. № 30. С. 134.
- Калинкина Н.М., Сидорова А.И., Полякова Т.Н. и др. 2016. Снижение численности глубоководного макрозообентоса Онежского озера в условиях многофакторного воздействия // Принципы экологии. № 2. С. 43. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.5182>
- Карнаухов Д.Ю., Курашов Е.А. 2020. К вопросу о ночных вертикальных миграциях амфипод в Ладожском озере // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 115. <https://doi.org/10.17076/lim1140>
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В. и др. 2011. Виды-вселенцы в литоральной зоне Ладожского озера. Литоральная зона Ладожского озера. Санкт-Петербург: Наука. С. 279.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX–начале XXI в. // Биосфера. № 2(10). С. 65. <https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V10I2.439>
- Лаврентьева Г.М., Мицкевич О.И., Огородникова В.А., Терешенкова Т.В. 2009. Сравнительная оценка сообществ планктона и бентоса Онеги и Ладоги в многолетнем аспекте: (90-е гг. XX в. и первое десятилетие XXI в.) // Рыбохозяйственное исследование больших озер Северо-Запада европейской части России: сборник научных трудов. Санкт-Петербург: Изд-во ДЕАН. Вып. 334. С. 228.
- Панов В.Е. 1994. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Докл. Академии наук. Т. 336. № 2. С. 279.
- Панов В.Е., Павлов А.М. 1986. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиол. журн. Т. 22. № 6. С. 87.
- Распопов И.М., Воронцов Ф.Ф., Слепыхина Т.Д. и др. 1990. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Ленинград: Наука.

- Распопов И.М., Андроникова И.Н., Слепухина Т.Д. и др. 1998. Прибрежно-водные экотоны больших озер. Санкт-Петербург: РТП ИК "Синтез".
- Сидорова А.И. 2013. Структурно-функциональные характеристики популяции байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* Stebbing (Crustacea: Amphipoda) на северной границе ареала (Онежское озеро): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск.
- Смирнов А.Ф. 1964. Морфологическая и биологическая характеристика лудной и ямной палии Ладожского озера // Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск: Карельское книжное издательство. Вып. 8. С. 130.
- Стальмакова Г.А. 1968. Зообентос Ладожского озера // Биологические ресурсы (зоология) Ладожского озера. Ленинград: Наука. С. 4.
- Степанова А.Б., Бабин А.В., Зуева Н.В. и др. 2016. Анализ антропогенного воздействия на водную систему Валаамского архипелага. Экосистемы Валаамского архипелага (Ладожское озеро) на рубеже 20 и 21 веков. Черты уникальности и современное состояние. Атлас. Санкт-Петербург: Рос. гос. гидрометеорол. ун-т. С. 32.
- Степанова А.Б., Воякина Е.Ю., Бабин А.В. и др. 2020. Результаты исследований прибрежной зоны Ладожского озера в районе Валаамского архипелага (1998–2019 гг.) // Гидрометеорология и экология. № 60. С. 325.
<https://doi.org/10.33933/2074-2762-2020-60-325-350>
- Суслопарова О.Н., Мицкевич О.И., Огородникова В.А., Терешенкова Т.В. 2011. Сезонные и межгодовые изменения основных компонентов экосистемы (фито-, зоопланктон, макрозообентос) Южной Ладоги по результатам исследований в 2009–2010 гг. // Исследование экосистем крупных рыбопромысловых водоемов Северо-Запада России: Сб. науч. тр. Вып. 341. Санкт-Петербург: Нестор-История. С. 201.
- Суслопарова О.Н., Терешенкова Т.В., Огородникова В.А. и др. 2014. Изменения летних гидробиоценозов южной Ладоги по материалам многолетних исследований ГосНИОРХ // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России: Сб. науч. работ, посвященный 100-летию ГосНИОРХ. Санкт-Петербург. С. 238.
- Сущенко Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. 1986. Биология и продукция реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника.
- Тихомирова Л.П. 1975. Питание ладожских сигов // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. № 16. С. 14.
- Тихомирова Л.П., Федорова Г.В. 1979. Рационы сигов Ладожского озера // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Ленинград: ГосНИОРХ. Т. 141. С. 152.
- Федорова Г.В. 1977. Биологическая характеристика и численность ладожского озерного сига. // Изв. ГосНИОРХ. Т. 125. С. 11.
- Федорова Г.В., Приймак Л.Я. 1987. Питание ладожского озерного сига *Coregonus lavaretus baeri* n. ladoga Pravidin // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 266. С. 11.
- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2021. Features of the Spatial Distribution of Invasive Amphipod Species in the Littoral of Lake Ladoga // Rus. J. Biol. Invasions. V. 12. P. 136.
<https://doi.org/10.1134/S207511172102003X>
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E. 2009. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // Boreal Environ. Res. V. 14. P. 404.
- Cai Y., Xu H., Vilmi A. et al. 2017. Relative roles of spatial processes, natural factors and anthropogenic stressors in structuring a lake macroinvertebrate metacommunity // Science of the Total Environment. P. 601. 1702.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.264>
- Grönholm L., Hakala I. 1990. Annual and diurnal vertical migrations and the food of *Mysis relicta* in Lake Pääjärvi, Southern Finland // Ann. zool. fenn. V. 27. P. 265.
- Hill C. 2006. Life cycle and spatial distribution of the amphipod *Pallasea quadrispinosa* in a lake in northern Sweden // Ecography. V. 89(4). P. 298. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1988.tb00813.x>
- Karnaukhov D.Y., Kaus A., Sartoris L. et al. 2016. Behavior of lake Baikal amphipods as a part of the night migratory complex in the Kluevka settlement region (south-eastern Baikal) // Crustaceana. V. 89(4). P. 419.
<https://doi.org/10.1163/15685403-00003530>
- Lobanova A.S., Shustov Y.A., Alaytsev D.P. et al. 2017. The role of invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) in the feeding of perch *Perca fluviatilis* L. in the littoral zone of Lake Onega // Rus. J. Biol. Invasions. V. 8(3). P. 261.
<https://doi.org/10.1134/S2075111717030092>
- Lake Peipsi. Flora and Fauna. Zoobenthos. 2001. Tartu: Sulemees Publ. P. 82.
- O'Malley B.P., Dillon R.A., Paddock R.W. et al. 2018. An underwater video system to assess abundance and behavior of epibenthic *Mysis* // Limnol., Oceanogr.: Methods. V. 16(12). P. 868.
<https://doi.org/10.1002/lom3.10289>
- Särkkä J., Meriläinen J.J., Hynynen J. 1990. The distribution of relict crustaceans in Finland: new observations and some problems and ideas concerning relicts // Ann. Zool. Fenn. V. 27. P. 221.
- Vitagliano G., Fano E.A., Marchetti E. et al. 1991. Importance of longevity, growth, and diapause in the evolution of *Asellus aquaticus* // Bolletino di zoologia. V. 3. P. 125.
- Zmudzinski L. 1990. Past and recent occurrence of Malacostraca glacial relicts in Polish lakes // Ann. zool. fenn. V. 27. P. 227.

Distribution of the Mass Species of Benthic Crustacean on Nearshore Slope the Ladoga Lake

Yu. A. Zuyev*

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

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

The species list and distribution of crustacean of a nearshore zone of the Valaam Island (Ladoga Lake) have been investigated by sampler-syringe, dredge and video records. On the depth 1–25 m the five species of crustacean: *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855), *Pallaseopsis quadrispinosa* (G.O. Sars, 1867), *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Mysis relicta* Lovén, 1862 were described. For the first time the vertical distribution of naturalized Baikal amphipods *G. fasciatus* were inventoried and their features of joint residence with local species were characterized. The distribution of the alien species reliably connected with wave intensity, types of grounds and depth range. The most numerous local species *P. quadrispinosa* distribution affects by depth range. The types of grounds do not influence on the quantity of all indigenous crustacean in the nearshore zone. In all condition the local species successfully compete with *G. fasciatus*. All these species inhabit of littoral have higher resistance for wave action as compared with non-indigenous species. It guarantees existence of refuges which can safe diversity of the indigenous species. The obtained data on the spatial distribution of crustaceans make possible to characterize the benthic communities of the little-studied parts of the littoral and sublittoral and, as a result, the food base of bentophagous fishes.

Keywords: amphipods, opossum shrimps, zoobenthos, littoral, sublittoral, ground, submarine slope, wave, local species, alien species

**ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 574.587(470.12)

**ЗООБЕНТОС МАЛЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ СЕВЕРНОГО СКЛОНА
БАЛТИЙСКО-КАСПИЙСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА
ВОЛГО-БАЛТИЙСКОГО ВОДНОГО ПУТИ**

© 2023 г. К. Н. Ивичева^а, *, И. В. Филоненко^а

^аВологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбных ресурсов и океанографии,
Вологда, Россия

*e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

Поступила в редакцию 27.03.2022 г.

После доработки 28.06.2022 г.

Принята к публикации 02.08.2022 г.

В 2010–2013 гг. впервые проведены исследования донной фауны на Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах. В составе зообентоса выявлено 103 вида и таксона более высокого ранга. Отмечено увеличение количественных показателей, видового богатства и разнообразия в ряду профундаль–открытая литораль–заросли. В профундали всех водохранилищ представлен комплекс *Limnodrilus hoffmeisteri* – *Procladius*. В литорали структура сообществ определяется типом субстрата и видом зарослей. Наибольшие количественные показатели зообентоса зарегистрированы в аномально жарком 2010 г. По сравнению с расположенными южнее волжскими водохранилищами, зообентос Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ характеризуется более низкими количественными показателями и видовым богатством.

Ключевые слова: зообентос, водные макробеспозвоночные, водохранилища, видовое богатство, Вологодская область

DOI: 10.31857/S0320965223020109, **EDN:** MYKFNX

ВВЕДЕНИЕ

Сооружение водохранилищ имеет неоспоримый экономический эффект, однако экологические последствия их строительства бывают непредсказуемы. При строительстве водохранилищ на реках помимо непосредственного затопления суши происходит перераспределение стока, замедление водообмена, заиливание, увеличение уровня грунтовых вод и др. Все эти изменения влияют на биоту преобразуемых объектов. Процессы, происходящие в сообществах гидробионтов при затоплении равнинных водохранилищ, подробно исследовали на примере Верхней Волги при строительстве Волго-Балтийской водной системы. Все этапы перестройки донных сообществ подробно описаны на Иваньковском (Мордухай-Болтовской, 1978а, 1978б; Щербина, 2002), Шекснинском (Поддубная, 1966; Слепухина, Выголова, 1981; Баканов, 2002), Рыбинском (Мордухай-Болтовской, 1972; Перова, Щербина, 2018) и других волжских водохранилищах. В первую очередь разрушались реофильные сообщества. Псаммо- и литофильные биоценозы сменялись пелофильными. Процесс формирования глубоководной фауны завершался в течение нескольких лет после затопления, а дальнейшие изменения были

связаны с заилинием водоема и изменением соотношения доминирующих видов. В прибрежной зоне становление донных сообществ происходило значительно дольше и сложнее, особенно на открытом мелководье. Определенное влияние оказывало также расселение инвазионных видов. В настоящее время донные сообщества верхневолжских водохранилищ относительно стабильны (Щербина, 2002; Перова и др., 2019).

Новинкинское, Белоусовское и Вытегорское водохранилища примыкают с севера к Шекснинскому водохранилищу и относятся к бассейну Балтийского моря. От верхневолжских водохранилищ они отличаются небольшими размерами и специфическим гидрологическим режимом. Нами не обнаружено опубликованных данных по донной фауне этих водохранилищ (Филиппов, 2010). Поскольку первичные стадии сукцессии после затопления водохранилищ не исследовали, рассмотрено лишь современное состояние развития донных сообществ.

Цель работы — провести анализ сообществ макрозообентоса по видовому составу, количественным показателям и их многолетней динамике Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ.

Таблица 1. Основные характеристики исследованных водохранилищ

Водный объект	Длина, км	Ширина, км	Площадь, км ²	Периметр, км	Коэффициент извилистости	Показатель открытости
Новинкинское водохранилище	3.5	0.8	2.0	14.3	2.9	0.3
Белоусовское водохранилище:						
судоходная часть	6.5	0.9	4.1	26.6	3.8	0.6
разлив р. Нагажма	5.4	0.7	2.6	16.7	2.9	0.4
Вытегорское водохранилище:						
судоходная часть	10.6	2.2	11.1	37.4	3.2	3
несудоходная часть	8.2	1.5	7.1	30.7	3.2	3.5

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Новинкинское, Белоусовское и Вытегорское водохранилища расположены каскадом на северном макросклоне Волго-Балтийского водораздела в пра-долине р. Вытегра (Филенко, 1966) в административных границах Вытегорского р-на Вологодской обл. Водохранилища, будучи частью Волго-Балтийской водной системы, соединяют Онежское озеро с Ковжским плесом Шекснинского водохранилища (рис. 1). Водохранилища введены в эксплуатацию в 1964 г. Система Вытегорского гидроузла включает в себя шесть шлюзов, поднимая уровень воды с отметки 32.6 в Онежском озере до 112.8 в Шекснинском водохранилище. Из Шекснинского водохранилища в водохранилища Вытегорского гидроузла поступают значительные объемы воды, что обеспечивает интенсивный водообмен в исследуемых водохранилищах. Из-за интенсивного судоходства в канале между Новинкинским водохранилищем и Ковжским плесом Шекснинского водохранилища поступает большое количество взвесей. Для всех трех водохранилищ характерны высокая мутность и низкая прозрачность, их пики приходятся на период наиболее интенсивного судоходства. Уменьшение мутности и увеличение прозрачности происходит в ряду Новинкинское—Белоусовское—Вытегорское водохранилище. Также для всех трех водохранилищ характерно интенсивное накопление ила вдоль судового хода (Кудрин, 1982). Основные параметры водохранилищ (без учета каналов) представлены в табл. 1. Из трех водохранилищ наибольшую площадь имеет Вытегорское водохранилище (17.5 км²). В нем выделяются более глубокая судоходная часть (долина р. Вытегра) и мелководная несудоходная (образована затопленными долинами рек Палручей и Тагажма). Площадь Белоусовского водохранилища 6.5 км², оно также состоит из судоходной части и затопленной долины р. Нагажма. Судоходная часть Белоусовского водохранилища характеризуется высоким коэффициентом извили-

стости береговой линии (3.9). Самое маленькое — Новинкинское водохранилище (2 км²).

Полевые исследования проводили с 2010 по 2013 гг. В 2010–2012 гг. пробы зообентоса отбирали в первой половине июля — в 2010 г. во всех трех водохранилищах, в 2011 и 2012 гг. только в Вытегорском водохранилище. В 2013 г. материал собирали во всех трех водохранилищах в первой половине июня, июля, августа и сентября. Пробы отбирали в трех биотопах (ст. 1.1–1.3) Новинкинское, четырех (ст. 2.1–2.4) Белоусовского и пяти (ст. 3.1–3.5) Вытегорского водохранилищ (рис. 1). Общий объем проб в каждом биотопе представлен в табл. 2. Для отбора проб в литорали в трех повторностях применяли штанговый дночерпатель ГР-92 (площадь захвата 0.007 м²), в профундали в одной повторности — дночерпатель Петерсона (0.025 м²). Для промывки проб использовали газ с размером ячеек 250 мкм. Всего отобрано 114 проб. Пробы обрабатывали в лаборатории. Учитывали численность и биомассу отдельных видов. Крупных моллюсков при расчете биомассы не учитывали. Параллельно со сбором биологического материала измеряли гидрохимические показатели, используя термометр МАРК 302-Э, pH-метр МАРК 901 и кондуктометр HANNA HI98130. Во всех водохранилищах зарегистрировано пониженное содержание кислорода (2.5 мг/л) в поверхностном слое в июле. В Новинкинском и Белоусовском водохранилищах в районе шлюзов отмечена низкая прозрачность (0.1–0.2 м), в Вытегорском у шлюза она была 0.7 м. Максимальная прозрачность в Новинкинском водохранилище достигала 1 м, в Белоусовском — 1.5 м, в Вытегорском — 2 м. Электропроводность снижалась в ряду Новинкинское (250 мксм/см) — Белоусовское (220) — Вытегорское (195) водохранилище вместе со снижением мутности.

Размеры водохранилищ вычисляли после векторизации снимков спутника Landsat в программе ArcGis 10. Для расчета глубины строили батиметрические карты на основании атласа Волго-Балтийского водного пути (Атлас..., 2004) и соб-

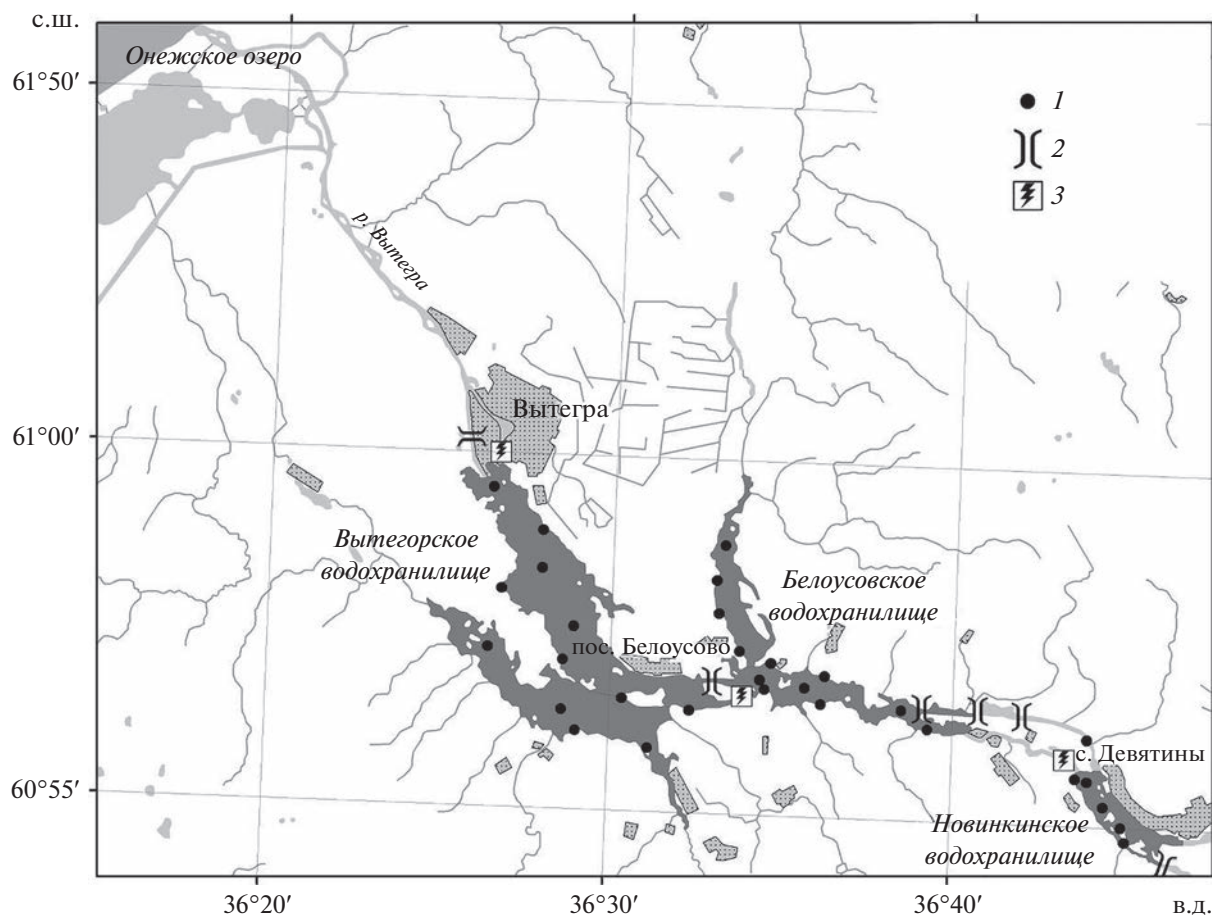


Рис. 1. Карта-схема отбора проб зообентоса по акватории Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ в 2010–2013 гг. 1 – пункты отбора проб, 2 – шлюзы, 3 – ГЭС.

ственных измерений картплоттером Garmin EchoMAP SV с трансдюсером GT40-ТМ. Анализ и визуализацию данных проводили в среде R с использованием библиотек “vegan”, “gdendro”, “ggplot2” и “clustertend”. Тенденцию данных к группировке оценивали с помощью статистики Хопкинса (показатель был 0.35). Кластерный анализ проводили с использованием метрики Брея–Кертиса и метода агломерации Варда. Латинские названия видов приведены по GBIF (2020) (<https://www.gbif.org>).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего в составе зообентоса Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ выявлено 103 вида и таксона более высокого ранга водных беспозвоночных из четырех типов, восьми классов, 16 отрядов, 34 семейств (Доп. мат. табл. S1). Больше всего видов (46) принадлежит отр. Diptera, из них сем. Chironomidae – 43 вида. Также зафиксирован 21 вид Oligochaeta, 13 – Trichoptera, 7 – Mollusca, 6 – Hirudinea, 3 –

Ephemeroptera, 2 – Crustacea, по 1 – Turbellaria, Megaloptera, Lepidoptera. Наиболее высокая встречаемость была у *Limnodrilus hoffmeisteri* (в 47% проб), *Dreissena polymorpha* (28%), *Gmelinoides fasciatus* (26%) и *Cladotanytarsus gr. mancus* (21%).

Кластерный анализ по численности видов на основании индекса Брея–Кертиса (рис. 2) показал, что биотопы водохранилищ разделились на несколько групп. Так, открытая литораль и профундаль выделились в две отдельные группы. Сообщества зарослей оказались наиболее специфичны. На выделение групп станций влияли состав грунтов и наличие/отсутствие зарослей.

Новинкинское водохранилище характеризуется наименьшим видовым богатством – 36 видов. Оно узкое, проходящие суда вызывают большую волновую активность, заросли единичны (табл. 2). Биомасса увеличивается в ряду профундаль – открытая литораль – заросли (табл. 3). Из всех биотопов менее благоприятные условия для зообентоса складываются на открытой литорали, подверженной волновой активности, – здесь отмечены наименьшие численность, видовое богатство и раз-

Таблица 2. Характеристики и доминирующие виды зообентоса основных биотопов

№	Биотоп	H, м	n	Виды макрофитов	Грунты	Доминанты
Новинкинское вдхр.						
1.1	Профундаль	8–10	3	—	Ил	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> — <i>Procladius</i>
1.2	Открытая литораль	0.3–2.0	10	—	Глина, песок, камни	<i>L. hoffmeisteri</i> — <i>Ephemera vulgata</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Lymnaea</i> sp.
1.3	Заросли судоходной части	0.3–2.0	6	<i>Phragmites australis</i> , <i>Glyceria maxima</i> <i>Butomus umbellatus</i> , <i>Fontinalis antipyretica</i>	Глина, песок Глина, песок	<i>Dreissena polymorpha</i> — <i>Helobdella stagnalis</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i>
Белоусовское вдхр.						
2.1	Профундаль	10–12	9	—	Ил	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> — <i>Procladius</i>
2.2	Открытая литораль	0.3–2.0	10	—	Песок, глина	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> — <i>Stictochironomus crassiforceps</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Lymnaea</i> sp.
2.3	Заросли судоходной части	0.3–2.0	13	<i>Phragmites australis</i> <i>Phragmites australis</i> , <i>Glyceria maxima</i> <i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Nuphar lutea</i> <i>Schoenoplectus lacustris</i> <i>Potamogeton lucens</i>	Песок Заиленный песок Глина Песок, глина Глина, заиленный песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> — <i>Stictochironomus crassiforceps</i> <i>Stylaria lacustris</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Ophidonais serpentina</i>
2.4	Разлив р. Нагажма	0.3–2.5	7	<i>Fontinalis antipyretica</i> <i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Typha latifolia</i> <i>Nuphar lutea</i> , <i>Potamogeton lucens</i> <i>Glyceria maxima</i> <i>Fontinalis antipyretica</i>	Камни Заиленный песок Песок, глина Детрит Детрит	<i>Cricotopus</i> sp. — <i>Polypedillum</i> spp. — <i>Stictochironomus crassiforceps</i> <i>Psectrocladius</i> sp. <i>Stictochironomus crassiforceps</i> — <i>Bivalvia</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Dreissena polymorpha</i> — <i>Phryganea bipunctata</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Corynoneura scutellata</i>
Вытегорское вдхр.						
3.1	Профундаль	5–8	7	—	Ил	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> — <i>Procladius</i>
3.2	Открытая литораль	0.3–2.0	6	—	Песок, камни	<i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Bivalvia</i> — <i>Paratanytarsus</i>
3.3	Заросли судоходной части	0.3–2.0	13	<i>Phragmites australis</i> <i>Schoenoplectus lacustris</i> <i>Fontinalis antipyretica</i>	Песок, ил Песок Камни	<i>Dreissena polymorpha</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i>
3.4	Открытая литораль несудоходной части	1.5–4.5	13	—	Заиленный песок, детрит	<i>Dreissena polymorpha</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
3.5	Заросли несудоходной части	0.5–2.5	17	<i>Phragmites australis</i> , <i>Schoenoplectus lacustris</i> , <i>Nuphar lutea</i>	Песок, заиленный песок, детрит	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> — <i>Bivalvia</i>

Примечание. H — глубина станции, n — количество проб, “—” — макрофиты отсутствуют.

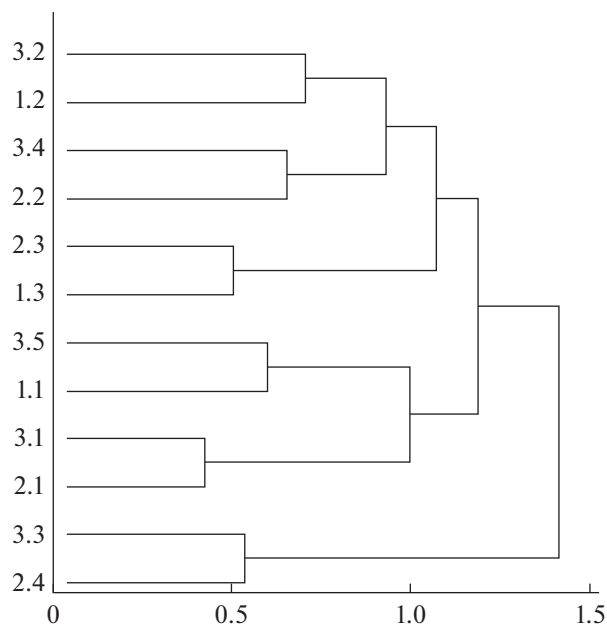


Рис. 2. Кластерный анализ биотопов водохранилищ Вытегорского гидроузла по численности на основании индекса Брея–Кертиса. Описание станций и соответствующие им биотопы (1.1–3.5) приведены в табл. 2.

нообразии зообентоса. Основные сообщества зообентоса разных участков представлены в табл. 2.

Белоусовское водохранилище. Наиболее богатое по количеству видов водохранилище – 71, из них 67 видов отмечено в судоходной части. У него самая извилистая береговая линия – имеется много заливов с зарослями высшей водной растительности. В ряду профундаль – открытая литораль – зарослевая литораль увеличивается численность, биомасса, количество видов в пробе, индекс Шеннона (табл. 3). Среди исследованных водохранилищ в зарослях Белоусовского водохранилища зарегистрировано наибольшее видовое разнообразие зообентоса, а в зарослях *Potamogeton lucens* – наибольшая биомасса (15.5 г/м²). В зарослях разлива р. Тагажма выявлено лишь 25 видов. Количественные показатели, видовое богатство и разнообразие в разливе р. Тагажма ниже, чем в зарослях судоходной части.

Вытегорское водохранилище. Самое крупное по площади. Здесь отмечено 67 видов зообентоса, из них в судоходной части – 44, в несудоходной – 48. Биомасса и видовое разнообразие увеличиваются в ряду профундаль – открытая литораль – заросли (табл. 3). Численность и среднее число видов в пробе в открытой литорали превышает таковые в зарослях. В несудоходной части количественные показатели и видовое разнообразие зообентоса выше, чем в судоходной. За весь период изучения наибольшие значения численности зо-

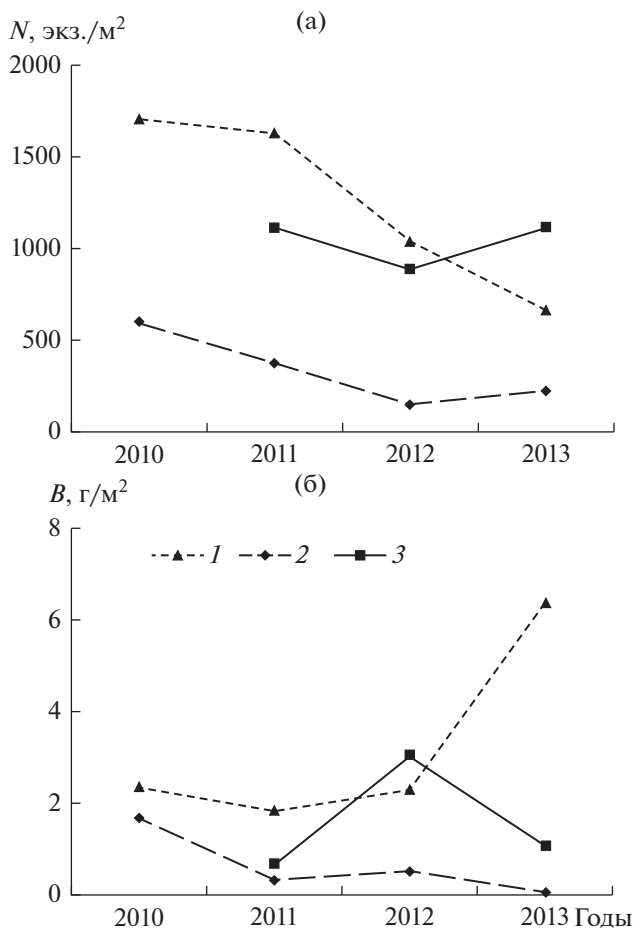


Рис. 3. Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) зообентоса в Вытегорском водохранилище в первой половине июля в зарослях *Nuphar lutea* на илистых грунтах (1), в открытой воде на детритных грунтах (2) и в зарослях *Phragmites australis* на песке (3).

обентоса в несудоходной части водохранилища (в зарослях *Nuphar lutea*) наблюдали в 2010 г. (рис. 3а), максимальную биомассу – в зарослях *N. lutea* в 2013 г. (рис. 3б), когда в пробах было большое количество двусторчатых моллюсков. Численность зообентоса в 2011–2013 гг. сохранялась на одном уровне. Пик биомассы в зарослях *Phragmites australis* приходился на 2012 г., когда в пробах преобладали олигохеты.

В профундали всех водохранилищ представлен комплекс *Limnodrilus hoffmeisteri* – *Procladius*. Сообщества зообентоса литоральных участков во всех водохранилищах различаются в зависимости от состава грунтов и типа зарослей (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Количество видов зообентоса, отмеченных в водохранилищах Вытегорского гидроузла, значительно ниже, чем в Шексинском, Рыбинском,

Таблица 3. Численность (над чертой, тыс. экз./м²), биомасса (под чертой, г/м²), среднее число видов (S) и индекс видового разнообразия Шеннона (H_N, бит/экз.) донных беспозвоночных в рассматриваемых биотопах (1.1–3.5)

Таксон	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	3.5
Моллюски	$\frac{0.1 \pm 0.05}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0.1 \pm 0.02}{0.6 \pm 0.40}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.6 \pm 0.36}$	$\frac{0.01 \pm 0.01}{0.1 \pm 0.02}$	$\frac{0.1 \pm 0.01}{1.1 \pm 0.51}$	$\frac{0.2 \pm 0.07}{1.2 \pm 0.73}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{1.6 \pm 1.04}$	$\frac{0.01 \pm 0.01}{0.1 \pm 0.02}$	$\frac{0.01 \pm 0.01}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0.2 \pm 0.08}{4.1 \pm 2.59}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{5.6 \pm 4.84}$	$\frac{0.2 \pm 0.08}{2.8 \pm 1.09}$
Олигохеты	$\frac{0.4 \pm 0.13}{0.4 \pm 0.16}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.1 \pm 0.05}$	$\frac{0.6 \pm 0.50}{0.6 \pm 0.95}$	$\frac{0.1 \pm 0.05}{0.3 \pm 0.12}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{0.1 \pm 0.12}$	$\frac{0.6 \pm 0.15}{0.3 \pm 0.17}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.3 \pm 0.26}$	$\frac{0.1 \pm 0.1}{0.9 \pm 0.85}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{0.1 \pm 0.08}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.3 \pm 0.18}$	$\frac{0.1 \pm 0.05}{0.5 \pm 0.24}$	$\frac{0.4 \pm 0.14}{0.5 \pm 0.16}$
Амфи- поды	0	$\frac{0.2 \pm 0.16}{0.2 \pm 0.17}$	$\frac{0.1 \pm 0.12}{0.4 \pm 0.28}$	0	$\frac{0.1 \pm 0.02}{0.1 \pm 0.06}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.1 \pm 0.06}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.1 \pm 0.15}$	0	$\frac{0.6 \pm 0.37}{2.1 \pm 1.35}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{0.1 \pm 0.05}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{0.1 \pm 0.07}$	$\frac{0.01 \pm 0.01}{0.1 \pm 0.05}$
Хироно- миды	$\frac{0.4 \pm 0.11}{0.2 \pm 0.08}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.1 \pm 0.02}$	$\frac{1.3 \pm 0.83}{0.8 \pm 0.66}$	$\frac{0.2 \pm 0.08}{0.3 \pm 0.09}$	$\frac{0.4 \pm 0.13}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0.9 \pm 0.28}{0.6 \pm 0.29}$	$\frac{0.6 \pm 0.17}{0.6 \pm 0.2}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.1 \pm 0.02}$	$\frac{0.2 \pm 0.1}{0.1 \pm 0.06}$	$\frac{0.3 \pm 0.13}{0.3 \pm 0.08}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.2 \pm 0.08}$	$\frac{0.5 \pm 0.24}{0.4 \pm 0.16}$
Прочие	0	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.5 \pm 0.44}$	$\frac{0.1 \pm 0.12}{2.9 \pm 2.42}$	0	0	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.4 \pm 0.3}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{1.8 \pm 1.6}$	0	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.3 \pm 0.2}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.1 \pm 0.03}$	0	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.5 \pm 0.34}$
Всего	$\frac{0.9 \pm 0.11}{0.7 \pm 0.15}$	$\frac{0.6 \pm 0.18}{1.6 \pm 0.7}$	$\frac{2.2 \pm 1.7}{5.3 \pm 4.14}$	$\frac{0.31 \pm 0.11}{0.7 \pm 0.13}$	$\frac{0.7 \pm 0.16}{1.4 \pm 0.67}$	$\frac{1.9 \pm 0.31}{2.6 \pm 1.04}$	$\frac{1.0 \pm 0.16}{4.4 \pm 2.46}$	$\frac{0.3 \pm 0.11}{1.1 \pm 0.85}$	$\frac{1.01 \pm 0.51}{2.7 \pm 1.11}$	$\frac{0.8 \pm 0.15}{4.9 \pm 1.77}$	$\frac{0.4 \pm 0.11}{6.4 \pm 4.79}$	$\frac{1.21 \pm 0.33}{5.3 \pm 1.27}$
S	5 ± 1.52	4.6 ± 0.67	8.2 ± 1.77	3.4 ± 0.43	6.5 ± 1.43	9.5 ± 1.22	7 ± 0.86	3 ± 1	7 ± 2.27	6.2 ± 0.73	5 ± 1.31	7.8 ± 1.49
H _N	1.3 ± 0.36	1.2 ± 0.2	1.6 ± 0.29	1 ± 0.17	1.2 ± 0.14	1.7 ± 0.13	1.5 ± 0.2	0.9 ± 0.36	1.1 ± 0.34	1.4 ± 0.14	1.4 ± 0.22	1.6 ± 0.15

Таблица 4. Основные абиотические характеристики и показатели зообентоса исследованных водохранилищ и крупных озер и водохранилищ Верхневолжского бассейна

Водоем	S, км ²	N	Биомасса, г/м ²			
			П	ОЛ	З	средняя
Вытегорское вдхр. (данные авторов)	18.2	67	0.7	1.6	5.3	3.7
Белоусовское вдхр. (данные авторов)	6.7	71	0.7	1.4	3.9	3.2
Новинкинское вдхр. (данные авторов)	2.7	36	1.1	4.5	5.1	3.2
Шекснинское вдхр. Белое озеро (Слепухина, Выголова, 1981 с дополнениями авторов)	1284	180	9.2	4.5	7.1	6.2
Речная часть Шекснинского вдхр. (Выголова, 1979 с дополнениями авторов)	381	173	2.1	2.9	5.1	3.6
оз. Воже (Ивичева, Филоненко, 2015)	416	185	1.3	1.0	2.8	2.2
оз. Тудозеро (данные авторов)	12.6	65	0.3	1.0	2.1	1.7
оз. Ковжское (данные авторов)	65.2	57	0.3	0.3	1.3	0.9
Рыбинское вдхр. (Мордухай-Болтовской, 1972; Щербина, 2002; Перова, 2012; Перова, Щербина, 2018)	4550	500	22.2	6.1	—	5.8
Иваньковское вдхр. (Мордухай-Болтовской, 1978а, 1978б)	327	256	13.5	1.8	5.5	4.5
Выгозерское вдхр. (Соколова, 1978)	1143	99	0.9	0.4	—	0.5

Примечание. S — площадь, N — число видов, П — профундаль, ОЛ — открытая литораль, З — заросли, “—” — данные отсутствуют.

Иваньковском водохранилищах и оз. Воже (табл. 4). Это, отчасти, обусловлено меньшей изученностью Вытегорского, Белоусовского и Новинкинского водохранилищ и их небольшой площадью, подтверждая идею А.Ф. Алимова с соавт. (2013) об увеличении количества видов гидробионтов вместе с размерами водоемов и уменьшением широтности. Так, в расположенном севернее крупном Выгозерском водохранилище найдено приблизительно столько же видов, сколько и в водохранилищах Вытегорского узла вместе взятых (табл. 4). По имеющимся данным, видовое богатство донной фауны Вытегорского и Белоусовского водохранилищ можно сравнить с малыми озерами Ковжское и Тудозеро (табл. 4) и со сходным по размерам Гилевским водохранилищем (57 видов) (Безматерных, Крылова, 2016). Зависимость числа видов от размеров Волжских водохранилищ представлена также в работе (Перова и др., 2018).

По-видимому, определяющий фактор низких количественных показателей зообентоса в водохранилищах Вытегорского гидроузла — дефицит суммы тепла, необходимый для развития бентобиоты. Средняя биомасса зообентоса водохранилищ Вытегорского гидроузла в ~1.5 раза ниже, чем в Шекснинском, Рыбинском и Иваньковском водохранилищах, в ~4 раза выше, чем в Выгозерском водохранилище (табл. 4), и сопоставима с таковой в Новосибирском водохранилище (2–3 г/м²), расположенном в более континентальном климате (Яныгина, 2011). Биомасса зообентоса в водохранилищах снижается с увеличе-

нием широтности. Биомасса в профундали Вытегорского, Белоусовского и Новинкинского водохранилищ ~20 раз ниже, чем в Рыбинском, в ~10 раз ниже, чем в Шекснинском и Иваньковском водохранилищах, и примерно равна таковой в Выгозерском водохранилище (табл. 4). При этом, в изученных нами водохранилищах биомасса зообентоса выше, чем в расположенных на той же широте озерах Воже, Ковжское, Тудозеро. Согласно шкале С.П. Китаева (2007) по биомассе зообентоса, озера Воже и Тудозеро относятся к олиготрофным, Ковжское — к ультраолиготрофным, исследованные нами водохранилища — к α-мезотрофным.

Доминирующий комплекс на илах водохранилищ Вытегорского гидроузла беднее, чем в Шекснинском (Баканов, 2002) и Рыбинском водохранилищах (Щербина, 2002; Перова, Щербина, 2018). Для водохранилищ Вытегорского гидроузла характерно отсутствие в составе доминантов *Chironomus* sp., который широко распространен в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах. Как и во всех водохранилищах волжского каскада (Перова и др., 2018), в водохранилищах Вытегорского гидроузла широко распространен инвазионный вид амфипод *Gmelinoides fasciatus*. Другой широко распространенный вид *Dreissena polymorpha*, в отличие от волжских водохранилищ (Перова и др., 2018), встречается только в литорали и не участвует в образовании ракушечниковых грунтов в профундали. Других инвазионных видов зообентоса в изученных водохранилищах не выявля-

но, что, возможно, связано с их северным расположением.

В изученных нами водохранилищах наибольшие количественные показатели летнего зообентоса отмечены в аномально жарком 2010 г. Летом и осенью этого года зарегистрированы очень высокие количественные показатели в озерах Белое (Ивичева, Филоненко, 2011) и Воже (Ивичева, Филоненко, 2015). В то же время, в Рыбинском водохранилище, расположенном южнее, аномально высокие температуры 2010 г. негативно повлияли на сообщества зообентоса (Перова, 2019). Наиболее высокое обилие зообентоса в Вытегорском, Белоусовском и Новинкинском водохранилищах, наблюдавшееся жарким летом 2010 г., связано с их северным местонахождением.

Бедность бентоса исследованных водохранилищ, по сравнению с расположенными в южных широтах, вероятно, обусловлена низкими показателями температуры воды. Значительная часть аборигенного состава зообентоса представлена амфибиотическими членистоногими, жизненный цикл которых заметно удлиняется с уменьшением эффективных температур, а количество генераций за сезон сокращается. По этой же причине экстремально высокие летние температуры, на фоне искусственно-стабильного уровня воды, благоприятны для зообентоса водохранилищ Вытегорского гидроузла. Некоторые процессы эксплуатации воднотранспортной системы также положительно влияют на состояние некоторых групп зообентоса. Органическое загрязнение от проплывающих судов и инфраструктуры канала, проявляющееся в накоплении мощных черных илов вдоль фарватера, приводит к росту количества тубифицид, а техногенные субстраты формируют несвойственные для водоемов региона биотопы обитания инвазионных видов — дрейсены и байкальской амфиподы.

Выводы. Впервые за все время существования приведены данные о таксономическом составе и количественных характеристиках зообентоса водохранилищ Вытегорского гидроузла. Выявлено 103 вида и таксона более высокого ранга. Видовое богатство, разнообразие и биомасса зообентоса в Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах увеличивается в ряду профундаль—открытая литораль—зарослевая литораль. Наибольшее число видов, видовое разнообразие и биомасса отмечены в зарослевой литорали Белоусовского водохранилища. Видовое богатство зообентоса всех трех изученных водохранилищ ниже, чем в крупных Шекснинском, Рыбинском и Ивановском водохранилищах и оз. Воже и сопоставимо с малыми озерами, расположенными на той же широте. По биомассе зообентоса водохранилища Вытегорского гидроузла уступают верхневолжским водохранилищам, но превосхо-

дят расположенное севернее Вытегорское водохранилище и олиготрофные озера на той же широте. По-видимому, основная причина низких количественных показателей зообентоса в водохранилищах Вытегорского гидроузла — малые суммы тепла за вегетационный сезон.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru> и доступен по ссылке <https://doi.org/10.31857/S0320965223020109>.

Табл. S1. Распределение видов зообентоса по биотопам в Новинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Вологодского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбных ресурсов и океанографии М.Я. Борисову, В.Л. Зайцевой, А.С. Комаровой, Е.В. Лобуничевой, Н.Ю. Тропину, Е.В. Угрюмовой, А.Е. Шиловой за участие в сборе полевого материала, сотруднику Института биологии внутренних вод РАН Д.А. Филиппову за помощь в сборе материала и участие в обсуждении статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Всероссийского научно-исследовательского института рыбных ресурсов и океанографии № 076-00002-21-01.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. Санкт-Петербург: Наука.
- Атлас единой глубоководной системы Европейской части РФ. Т. 3. Ч. 2. Волго-Балтийский водный путь. От Онежского озера до Рыбинского водохранилища. 2004. Москва: Росречфлот.
- Баканов А.И. 2002. Зообентос // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Ярослав. гос.-техн. ун-т. С. 165.
- Безматерных Д.М., Крылова Е.Н. 2016. Макрозообентос Гилевского водохранилища и примыкающих к нему участков реки Аллей (Алтайский край) // Биология внутр. вод. № 2. С. 56. <https://doi.org/10.7868/S0320965216020030>
- Выголова О.В. 1979. Макрозообентос Череповецкого водохранилища, его продукция и потребление рыбами: Дис. ... канд. биол. наук. Вологда.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. 2015. Зообентос озера Воже // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 17. № 4—4. С. 705.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. 2011. Многолетние изменения в бентосных сообществах Белого озера Во-

- логодской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XVIII Всерос. молодежной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 4–8 апреля 2011 г.). Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН. С. 93.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Кудрин В.П. 1982. Донные отложения Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 55. С. 57.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1972. Зообентос // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Ленинград: Наука. С. 193.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1978а. Зообентос // Ивановское водохранилище и его жизнь. Ленинград: Наука. С. 197.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1978б. Фауна прибрежной зоны // Ивановское водохранилище и его жизнь. Ленинград: Наука. С. 210.
- Перова С.Н. 2012. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. № 2. С. 45.
- Перова С.Н. 2019. Изменения структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в условиях повышения температуры // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 2. С. 44.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219040296>
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. 2018. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 82(85). С. 52.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10012>
- Перова С.Н., Шербина Г.Х. 2018. Макрозообентос // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина. Москва: РАН. С. 242.
- Поддубная Т.Л. 1966. О донной фауне Череповецкого водохранилища в первые два года его существования // Планктон и бентос внутренних водоемов. Москва: Наука. С. 21.
- Слепухина Т.Д., Выголова О.В. 1981. Зообентос // Гидробиология и донные отложения озера Белого. Ленинград: Наука. С. 215.
- Соколова В.А. 1978. Донная фауна Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Карельск. филиал АН СССР. С. 89.
- Филенко Р.А. 1966. Реки Вологодской области. Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та.
- Филиппов Д.А. 2010. Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель). Вологда: Изд-во “Сад-Огород”.
- Шербина Г.Х. 2002. Структура и функционирование биоценозов донных макробеспозвоночных верхневолжских водохранилищ // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос.-техн. ун-та. С. 121.
- Яныгина Л.В. 2011. Современное состояние и многолетняя динамика зообентоса Новосибирского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 65.
- GBIF.org (2020), GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [20 January 2020].

Present State of Zoobenthos in Small Reservoirs of Northern Slope Baltic-Caspian Watershed of Volgo-Baltic Water Way

K. N. Ivicheva^{1, *} and I. V. Filonenko¹

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vologda Department, Vologda, Russia

*e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

In 2010–2013 first investigation of benthic fauna in Novinkinskiy, Belousovskiy and Vytegorskiy water reservoirs were carried out. Totally 103 species of zoobenthos were found. Increase of abundance, species richness and diversity in range profundal–open littoral–thicket littoral was recorded. In profundal of all reservoirs was found complex of species *Limnodrilus hoffmeisteri* – *Procladius*. In littoral structure of zoobenthos communities depended from type of substrate and thicket species. Maximum abundance of zoobenthos was recorded in anomaly hot 2010. In comparison with located to the south Volga reservoirs, Novinkinskiy, Belousovskiy Vytegorskiy reservoirs characterized low abundance and species richness.

Keywords: zoobenthos, aquatic macroinvertebrates, reservoirs, species richness, Vologda region

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5

ОСОБЕННОСТИ ЗООБЕНТОСА МЕЗОГУМУСНЫХ ОЗЕР РЕСПУБЛИКИ
КАРЕЛИЯ, НАХОДЯЩИХСЯ В ЕСТЕСТВЕННОМ СОСТОЯНИИ

© 2023 г. Е. С. Савосин^а, *, Д. С. Савосин^а

^аИнститут биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия

*e-mail: szhenya@list.ru

Поступила в редакцию 22.04.2022 г.

После доработки 21.08.2022 г.

Принята к публикации 23.08.2022 г.

Представлены результаты исследований современного состояния сообществ зообентоса озер Суккозеро и Гимольское, расположенных в западной части Республики Карелия (Муезерский р-н). В условиях высокой цветности и низкой минерализации вод формируются сообщества с преобладанием личинок хирономид, ручейников, поденок и малощетинковых червей. Биомасса и численность зообентоса в 2017–2018 гг. варьировали в пределах 0.41–0.75 г/м² и 315–685 экз./м² в оз. Суккозеро и 0.41–0.93 г/м² и 220–346 экз./м² в оз. Гимольское, соответственно. Наибольшие значения численности и биомассы отмечены в биотопах илистых грунтов (зарослевой литорали и профундали), наименьшие – в биотопе песчаной литорали. По уровню количественного развития зообентоса оз. Суккозеро относится к олиготрофным водоемам, оз. Гимольское – к мезотрофным. Показано, что низкая минерализация и высокое содержание гумуса могут влиять на показатели биотических индексов оценки качества вод (индекса Майера, олигохетного, сапробности, хирономидного) и искажать оценку реального органического загрязнения.

Ключевые слова: мониторинг, пресноводная экосистема, зообентос, численность, биомасса, трофический статус

DOI: 10.31857/S0320965223020213, **EDN:** BUILCA

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время многие водоемы испытывают усиливающееся антропогенное влияние (Solomon et al., 2015; Теканова и др., 2021). Наблюдаемые изменения климата дополнительно усиливают негативные процессы, протекающие в водных экосистемах (Roberts et al., 2017; Kendrick et al., 2018; Kalinkina et al., 2020). Оценка современного состояния всех элементов биоты, изучение видового состава, количественных характеристик биоценозов, в частности, донной фауны – актуальная задача в решении проблемы сохранения биоразнообразия, важнейшего показателя состояния экосистемы (Sala et al., 2000; Meltofte, 2013). Видовой состав и разнообразие сообществ макрозообентоса, соотношение основных таксономических групп, структура доминирующих видов широко используются для биоиндикации и мониторинга водных экосистем (Алимов и др., 1997; Баканов, 2000). Макрозообентос служит одним из звеньев водных экосистем, которые отслеживают в рамках экологического мониторинга, проводимого на водоемах Карелии долгое время (Озера..., 2013). При изучении карельских водоемов основные направления работ – их инвентаризация, ис-

следование структуры и закономерностей формирования разнообразия сообществ гидробионтов на основе систематизации сведений, накопленных за многолетний период (Китаев, 2007; Озера..., 2013; Куликова, Рябинкин, 2015). К настоящему времени достаточно хорошо изучены большие по площади водоемы, однако средние и малые значительно слабее (Инвентаризация..., 2001; Стерлигова и др., 2002; Лукин и др., 2008; Калинкина, Белкина, 2018).

Учитывая сложившиеся условия многофакторного воздействия на водные экосистемы, актуально исследование пресноводных водоемов, относящихся к малоподверженным влиянию хозяйственной деятельности человека.

Настоящая работа посвящена изучению особенностей донного биоценоза двух озер бореальной зоны, находящихся в естественном состоянии. В рамках данного исследования предполагается выявить особенности озерных экосистем, не испытывающих существенного антропогенного пресса и имеющих общие для большинства водоемов Карелии характеристики водной среды.

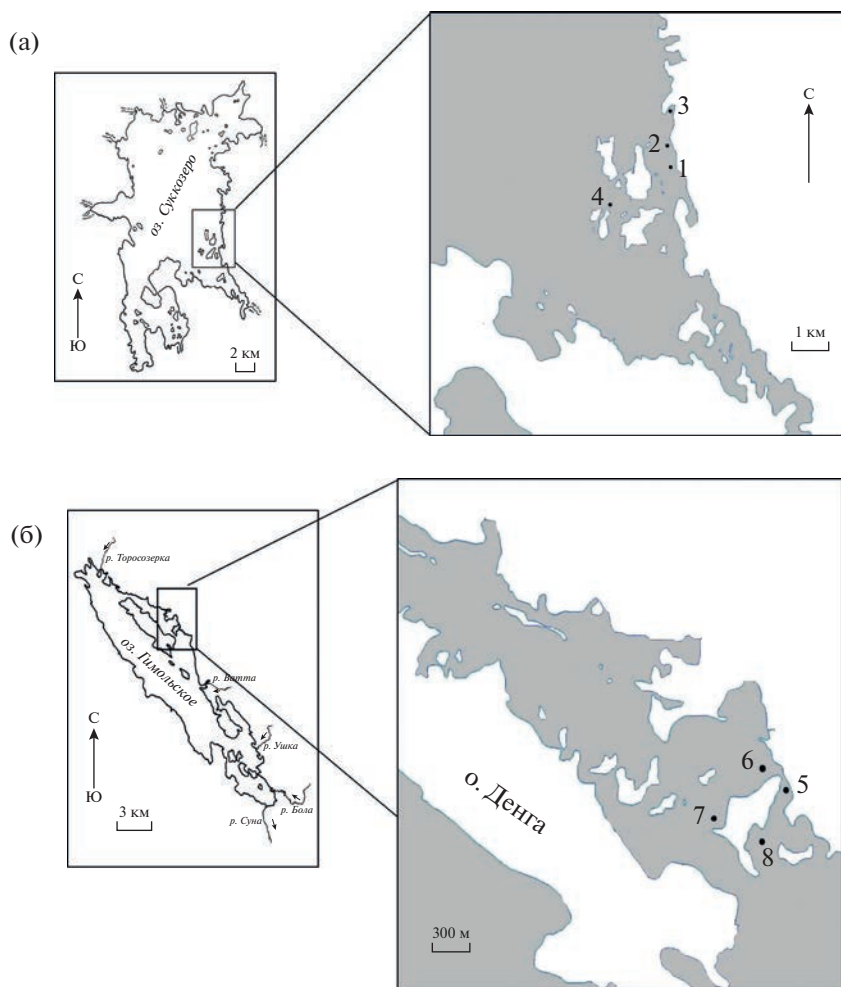


Рис. 1. Карта-схема станций: а — на оз. Суккозеро ($63^{\circ}00'$ с.ш., $32^{\circ}19'$ в.д.); б — на оз. Гимольское ($63^{\circ}11'$ с.ш., $32^{\circ}15'$ в.д.). 1–8 — номера станций.

Цель работы — оценить особенности донных сообществ озер, находящихся в ненарушенном состоянии, для формирования основ экологического мониторинга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основой работы послужили собственные сборы авторов в осенний период 2017–2018 гг. на озерах Суккозеро ($63^{\circ}11'$ с.ш., $32^{\circ}15'$ в.д.) и Гимольское ($63^{\circ}00'$ с.ш., $32^{\circ}19'$ в.д.), а также литературные данные. Водоемы имеют ледниковое происхождение и принадлежат бассейну р. Суна (бассейн Онежского озера), расположены в Муезерском р-не (западная Карелия).

Из-за слабой заселенности водосборной площади, отсутствия крупных промышленных предприятий и рыболовных ферм озера находятся в естественном природном состоянии. Они территориально относятся к Зеленому поясу Фенноскандии, что дополнительно увеличивает их

значимость для сохранения биоразнообразия водных экосистем (Зеленый..., 2014).

Озеро Суккозеро имеет прямоугольную форму с вытянутыми в стороны заливами, ориентирован с севера на юг (рис. 1а). В озеро впадает р. Сулос и 13 ручьев, вытекает р. Суккозерка, впадающая в Гимольское озеро. Озеро неглубокое, дно неровное, имеются редкие впадины и поднятия, образующие ямы и подводные луды (Озера..., 2013).

Озеро Гимольское вытянуто с северо-запада на юго-восток, водосборная площадь составляет 35% всей площади бассейна р. Суна (рис. 1б). По происхождению озерной котловины оз. Гимольское относится к ледниковому, запрудно-речному типу. В водоем впадает пять притоков: в северной части — р. Торосозерка, в северо-западной — р. Вотта, с юга — р. Бола, и два притока длиной <10 км (Грицевская, 1958).

Основные гидрологические показатели исследованных водоемов представлены в табл. 1. Химический состав вод формируется под влиянием

Таблица 1. Основные гидрологические показатели водоемов

Показатель	оз. Суккозеро	оз. Гимольское
Высота над уровнем моря, м	176	164
Площадь водосбора, км ²	315	2590
Площадь озера, км ²	37.0	80.5
Наибольшая длина, км	12.7	25.3
Наибольшая ширина, км	6.0	5.6
Число островов	130	83
Средняя глубина, м	5	3.3
Максимальная глубина, м	28	30.0
Коэффициент условного водообмена	0.57	3.50

Таблица 2. Средние значения гидрохимических показателей исследуемых озер в 2009 г. (по: (Озера ..., 2013))

Показатель	оз. Суккозеро	оз. Гимольское
Минерализация, мг/л	9	9
Цветность, град	57	54
Перманганатная окисляемость, мг О/л	10.0	9.2
Фосфор (мин), мг/л	0.001	0.001
Фосфор (общ.), мг/л	0.01	0.012
N-NH ₄ , мг/л	0.05	0.04
N-NO ₃ , мг/л	0.02	<0.01
N (орг.), мг/л	0.22	0.35
O ₂ , % насыщения	84–94	61–102
CO ₂ , мг/л	1.9–7.7	1.8–15.9
pH	6.0–7.1	6.1–7.2

поверхностного и подземного стоков с водосборов и развивающихся в них внутренних процессов (табл. 2). Озера отличаются низкой минерализацией, высокой цветностью, повышенной перманганатной окисляемостью в связи с поступлением большого количества органического вещества гумусового происхождения. Такой химический состав вод характерен для многих озер Республики Карелия (Озера..., 2013).

Донные отложения представлены в основном илами, глинистыми илами и глиной. Цвет ила серый, серо-зеленый. Рудные отложения отмечены во всех озерах в виде корок, гороха и наилок. Высшая водная растительность в обоих озерах развита слабо. Массовые виды – тростник обыкновенный, камыш озерный, рдест, хвощ, кубышка, осоки. Степень зарастания в Суккозере достигает 16%, в оз. Гимольское – 0.6%.

Всего собрано и обработано 38 проб зообентоса на восьми станциях – на оз. Суккозере 17 проб на четырех станциях, на оз. Гимольское – 21 проба на четырех станциях (рис. 1, табл. 3).

Сетка станций обусловлена характером распределения глубин (>95% площади исследованных водоемов приходится на глубины 0–10 м) и стремлением изучить основные биотопы. Гидробиологические исследования озер Суккозеро и Гимольское в более ранние годы (Зыков, 1948; Правдин, 1956) проводили в прибрежных районах на сопоставимых глубинах и биотопах.

Пробы зообентоса отбирали дночерпателем с площадью захвата 0.025 м², по два подъема на пробу. Грунт промывали с помощью сита (размер ячеек 0.5 мм), полученный материал фиксировали 8%-ным раствором формалина. Камеральную обработку проводили в лаборатории с помощью бинокулярного микроскопа, беспозвоночных сортировали по таксономическим группам и взвешивали с точностью 0.1 мг. Виды определяли с использованием современных руководств (Wiederholm, 1983; Нарчук, 1999; Определитель..., 2001; Timm, 2009; Определитель..., 2016). Названия видов приведены на основе базы данных Fauna Europea (De Jong et al., 2014). К доминантам относили виды, достигающие по численности

Таблица 3. Характеристика гидробиологического материала озер Суккозеро и Гимольское в 2017 г. и 2018 г.

Станция	Координаты	<i>h</i> , м	Тип грунта	Биотоп	Число проб	Дата сбора
оз. Суккозеро						
1	63.166 с.ш., 32.268 в.д.	3—4	Песок, детрит	Песчаная литораль	1	23.09.2017
					2	06.10.2018
2	63.171 с.ш., 32.279 в.д.	3—4	Ил, детрит, кора	Илистая лито- раль	1	23.09.2017
					5	06.10.2018
3	63.165 с.ш., 32.283 в.д.	2	Ил	Зарослевая литораль	1	23.09.2017
					4	06.10.2018
4	63.175 с.ш., 32.279 в.д.	10	Ил, руда	Профундаль	1	23.09.2017
					2	06.10.2018
оз. Гимольское						
5	63.028 с.ш., 32.331 в.д.	2	Каменисто- песчаный	Каменистая литораль	2	17.09.2017
					2	05.10.2018
6	63.027 с.ш., 32.339 в.д.	2	Глина, детрит	Зарослевая литораль	2	17.09.2017
					2	05.10.2018
7	63.029 с.ш., 32.331 в.д.	8	Ил, глина	Профундаль	2	17.09.2017
					4	05.10.2018
8	63.029 с.ш., 32.337 в.д.	2	Песок	Песчаная литораль	3	17.09.2017
					4	05.10.2018

Примечание: *h* – глубина.

>15%, к субдоминантам – >5%. Статистический анализ проводили с помощью программ обработки данных Past, Excel (Hammer et al., 2001).

Для оценки экологического качества вод применяли методики Пантле–Букк (в модификации Сладечека), Майера (М), Гуднайта–Уитлея (Введение..., 2019), Е.В. Балускиной (Балускина, 1987, 1997), с использованием видов-индикаторов зообентоса определяли сапробность (Sládeček, 1973). Индекс Шеннона (H) рассчитывали по формуле: $H = -\sum p_i \ln p_i$, где p_i – доля особей (или биомассы) *i*-го вида (Мэгарран, 1992). В качестве меры доминирования, оценивающей обилие самых обычных видов, а не видовое богатство, использовали индекс доминирования Симпсона (D), который рассчитывали по формуле $D = \sum p_i^2$, где p_i – доля особей *i*-го вида (Мэгарран, 1992).

Трофический статус водоема определяли по шкале С.П. Китаева (Китаев, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В сентябре–октябре 2017–2018 гг. фауну донных беспозвоночных исследованных озер представляли личинки хирономид, ручейников, поде-нок, малошетиновые черви и моллюски.

Структура доминирующих видов представлена в табл. 4.

Средняя численность бентоса оз. Суккозеро достигала 315 экз./м² при биомассе 0.41 г/м² в 2017 г. и 685 экз./м² при биомассе 0.75 г/м² в 2018 г. По показателям обилия преобладали личинки хирономид (табл. 5) – доминировали *Tanytarsus* sp. и *Procladius* sp.

Средняя численность бентоса оз. Гимольское достигала 346 экз./м² при биомассе 0.93 г/м² в 2017 г. (Савосин, Кучко, 2018) и 220 экз./м² при биомассе 0.41 г/м² в 2018 г. Для сравнения средняя численность бентоса оз. Гимольское в 1948 г. достигала 550 экз./м² при биомассе 1.88 г/м² (Соколова, 1959). По частоте встречаемости в пробе преобладали личинки хирономид (табл. 5), доминировали *Tanytarsus* sp., *Procladius* sp., *Polypedilum* sp.

Оценка обилия макрозообентоса на восьми станциях показала, что наибольшие величины биомассы были в зарослевой литорали оз. Суккозеро (ст. 3), и в профундали с илистым грунтом оз. Гимольское (ст. 8), наименьшие – в зоне песчаной литорали обоих озер (табл. 6).

Для каждого водоема выявлено один–два вида-доминанта и несколько субдоминантов в зависимости от биотопа. Представители *Procladius* sp. преобладали и в Суккозере, и в оз. Гимольское,

Таблица 4. Таксономический состав макрозообентоса оз. Суккозеро и оз. Гимольское в 2017 г. и 2018 г.

Таксон	оз. Суккозеро				оз. Гимольское			
	Станция							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Oligochaeta								
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller)	—		+	—	—	—	—	—
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen	—	++	++	—	—	—	—	—
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)	—	++	++	—	—	—	—	+
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede	—	—	—	—	—	+	++	++
Bivalvia								
<i>Pisidium</i> sp.	++	++	++	—	—	—	—	—
Nematoda	—	++	+	—	+	—	+	+
Ephemeroptera								
<i>Ephemera vulgata</i> Linnaeus	—	—	+	—	—	+	—	—
Megaloptera								
<i>Sialis morio</i> Klingstedt	—	—	+	—	—	—	—	—
Trichoptera								
<i>Cyrnus flavidus</i> McLachlan	—	—	++	—	—	—	—	+
<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur)	—	—	—	—	++	++	—	—
<i>Oecetis ochracea</i> (Curtis)	—	—	++	—	—	—	—	—
Ceratopogonidae								
<i>Bezzia</i> sp.	—	—	+	—	—	—	—	++
Chaoboridae								
<i>Chaoborus flavicans</i> Meigen	—	—	—	—	—	—	+	—
Chironomidae								
<i>Ablabesmyia</i> sp.	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>Chironomus</i> sp.	—	++	—	—	—	—	+++	—
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	++	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cladopelma lateralis</i> (Goetghebuer)	—	—	—	—	—	++	—	—
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker)	++	+++	++	++	—	—	++	++
<i>Corynocera ambigua</i> Zetterstedt	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> (Kieffer)	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Harnischia curtilamellata</i> Malloch	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Heterotanytarsus apicalis</i> (Kieffer)	++	—	—	—	—	—	—	—
<i>Microtendipes pedellus</i> (DeGeer)	—	—	+++	—	—	—	—	+++
<i>Polypedilum nubifer</i> Skuse	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>P. nubeculosum</i> (Meigen)	—	++	—	+++	—	—	—	++
<i>P. pedestre</i> (Meigen)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Procladius</i> sp.	+++	+++	+++	++	+++	+++	+++	+++
<i>Psectrocladius</i> sp.	—	—	++	—	++	—	—	+
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer)	—	—	—	—	—	—	—	++
<i>Tanytarsus</i> sp.	++	++	+++	—	—	—	—	—

Примечание. “+++” — доминант по численности, “++” — субдоминант, “+” — единичные находки, “—” — отсутствие вида.

Таблица 5. Численность (N) и биомасса (B) основных таксономических групп и их вклад (%) в общие количественные показатели зообентоса оз. Суккозеро и оз. Гимольское

Таксон	N , экз./м ²			N , %			B , г/м ²			B , %		
	2009	2017	2018	2009	2017	2018	2009	2017	2018	2009	2017	2018
оз. Суккозеро												
Chironomidae	89	90	396	8	29	58	0.14	0.10	0.30	8	24	40
Oligochaeta	664	100	396	60	32	11	0.76	0.10	0.11	45	24	15
Mollusca	343	45	73	31	14	10	0.78	0.11	0.14	46	28	19
Другие	11	80	70	1	25	21	0.01	0.10	0.20	1	24	26
Всего	1107	315	146	100	100	100	1.69	0.41	0.75	100	100	100
оз. Гимольское												
Chironomidae	268	242	153	14	70	70	0.95	0.51	0.17	22	55	41
Oligochaeta	1550	80	27	81	23	12	3.06	0.08	0.06	71	9	15
Mollusca	96	0	0	5	0	0	0.30	0.00	0.00	7	0	0
Другие	0	24	40	0	7	18	0.00	0.34	0.18	0	36	44
Всего	1914	346	220	100	100	100	4.31	0.93	0.41	100	100	100

Примечание. Для сравнения средняя численность бентоса оз. Гимольское в 1948 г. достигала 550 экз./м² при биомассе 1.88 г/м² (Соколова, 1959). Данные за 2009 г. — по (Озера..., 2013).

второстепенную роль играли *Tanytarsus* sp., *Poly-pedilum* sp. и *Cryptochironomus* sp. Другие таксоны не имели значимой численности, их “удельный вес” в структуре донного сообщества был невелик. Количественные показатели зообентоса основных биотопов исследованных водоемов возрастали на мягких грунтах в условиях небольших глубин и повышенной органики (табл. 7).

Согласно полученным значениям индекса Майера ($M = 9$), оба водоема относятся к четвертому классу качества (α -мезосапробный), по оли-

гохетному индексу (OI) — ко второму—третьему классу качества, индекс сапробности Пантиле—Букка позволяет отнести водоемы к α -мезосапробным.

Хирономидный индекс обоих озер соответствует умеренно-загрязненным водоемам, для оз. Гимольское $K = 1.74$, для Суккозера — $K = 1.77$ (табл. 8). Полученные значения индексов Шеннона и Симпсона свидетельствуют, что наибольшее видовое разнообразие характерно для зарослевой литорали Суккозера и песчаной литорали оз. Гимольское, более однородное сообщество зообентоса с незначительным количеством видов — для профундальной зоны Суккозера и прибойной каменистой литорали оз. Гимольское соответственно.

По уровню количественного развития зообентоса оз. Гимольское относится к мезотрофным водоемам, оз. Суккозеро — к олиготрофным.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Оба изученных водоема — мезогумусные слабкокислые водные объекты с повышенной цветностью и низкой минерализацией. Для таких озер характерна более значительная роль представителей хирономид в сообществе макрозообентоса, а для водоемов с низким уровнем гумуса отмечают преобладание Ephemeroptera и Plecoptera и отсутствие представителей Trichoptera и Amphipoda в водоемах с высоким содержанием органического вещества (Kesti et al., 2021). В течение последних десятилетий во многих регионах северного полушария наблюдают повышение концентрации

Таблица 6. Показатели обилия основных таксонов макрозообентоса оз. Суккозеро (ст. 1–4) и оз. Гимольское (ст. 5–8) в 2017 и 2018 гг.

Таксон	Станция							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Chironomidae	<u>100</u> 0.01	<u>90</u> 0.03	<u>633</u> 0.41	<u>30</u> 0.08	<u>70</u> 0.04	<u>130</u> 0.16	<u>33</u> 0.39	<u>268</u> 0.18
Oligochaeta	—	<u>70</u> 0.08	<u>93</u> 0.11	—	<u>80</u> 0.02	<u>20</u> 0.01	<u>40</u> 0.13	<u>33</u> 0.02
Mollusca	<u>40</u> 0.01	<u>55</u> 0.09	<u>60</u> 0.13	<u>20</u> 0.04	—	—	—	—
Другие	—	<u>125</u> 0.14	<u>153</u> 0.30	—	<u>130</u> 0.17	<u>60</u> 0.23	<u>50</u> 0.13	<u>100</u> 0.11
Всего	<u>140</u> 0.02	<u>340</u> 0.34	<u>939</u> 0.95	<u>50</u> 0.12	<u>280</u> 0.29	<u>210</u> 0.40	<u>123</u> 0.64	<u>401</u> 0.31

Примечание. Над чертой — средняя численность, экз./м², под чертой — средняя биомасса, г/м², “—” — отсутствие в пробе.

Таблица 7. Количественные показатели макрозообентоса в различных биотопах озер Суккозеро и Гимольское в 2017 г. и 2018 г.

Показатель	Литораль				Профундаль
	песчаная	илистая	зарослевая	каменистая	
N , экз./м ² :					
средняя	320	200	644	250	84
min–max	80–1040	20–680	60–1820	20–480	20–120
медиана	300	130	320	250	100
B , г/м ² :					
средняя	0.19	0.23	1.12	0.37	0.37
min–max	0.03–0.77	0.01–0.48	0.01–2.77	0.05–0.68	0.01–0.86
медиана	0.11	0.19	0.78	0.37	0.21
Число видов	20	12	19	5	8
Число проб	10	6	9	4	9

Таблица 8. Показатели экологического состояния вод озер Суккозеро и Гимольское в 2017 г. и 2018 г.

Показатель	оз. Суккозеро	оз. Гимольское
M	9	9
S	2.88	2.95
OI	40	30
K	1.77	1.74
Зона сапробности	α -мезосапробная	α -мезосапробная
H, бит/экз.	1.54 ± 0.36	1.61 ± 0.31
D	0.31 ± 0.11	0.27 ± 0.07
Число видов	20	17
Число видов-индикаторов	6	12

Примечание: M – индекс Майера; S – индекс сапробности; K – индекс Балушкиной; H – индекс Шеннона; D – индекс доминирования Симпсона; OI – олигохетный индекс Гуднайта–Уитлея.

растворенного органического углерода и железа (Van Dorst et al., 2020).

Многолетние исследования макрозообентоса. Впервые оз. Суккозеро и оз. Гимольское исследовали в рамках программы изучения рыбопромысловых водоемов в 1947–1949 гг. (Зыков, 1948; Правдин, 1956; Куликова, Рябинкин, 2015). В последующие годы Карельский филиал АН СССР совместно с СеврыбНИИпроектом провели комплексную рекогносцировочную съемку на ряде малых разнотипных водоемов. По результатам этих работ, руководящими группами зообентоса по биомассе в Суккозере были хирономиды и двустворчатые моллюски, в оз. Гимольское – поденки, субдоминантами выступали олигохеты и хирономиды соответственно (Соколова, 1959; Инвентаризация..., 2001). Исследования 2009 г. показали, что в Суккозере преобладают олигохеты и двустворчатые моллюски, оз. Гимольское – малошестинковые черви, потеснившие домини-

ровавших ранее личинок насекомых (Куликова, Рябинкин, 2015).

Влияние факторов среды на биоту озер Карелии. Водные экосистемы испытывают, как правило, влияние различных факторов антропогенного характера: техногенное загрязнение на урбанизированных территориях и в районах с развитой промышленностью, органическое при выращивании гидробионтов. Так, оз. Костомукшское, которое находилось в естественном состоянии до 1978 г., превратилось в хвостохранилище городского ГОКа (Горно-обогатительный комбинат), что значительно изменило общую минерализацию водоема. Дальнейшие исследования показали, что техногенная трансформация этого водоема привела к упрощению структуры биоты, к снижению видового разнообразия и исчезновению стенобионтных видов в составе бентоса (Биота..., 2012). При эксплуатации форелевых хозяйств водная среда обогащается продуктами жизнедеятельности объектов выращивания, в результате проис-

ходит смена трофического статуса. Многолетние исследования макрозообентоса оз. Тарасмозеро показали, что из-за ввода в действие форелевого комплекса численность и биомасса организмов донного сообщества увеличились в несколько раз (Стерлигова и др., 2018). Водные объекты, расположенные на урбанизированной территории, оказываются в зоне распределенного поверхностного стока, вызывающего биоаккумуляцию тяжелых металлов в донных беспозвоночных (Слуковский, Полякова, 2017).

Влияние градиента рН, минерализации и наличие элементов биогенного питания показано на водоемах Мурманской обл. в работах (Денисов и др., 2009; Валькова, 2020). Численность и биомасса донной фауны этих водоемов находились в слабой обратной зависимости от концентрации загрязняющих веществ, однако достоверно коррелировали с содержанием биогенных элементов (N, P) и уровнем минерализации.

При оценке современного состояния крупных мелководных озер Воже, Лача, Белое, Кубенское и Неро, расположенных в гумидной зоне Европейской территории России, отмечено влияние антропогенно-техногенных факторов, вследствие чего произошло упрощение структуры донных сообществ, включение в них видов с широкими экологическими спектрами, преобладание среди доминантов эврибионтов (Законнов, Чуйко, 2019; Пряничникова, 2021).

В более ранних комплексных исследованиях (Чертопруд и др., 2021) показано, что биомасса бентоса возрастает от субарктической северной тайги к лесной умеренной зоне. Суммарное обилие макробентоса в водоемах северной тайги (субарктической зоне) обычно низко (до 1–3 г/м²). В сообществах доминируют личинки насекомых, часто наблюдается сильная дистрофикация водоемов (закисление и смягчение воды, развитие торфянистых субстратов на дне), препятствующая обитанию высших ракообразных и моллюсков.

Изученные озера как объекты фонового мониторинга состояния природной среды. Исследованные озера, находящиеся вдали от крупных промышленных объектов, транспортных узлов, магистралей и урбанизированных территорий, находятся в естественном состоянии. Слабая заселенность района, отсутствие промышленных и хозяйственно-бытовых стоков позволяют рассматривать эти озера в качестве контрольных объектов при мониторинге состояния окружающей среды с помощью современных методик, основанных на биоиндикации, и служить исходным ориентиром при определении направления и изучения динамики негативных процессов при выраженном антропогенном воздействии. Полученные в ходе исследования результаты свидетельствуют, что водоемы Карелии, расположенные в зоне средней и верх-

ней тайги, имеют сложившийся тип донного сообщества, характерный для озер с повышенным уровнем гумификации. Для них характерны низкое видовое богатство, незначительные количественные показатели биомассы и численности, несколько основных типов грунта и слабо развитая зарослевая литораль. При изменении условий среды в данной экосистеме (эвтрофикация, минерализация и прочие) происходит отклик количественных характеристик сообщества при сохранении структуры доминирующих видов, основу бентоценоза будут составлять толерантные, эврибионтные группы донных беспозвоночных (Китаев, 2007; Теканова и др., 2018).

Видовой состав и структура сообщества зообентоса на протяжении последних 10 лет стабильны, что, вероятно связано с тем, что исследуемые водоемы длительное время находятся почти в неизменном состоянии и не испытывают значительного антропогенного воздействия.

Очевидно, основное влияние на ненарушенные водоемы оказывает комплекс региональных особенностей, а подверженные антропогенному воздействию озера, претерпевают изменения трофического статуса, вызванные качественными преобразованиями водной среды.

Выводы. Выполнена оценка видового состава и обилия зообентоса, его долговременных изменений, возможности и эффективность использования индексов качества вод в мезогумусных водоемах.

Для озер Суккозеро и Гимольское, находящихся в таежной зоне и естественном состоянии, характерен бедный видовой состав и низкое обилие бентоса, свойственное для большинства олиготрофных северных водоемов. По сравнению с данными предыдущих исследований за >50-летний период, значительных изменений в сообществах зообентоса не выявлено. Индексы оценки качества вод указывают на органическое загрязнение, но оно не связано с действием антропогенного фактора, а вызвано, по-видимому, региональными особенностями (поступление гуминовых веществ с водосборной территории, низкая минерализация, высокая цветность и прочие). Исследованные водоемы можно рекомендовать для использования в качестве эталонных при мониторинге качества поверхностных вод тайги.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена за счет средств федерального бюджета по теме государственного задания № FMEN-2022-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф., Ленченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1997. Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Мо-

- нитинг биоразнообразия. Москва: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. С. 16.
- Баканов А.И. 2000. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биология внутр. вод. № 1. С. 68.
- Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Ленинград: Наука. С. 146.
- Балушкина Е.В. 1997. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН. С. 266.
- Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. 2012. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Валькова С.А. 2020. Таксономический состав и структура макрозообентоса разнотипных водоемов зеленого пояса Фенноскандии в пределах Мурманской области // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 1. С. 56.
- Введение в биомониторинг пресных вод. 2019. Владивосток: Изд-во ВГУЭС (Владивостокский государственный университет экономики и сервиса).
- Грицевская Г.Л. 1958. К гидрохимии водоемов бассейна реки Суны // Тр. Карельск. филиала Академии наук СССР. Вып. 8. С. 158.
- Денисов Д.Б., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. и др. 2009. Современные тенденции изменения биоты пресноводных экосистем Мурманской области // Вестн. Мурманск. гос. техн. ун-та. Т. 12. № 3. С. 525.
- Законнов В.В., Чуйко Г.М. 2019. Проблемы крупных мелководных озер гумидной зоны Европейской территории России // Озера Евразии; проблемы и пути решения: Матер. II междунар. конф. Казань: Академия наук Республики Татарстан. С. 76.
- Зеленый пояс Фенноскандии: научно-популярное иллюстрированное издание. 2014. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Зыков П.В. 1948. Гимольское озеро // Тр. Карело-Финского филиала Академии наук СССР. Вып. 1. С. 93.
- Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории центральной Карелии. (Оператив.-информ. материалы). 2001. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Калинкина Н.М., Белкина Н.А. 2018. Динамика состояния бентосных сообществ и химического состава донных отложений Онежского озера в условиях действия антропогенных и природных факторов // Принципы экологии. № 2. С. 56.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Куликова Т.П., Рябинкин А.В. 2015. Современное состояние фауны ряда разнотипных озер Карелии (исследования 2008–2011 годов) // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 9. С. 25.
- Лукин А.А., Ивантер Д.Э., Лукина Ю.Н. и др. 2008. Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, Ин-т водных проблем Севера, Северный науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва ПетрГУ.
- Мэггаран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир.
- Нарчук Э.П. 1999. Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН. С. 210.
- Озера Карелии: Справочник. 2013. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2001. Т. 5. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые). Санкт-Петербург: Наука.
- Правдин И.Ф. 1956. Рыбные угодья, рыбы и рыбные запасы водоемов Западной Карелии (естественно-историческая характеристика водоемов) // Тр. Карело-Финского филиала Академии наук СССР. Вып. 3. С. 129.
- Пряничникова Е.Г. 2021. Макробентос озер Воже и Лача // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. № 94(97). С. 77.
- Савосин Е.С., Кучко Я.А. 2018. Зоопланктон и зообентос озера Гимольское (Западная Карелия) // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 8. С. 23.
- Слуковский З.И., Полякова Т.Н. 2017. Анализ накопления тяжелых металлов в организме олигохет из речных донных отложений урбанизированной среды // Биология внутр. вод. № 3. С. 73. <https://doi.org/10.7868/S032096521703010X>
- Соколова В.А. 1959. Оз. Гимольское // Озера Карелии. Справочник. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР. С. 281.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Кучко Я.А. и др. 2018. Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. и др. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Теканова Е.В., Калинкина Н.М., Кравченко И.Ю. 2018. Геохимические особенности функционирования биоты в водоемах Карелии // Изв. РАН. Серия геогр. № 1. С. 90. <https://doi.org/10.7868/S2587556618010083>
- Теканова Е.В., Макарова Е.М., Калинкина Н.М. 2021. Экологическая оценка качества воды урбанизированного притока Онежского озера по химическим показателям // Вода и экология: проблемы и решения. № 3(87). С. 75.
- Чертопруд М.В., Крыленко С.В., Лукиных А.И. и др. 2021. Особенности сообществ макрозообентоса малых арктических озер Евразии // Биология внутр. вод. № 4. С. 378. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030050>
- De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V. et al. 2014. Fauna Europaea — all European animal species on the web //

- Biodiversity Data Journal. V. 2.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034>
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. V. 4. Iss. 1. P. 1.
- Kalinkina N.M., Tekanova E.V., Ryzhakov A.V. 2020. Brownification and its consequences for the ecosystems of Lake Onego and Vygozerskoe reservoir under influence of climatic and anthropogenic factors // *Limnology and Freshwater Biol.* № 4. P. 667.
- Kendrick M.R., Huryn A.D., Bowden W.B. et al. 2018. Linking permafrost thaw to shifting biogeochemistry and food web resources in an arctic river // *Global Change Biol.* V. 24. № 12. P. 5738.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14448>
- Kesti P., Strandberg U., Vesterinen J. et al. 2022. Lake browning impacts community structure and essential fatty acid content of littoral invertebrates in boreal lakes // *Hydrobiologia*. V. 849 (4). P. 967.
<https://doi.org/10.1007/s10750-021-04760-1>
- Meltofte H. 2013. Arctic biodiversity assessment, status and trends in Arctic biodiversity. Akureyri. Iceland: Conservation of Arctic Flora and Fauna.
- Roberts K.E., Lamoureux S.F., Kyser et al. 2017. Climate and permafrost effects on the chemistry and ecosystems of high Arctic Lakes // *Scientific Reports*. V. 7. № 1. P. 13292.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-13658-9>
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J. et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100 // *Science*. V. 287. № 5459. P. 1770.
<https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Sládeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // *Arch. für Hydrobiol. Ergebnisse der Limnologie*. Bd 7.
- Solomon C.T., Jones S.E., Weidel B.C. et al. 2015. Ecosystem Consequences of Changing Inputs of Terrestrial Dissolved Organic Matter to Lakes: Current Knowledge and Future Challenges // *Ecosystems*. V. 18. № 3. P. 376.
- Timm T. 2009. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // *Lauterbornia*. V. 66.
- Van Dorst R.M., Gårdmark A., Huss M., Svanbäck R. 2020. Does browning-induced light limitation reduce fish body growth through shifts in prey composition or reduced foraging rates? // *Freshwater Biol.* V. 65. № 5. P. 947.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13481>
- Wiederholm T. 1983. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and Diagnosis. Part 1. Larvae // *Entomologica scandinavica*. Suppl. № 19.

Features of Zoobenthos of Mesohumus Lakes of the Republic of Karelia in a Natural State

E. S. Savosin¹, * and D. S. Savosin¹

¹*Institute of Biology of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia*

*e-mail: szhenya@list.ru

The results of studies of the current state of zoobenthic communities of lakes Sukkozero and Gimolskoye, located in the western part of the Republic of Karelia (Muezersky district), are presented. Under conditions of high color and low mineralization of waters, communities are formed with a predominance of chironomid larvae, caddisflies, mayflies, and oligochaetes. Biomass and abundance indicators in 2017–2018 were within 0.41–0.75 g/m² and 315–685 ind./m² in the lake Sukkozero and 0.41–0.93 g/m² and 220–346 ind./m² in the lake Gimolskoye. The highest values of abundance and biomass were noted in biotopes of silty soils (overgrown littoral and profundal), the lowest values in the biotope of sandy littoral. According to the level of quantitative development of zoobenthos, Sukkozero belongs to oligotrophic water bodies; Gimolskoye – mesotrophic. The experience of using common biotic indices for assessing the ecological quality of waters (Mayer, oligochaete, saprobity, chironomid) indicates that low mineralization and high humus content can affect their performance and distort the assessment of real organic pollution.

Keywords: monitoring, freshwater ecosystem, zoobenthos, abundance, biomass, trophic status

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(282.247.41+282.247.415)

ЗАВИСИМОСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ
МАКРОЗООБЕНТОСА ОТ ТИПА И СОСТАВА ГРУНТА В ВОЛЖСКИХ
И КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

© 2023 г. Е. М. Курина^а, Д. Г. Селезнев^б, Н. Г. Шерышева^{в, д}

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

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

^вСамарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Тольятти, Россия

^дТольяттинский государственный университет, Тольятти, Россия

*e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 23.03.2022 г.

После доработки 06.04.2022 г.

Принята к публикации 16.06.2022 г.

В результате исследований макрозообентоса в водохранилищах Волжского и Камского каскадов проведена оценка степени биотопической приуроченности чужеродных видов. Выявлена достоверно значимая зависимость численности полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860), моллюска *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) и амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) от фракционного состава донных отложений. Показана зависимость распространения вселенцев (представителей разных трофических групп от типа биотопа).

Ключевые слова: макрозообентос, чужеродные виды, водохранилища Камского каскада, водохранилища Волжского каскада, степень биотопической приуроченности

DOI: 10.31857/S032096522302016X, **EDN:** BTQTVI

ВВЕДЕНИЕ

До зарегулирования рек Волга и Кама состав донных организмов был типичным для равнинной реки, однако в отличие от водоемов других бассейнов, чужеродные виды (в основном представители понто-каспийской фауны) местами обрывают специфические биоценозы (Волга..., 1978). В связи со значительными площадями песчаных отложений, занимавших до 90% дна, в реках Волга и Кама преобладал псаммофильный биоценоз, состоящий из олигохет и нескольких форм личинок хирономид, а также понто-каспийских ракообразных, среди которых доминировала зарывающаяся гаммариды *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898) (Жадин, 1940). С образованием водохранилищ произошла перестройка речных биоценозов из-за заиления биотопов. Прежде всего, чрезвычайно широко расселился моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), также большинство типично псаммофильных амфипод были вытеснены пелофильными видами ракообразных (Волга..., 1978). Резкий рост числа видов вселенцев начался с 1980–1990 гг. (Зинченко и др., 2007). По литературным и собственным данным за тридцатилетний период исследований

в водохранилищах рек Волга и Кама зарегистрировано >50 чужеродных видов — представителей понто-каспийской, понто-азовской и байкальской фауны (Зинченко и др., 2007; Алексеевнина, Истомина, 2008; Филинова и др., 2008; Щербина, 2009; Яковлева, 2010; Истомина, 2017; Курина, Селезнев, 2019; Перова, 2020; Курина и др., 2021).

В настоящее время водохранилища Волжского и Камского каскадов отличаются большим разнообразием биотопов, соответственно особое значение приобретает высокая эвритопность видов макрозообентоса при вселении их в новые местообитания. При этом, если два и более вида характеризуются близкими требованиями к условиям среды (например, к типу грунта), может происходить перекрытие экологических ниш у популяций этих видов (May, Mac Arthur, 1972).

В большинстве публикаций, посвященных изучению чужеродных видов макрозообентоса, авторы приводят отрывочные сведения, касающиеся их биотопической приуроченности в том или ином водоеме (Зинченко и др., 2007; Алексеевнина, Истомина, 2008; Филинова и др., 2008; Курина, Селезнев, 2019 и др.). В центре внимания большинства исследователей традиционно оста-

ются данные о динамике популяций вселенцев, ее структуре, а также их количественных характеристиках.

Цель работы — дать оценку распространения чужеродных видов донных сообществ в зависимости от типа грунта в водоемах Средней и Нижней Волги и в водохранилищах Камского каскада.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследований послужили пробы макрозообентоса глубоководных участков (>8 м), свала глубин (3–8 м) и мелководной зоны (<3.0 м) водоемов Средней и Нижней Волги и водохранилищ Камского каскада. Пробы отбирали на незарегулированном участке р. Волга (от г. Волгоград до г. Астрахань) в 2016 г. на 15 станциях (число проб $n = 16$), в Волгоградском водохранилище — в 2005, 2011 и 2016 гг. на 24 станциях ($n = 40$), в Саратовском — в 2009–2016 гг. на 45 станциях ($n = 108$), в Куйбышевском — в 2009–2016 гг. на 40 станциях ($n = 113$), в Чебоксарском — в 2016 г. на 14 станциях ($n = 20$), в Горьковском в 2016 г. — на 18 станциях ($n = 35$), в Камском в 2016 г. — на 15 станциях ($n = 20$), в Воткинском в 2016 г. — на 14 станциях ($n = 17$), в Нижнекамском в 2016 г. — на 14 станциях ($n = 18$). Всего отобрано 387 проб макрозообентоса.

Количественные пробы отбирали дночерпателями Экмана–Берджа с площадью захвата 250 и 400 см² по два подъема на станции, качественные пробы — гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеек 0.23 мм). Сбор и обработку материала проводили с использованием стандартных гидробиологических методов (Руководство..., 1992; Баканов, 2000).

Во время исследований измеряли глубину, описывали состав грунта и определяли тип биотопа по методике (Зинченко, 2002). В настоящей работе не рассмотрен “ракушечный” грунт, поскольку приуроченность чужеродных видов и моллюсков рода *Dreissena* в водохранилищах рек Волга и Кама приведена в (Курина, Селезнев, 2019; Курина и др., 2021).

Гранулометрический состав грунта в 108 пробах определяли комбинированным методом (влажным ситовым и фракциометрическим) с выделением размерных фракций крупного песка >1.0 мм, среднего и мелкого песка — 1.0–0.1 мм, алеврита — 0.09–0.01 мм и пелита <0.01 мм (Кузьямцев и др., 2004; Законнов и др., 2018).

Для оценки избирательности типа грунта чужеродными видами использовали показатель степени биотопической приуроченности (F_{ij}), предложенный Ю.Н. Песенко (1982):

$$F_{ij} = (n_{ij}N - n_iN_j) / (n_{ij}N + n_iN_j - 2n_{ij}N_j),$$

где n_{ij} — число особей i -го вида в j -ой выборке (биотопе) объемом N_j , n_i — число особей этого вида во всех пробах общим объемом N .

Этот показатель учитывает долю вида в структуре сообществ разных мест обитания и не требует равного объема исследований в разных местообитаниях. Если вид встречен только в одном биотопе (показатель $F_{ij} = 1$) или отдавал явное предпочтение одному биотопу (>0.7) при отрицательном или безразличном (F_{ij} , близком к нулю) отношении к другим биотопам, то вид относили к стенотопным. Если показатели биотопической приуроченности во всех исследованных пробах были равны нулю или незначительно (± 0.3) отклонялись от него, то вид относили к эвритопным. Промежуточное положение занимали виды, обладающие достаточной экологической пластичностью, чтобы освоить несколько биотопов.

Для выделения трофических групп гидробионтов за основу использовали классификацию, предложенную А.С. Константиновым (1986) и Э.И. Извековой (1975). Выделено семь трофических групп донных животных по способу и характеру питания: фитодектритофаги–собиратели (моллюски *Theodoxus astrachanicus* (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994), *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828)); детритофаги–собиратели + грунтозаглатыватели (полихеты, олигохеты *Potamothrix vejdoskyi* Hrabě, 1941); всеядные собиратели + хвататели (большинство амфипод, кумовых ракообразных, мизид); хищники–хвататели (пиявки); сестонофаги + детритофаги–фильтраторы (моллюски *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) и *D. polymorpha*), детритофаги–собиратели + фильтраторы (амфиподы рода *Chelicorophium*, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841)).

Перекрытие ниш (niche overlap) популяций чужеродных видов на различных типах донных отложений анализировали с помощью индекса Пианки (Pianka, 1974), сходного с коэффициентом конкуренции α в уравнении Лотки–Вольтерры, и перестановочной нуль-модели с 10000 перестановками.¹ Ординационную диаграмму строили методом анализа избыточности (Redundancy Analysis, RDA) (Rao, 1964) — методом прямой ординации, отображающим изменение видового состава вдоль градиента факторов среды, в нашем случае фракции грунта. Зависимость численности гидробионтов от процентного содержания фракции грунта исследовали с помощью точной перестановочной линейной модели.

¹ Gotelli N.J., Hart E.M., Ellison A.M. Niche Overlap. 13 March 2015. R package “EcoSimR” vignette, <https://mran.microsoft.com/snapshot/20161012/web/packages/EcoSimR/vignettes/nicheOverlapVignette.html>

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период исследований 2009–2016 гг. в водохранилищах Волжского и Камского каскадов обнаружено 39 чужеродных видов, их состав и частота встречаемости приведены в работах (Курина, Селезнев, 2019; Курина и др., 2021).

Для оценки избирательности распространения чужеродных видов (частота встречаемости $R > 5\%$) в зависимости от типа грунта рассчитан показатель степени биотопической приуроченности, на основании которого выделено три группы видов: стенотопные, эвритопные и освоившие два и более биотопов (табл. 1). Большинство чужеродных видов макрозообентоса (13) характеризуются достаточной экологической пластичностью, чтобы освоить несколько типов биотопов. Среди стенотопных видов можно выделить несколько групп: псаммофильные (6 видов), литофильные (3), пелофильные (2), аргиллофильные – (1), фитофильные (2). Нами отмечен единственный вид, который в водохранилищах Волги и Камы может быть отнесен к эвритопным – *Dreissena bugensis*.

В изученных водоемах чужеродные виды донных сообществ в большинстве случаев предпочитают пески с наличием высшей водной растительности и избегают биотопы с серыми и глинистыми илами (табл. 1).

Анализ перекрытия ниш (niche overlap) на полных данных показал, что значение индекса Пианки 0.66 значительно отличается ($p < 0.0001$) от среднего смоделированного значения 0.43. В изученных водоемах перекрытие ниш у чужеродных видов макрозообентоса происходит на песчаных грунтах. Анализ по группам видов, приуроченных к другим типам донных отложений, не показал отличий индекса от случайного.

Подавляющее большинство чужеродных видов обитает и на глубоководных, и на прибрежных биотопах, а также на свале глубин ≤ 8 м (рис. 1). Исключение – ракообразные сем. Mysidae, встречающиеся на русловых участках водоемов крайне редко, амфиподы *Dikerogammarus villosus* и *D. caspius*, приуроченные исключительно к зарослям макрофитов, а также прибрежные виды кумовых раков *Caspiocuma campylaspoides* и *Pseudocuma cercaroides*. Выявлено также более широкое расселение некоторых видов ракообразных (*Chelicorophium curvispinum*, *Pandorites platycheir*, *Pontogammarus robustoides*, *Pterocuma rostrata*) по глубинам акватории водохранилищ по сравнению с водоемом–доном (Каспийским морем) (Атлас..., 1968).

Анализ ординационной диаграммы взаимосвязи размера фракций грунта и состава чужеродных видов макрозообентоса в водохранилищах рек Волга и Кама (рис. 2) показал, что наибольшее количество видов приурочено к грунтам размерной фракции 1.0–0.1 мм (средний и мелкий песок), а наименьшее – к размерной фракции

>1.0 мм (крупный песок). Представители трофических групп всеядные собиратели + хвататели и фитодегрититофаги–собиратели обитают преимущественно на средних и мелких песках, детритофаги (детритофаги–собиратели + фильтраторы, детритофаги–собиратели + грунтозаглатыватели, сестонофаги + детритофаги–фильтраторы) – на алевритовых и пелитовых илах.

В изученных водохранилищах выявлена достоверно значимая зависимость численности полихет *Hypania invalida* (уровень значимости модели $p = 0.007$), моллюска *Dreissena bugensis* ($p = 0.014$) и амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* ($p = 0.025$) от процентного содержания в механическом составе грунта пелитовой фракции размером <0.01 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В водохранилищах рек Волга и Кама почти половина чужеродных видов (46%), имеющих частоту встречаемости $>5\%$, зарегистрирована на двух и более типах грунтов. Можно предположить, что успешность распространения и натурализации видов понто-каспийского и понто-азовского комплексов в изученных водоемах в большой степени связана со значительной экологической пластичностью в выборе заселяемого субстрата, позволяющей им освоить несколько типов биотопов. Один из самых массовых видов с такими характеристиками в изученных водоемах – моллюск *Dreissena polymorpha*, расселившийся вверх по р. Волга еще до сооружения каскада водохранилищ (Волга..., 1978). Известно, что в Каспийском море этот вид в основном безразличен к фракционному составу донных отложений (Сейдалиева и др., 2016). В исследованных нами водоемах *D. polymorpha* также освоила большинство биотопов, предпочитая пески (табл. 1).

После сооружения на р. Волга каскада водохранилищ и заиления биотопов произошли вселение и натурализация моллюска *Dreissena bugensis* (Зинченко и др., 2007), в настоящее время вид освоил все исследованные типы грунтов в водохранилищах (т.е. эвритопный) (табл. 1). Показано продолжающееся вытеснение *Dreissena polymorpha* полиморфной формой *Dreissena bugensis* на глубоководных участках водохранилищ Средней и Нижней Волги (Курина, Селезнев, 2019). Вероятно, значительная псаммофильность *D. polymorpha* при отрицательном отношении к илистым отложениям не позволяет моллюску конкурировать с *D. bugensis* на сильно заиленных биотопах водохранилищ.

Почти для всех изученных водоемов наблюдается закономерную положительную связь моллюска *D. bugensis* и полихет *Hypania invalida*, а также *Dreissena bugensis* и амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* на глубоководных биотопах водоемов,

Таблица 1. Показатель степени биотопической приуроченности (F_{ij}), частота встречаемости (R) в зарослях высших водных растений (ВВР), экологические группы по приуроченности к типам донных отложений распространенных чужеродных видов в волжских и камских водохранилищах

Вид	Сокращение	F_{ij} на различных биотопах					R на грунтах с ВВР	Группа по типу грунта
		I	II	III	IV	V		
<i>Potamothenix vejdoskyi</i>	Ptmv	−0.6	−0.7	0.0	0.9	0.6	18	П
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	Hypi	−0.5	0.5	0.2	0.2	0.6	29	П
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	Arce	−0.6	0.0	−0.6	0.2	0.7	47	А
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	Prml	−0.9	0.6	−0.2	0.0	−1.0	64	П
<i>P. ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	Prmu	−0.5	0.8	−1.0	−0.2	−1.0	50	ПС
<i>Katamysis warpachowskyi</i> Sars, 1893	Ktsw	−0.3	0.1	−1.0	0.7	−1.0	67	ПЛ
<i>Pterocuma rostrata</i> (Sars, 1894)	Ptrr	0.8	−0.9	−0.8	0.2	−1.0	63	Л
<i>P. sowinskyi</i> (Sars, 1894)	Ptrs	−0.7	0.6	−0.7	0.8	−1.0	48	П
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Sars, 1894	Psdc	−0.3	−0.2	−1.0	0.8	−0.8	62	ПЛ
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	Dkv	−1.0	1.0	−1.0	−1.0	−1.0	100	Ф
<i>D. haemobaphes</i>	Dkrh	0.3	−0.4	0.4	−0.5	−0.1	52	П
<i>D. caspius</i> (Pallas, 1771)	Dkc	0.1	0.7	−1.0	−0.5	−1.0	100	Ф
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	Pntr	−0.8	0.4	−1.0	0.4	0.3	50	П
<i>P. maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	Pntm	−0.5	0.9	−1.0	−1.0	−1.0	20	ПС
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	Obso	0.9	−0.6	−0.9	−0.8	−1.0	56	Л
<i>Stenogammarus dzjubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	Stnd	−0.3	0.8	−0.8	−0.3	−1.0	30	ПС
<i>Pandorites platycheir</i> (Sars, 1896)	Pndp	−1.0	1.0	−1.0	−1.0	−1.0	28	ПС
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Carausu, 1943)	Shbc	0.3	−1.0	0.4	−0.3	0.0	22	П
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (Sars, 1894)	Chtw	0.8	−0.7	−1.0	0.0	−1.0	79	Л
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	Gmlf	−0.7	1.0	−1.0	−1.0	−1.0	40	ПС
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	Chlc	−0.9	−0.1	0.4	0.3	−1.0	38	П
<i>Ch. sowinskyi</i> Martynov, 1924	Chls	−1.0	0.7	0.2	−1.0	−1.0	48	ПС
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov, 1936	Jars	0.7	−1.0	−0.8	−0.1	0.4	67	П
<i>Dreissena bugensis</i>	Drbs	0.1	−0.2	0.0	0.0	0.1	29	Э
<i>D. polymorpha</i>	Drsp	0.0	0.5	−0.1	−0.6	−0.2	52	П
<i>Monodacna colorata</i> (Eichwald, 1829)	Mndc	0.3	0.4	−1.0	0.1	−1.0	15	П
<i>Theodoxus astrachanicus</i>	Thda	0.6	0.4	−1.0	−0.7	−0.6	55	П
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	Lthn	−0.7	0.5	−0.8	0.4	−1.0	47	П

Примечание. Биотопы: I – камни + гравий; II – песок; III – серый ил; IV – почва + ил + растительные остатки; V – глина + почва. Экологические группы чужеродных видов по приуроченности к типу грунта: ПС – псаммофильные, ПЛ – пелофильные, А – аргиллофильные, Л – литофильные, Ф – фитофильные, Э – эврибионтные, П – виды, освоившие два и более биотопа.

где продукты жизнедеятельности моллюсков-эдификаторов служат источником пищи для отмеченных детритофагов (Курина, Селезнев, 2019). Также отмечена достоверно значимая зависимость численности этих видов от процентного содержания в грунте пелитовой фракции (<0.01 мм). Возможно, приуроченность видов *Hypania invalida* – *Dreissena bugensis* – *Dikerogammarus haemobaphes* связана не только с трофическими взаимодействиями этих видов, но и топическими (приуроченность к тонкодисперсным илам).

Понто-каспийские ракообразные *Paramysis ullskyi*, *Pontogammarus maeoticus*, *Stenogammarus dzjubani* (вид не описан для Каспийского моря, но, вероятно, близок с *Stenogammarus macrurus* (Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972)), *Pandorites platycheir* в изученных водохранилищах, как и в водоеме-доноре (Атлас..., 1968), приурочен к песчаным грунтам (табл. 1). В отличие от большинства ракообразных, отмеченные амфиподы имеют относительно низкую встречаемость в зарослях макрофитов (табл. 1), т.е. могут быть отнесены к типично псаммофильным видам.

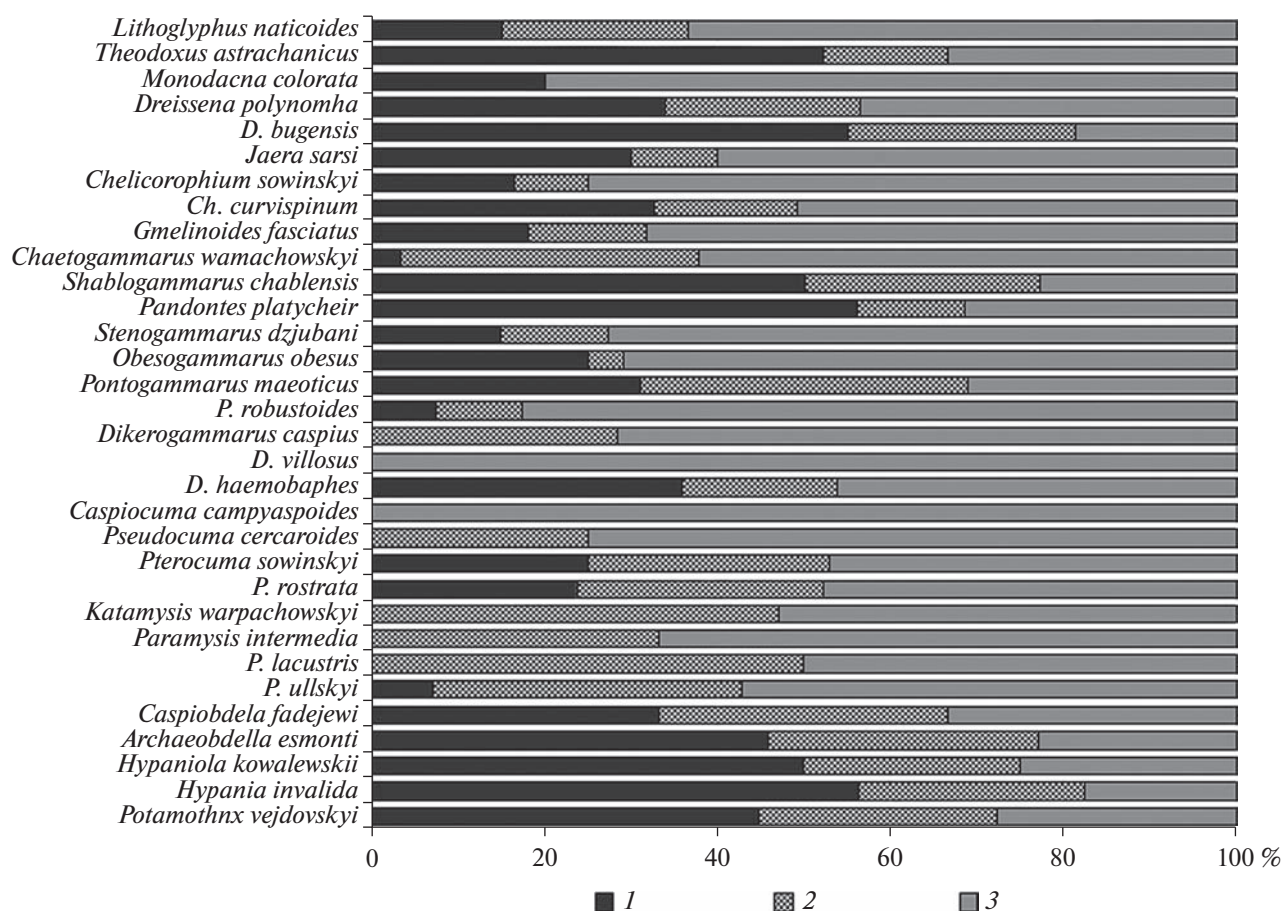


Рис. 1. Соотношение встречаемости чужеродных видов на различных глубинах водохранилищ Волжского и Камского каскадов (2009–2020 гг.). 1 – глубоководные станции, 2 – свал глубин, 3 – прибрежные станции.

Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* – один из наиболее изученных видов-вселенцев в пресноводных экосистемах России (Березина, 2012; Биологические..., 2004). В водоеме-доноре вид принадлежит группе настоящих эврибионтов – обитает на разнообразных грунтах: каменистых, песчаных, населяет прибрежные растительные биоценозы (Кожов, 1947). В изученных водоемах вид предпочитает песчаные грунты прибрежной зоны водоемов (табл. 1, рис. 1), что согласуется с литературными данными по распространению бокоплава за пределами исторического ареала (Панов, 1994; Матафонов, 2003; Биологические..., 2004 и др.; Березина, 2012).

Chelicorophium curvispinum считается одним из самых распространенных видов понто-каспийского комплекса в водоемах Голарктики, его инвазионная активность объясняется особенностями биологии и экологических характеристик вида, важная из которых – способность обитать в широком диапазоне экологических факторов (Rajagopal et al., 1998; Lee, Bell, 1999; Vanderploeg et al., 2002; Литеральная..., 2011 и др.). В последние десятилетия вид относительно редок в водоемах Нижней Волги

(средняя частота встречаемости $R \leq 10\%$), однако массово обитает в водохранилищах Средней Волги ($R 29\%$) и Камы ($R 54\%$), а также по литературным данным широко распространен в Волго-Ахтубинской пойме (Даирова, Тарасова, 2017). *Chelicorophium curvispinum* в изученных водохранилищах обитает преимущественно на заиленных и песчаных биотопах глубоководных и прибрежных участков (табл. 1, рис. 1). Понто-азовский вид *Ch. sowinskyi* до образования водохранилищ обитал на плотных грунтах в бентосе, но не в обрастаниях (Мордухай-Болтовской, 1960). Наши исследования показали, что *C. sowinskyi* – вид более псаммофильный по сравнению с *C. curvispinum*, соответственно реже встречается на илстых биотопах водохранилищ Средней Волги ($R 22\%$), Нижней Волги ($R 6\%$) и Камы ($R 31\%$).

Каменистые (в основном прибрежные) биотопы изученных водохранилищ характеризуются значительным содержанием крупно- и мелкозернистого песка, а также иловых частиц. В связи с этим, к каменисто-галечным грунтам в водохранилищах приурочены мелкие виды ракообразных (*Obesogammarus obesus*, *Chaetogammarus warpachowskyi*).

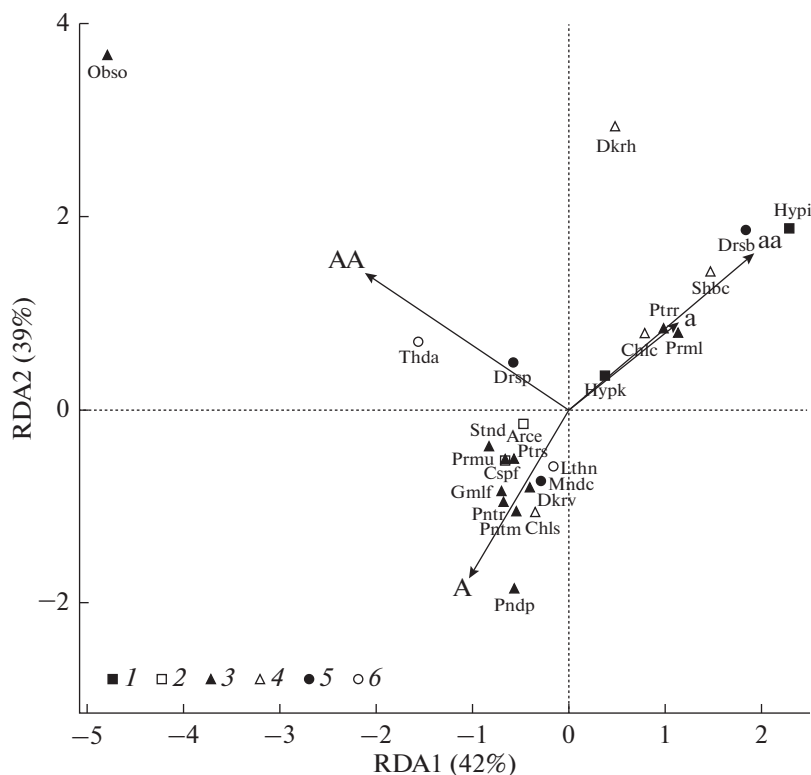


Рис. 2. Ординационная диаграмма RDA взаимосвязи размерных фракций грунта и состава чужеродных видов макрозообентоса в водохранилищах рек Волга и Кама. Размерные фракции грунта: AA – >1.0 мм, A – 1.0–0.1 мм, a – 0.09–0.01 мм, aa – <0.01 мм. Нурк – *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877), Cspfc – *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961), остальные обозначения видов даны в табл. 1. 1 – детритофаги-собиратели + грунтозахватыватели, 2 – хищники-хвататели, 3 – всеядные собиратели + хвататели, 4 – детритофаги-собиратели + фильтраторы, 5 – сестонофаги + детритофаги-фильтраторы, 6 – фитодетритофаги-собиратели.

kyi, *Pterocuma rostrata*), обитающие в Каспийском море на песчаных и илито-песчаных биотопах. Камни и галька с примесью песка покрыты водорослевыми и бактериальными обрастаниями, а также могут служить укрытием от хищников.

Понто-каспийская мизиды *Katamysis warpachowskyi* – часто встречающийся вид в водоемах Европы (Daneliya et al., 2012), обитающий преимущественно на камнях, песках и илах. В Каспийском море мизиды встречается на жестких грунтах (скалистых, песчаных) (Атлас..., 1968), в водохранилищах Волжского каскада – преимущественно на илах с растительными остатками (табл. 1). По-видимому, высокая пластичность вида при выборе субстрата – одна из ведущих причин его широкого распространения в разнотипных водоемах Голарктики.

В наших исследованиях (Курина, Селезнев, 2019) в водохранилищах Средней и Нижней Волги выявлена высокая совместная встречаемость отмеченной мизиды *K. warpachowskyi*, кумовых ракообразных *Pseudocuma cercaroides* и *Pterocuma sowinskyi*. Анализ биотопических предпочтений этих видов показал, что образуемые ими ценоотические комплексы основаны, вероятно, на непря-

мых межвидовых отношениях, а именно, на общности занимаемых типов грунтов (илы с незначительным содержанием песка и растительных остатков).

Амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* и *Pontogammarus robustoides* – одни из немногих понто-каспийских видов, обитавших в р. Волга и нижнем течении р. Кама еще до зарегулирования этих рек и ставших широко распространенными и массовыми после сооружения каскадов водохранилищ (Волга..., 1978). В Каспийском море амфиподы указаны как стенобионтные виды – обитатели жестких грунтов (Атлас..., 1968). Однако в условиях водохранилищ рек Волга и Кама эти виды демонстрируют высокую экологическую пластичность, чтобы освоить разные (в том числе малонаселенные глинистые) типы грунта (табл. 1). Следует отметить, что *P. robustoides* расширил распространение по глубинам акватории водохранилищ по сравнению с водоемом-донором – в Каспийском море вид обитает в зоне заплеска воды (Сейдалиева и др., 2016), в волжских водохранилищах отмечен на различных глубинах ≤26 м.

Известно о нахождении инвазионно активных и потенциально хищных амфипод *Dikrogammarus*

villosus на широком спектре субстратов: крупных камнях, гравии, глине с друзами дрейссены, корягах и макрофитах (Kinzler et al., 2009; Макаренко, Вежновец, 2018). В наших исследованиях амфиподы встречались относительно редко (R 5%), обитали исключительно в зарослях макрофитов (преимущественно рдеста и во влагищах листьев тростника) и не отмечены на других типах субстратов. Бокоплав *D. caspius* встречен на свале глубин и на мелководье исключительно в зарослях макрофитов, что позволяет отнести его к группе фитофильных видов, это согласуется с литературными данными (Филинова и др., 2008).

Анализ ординационной диаграммы (рис. 2) показал, что в водохранилищах волжского и камского каскада по фракционному составу грунтового комплекса можно выделить два преимущественных типа биотопа, заселенных чужеродными видами: песчаный и илистый. Песчаный биотоп представлен средними и мелкими песками (1.0–0.1 мм), илистый — алевритовыми (0.09–0.01 мм) и пелитовыми (<0.01 мм) илами. Песчаные биотопы предпочитают всеядные собиратели + хвататели, в основном, зарывающиеся в песок, и фитодетритофаги-собиратели, передвигающиеся по поверхности песка и собирающие с него бактериальные и водорослевые обрастания. Вместе с тем существует мнение, что на распределение амфипод влияет не размер частиц грунта, а состав органического вещества, его покрывающего (Монаков, 1998). Перекрывание ниш популяций чужеродных видов на песчаных грунтах можно интерпретировать как повышенную конкуренцию за пищевые ресурсы на биотопах данного типа, что требует дополнительных исследований. Детритофаги предпочитают второй тип биотопов (илистый), содержащий максимальное количество детрита.

Выводы. В водохранилищах Волжского и Камского каскадов по показателю степени биотопической приуроченности выделено три группы чужеродных видов макрозообентоса: освоившие несколько типов биотопов (13 видов); эвритопные (единственный вид *Dreissena bugensis*); стенопотные (14 видов, из них псаммофильных — 6, литофильных — 3, пелофильных — 2, аргиллофильных — 1, фитофильных — 2). Все массовые чужеродные виды отмечены на биотопах с высшей водной растительностью; большинство видов освоило и прибрежные, и глубоководные биотопы. Наибольшее количество чужеродных видов макрозообентоса приурочено к размерной фракции грунта 1.0–0.1 мм (средний и мелкий песок), наименьшее — к фракции >1.0 мм (крупный песок). Представители трофических групп всеядные собиратели+хвататели и фитодетритофаги-собиратели обитают преимущественно на средне- и мелкозернистых песках, детритофаги — на мелкодисперсных илах. Выявлена достоверно значимая зависимость чис-

ленности полихеты *Hypania invalida*, моллюска *Dreissena bugensis* и амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* от процентного содержания в механическом составе грунта размерной фракции <0.01 мм.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках разделов государственного задания Института проблем экологии и эволюции РАН 0089-2021-0006 (Е.М. Курина), Института биологии внутренних вод РАН 121051100109-1 (Д.Г. Селезнев) и Института экологии волжского бассейна РАН—Самарского научного центра РАН № 0128-2014-0002 (Н.Г. Шерышева).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевнина М.С., Истомина А.М. 2008. Макробеспозвоночные каспийские вселенцы в камских водохранилищах и реках бассейна р. Камы // Биология внутр. вод. № 3. С. 61.
- Атлас беспозвоночных. 1968. Москва: Пищ. пром-сть.
- Баканов А.И. 2000. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутр. вод. № 1. С. 68.
- Березина Н.А. 2012. Распространение чужеродных видов Malacostraca и их место в трофических сетях континентальных водоемов Северо-Запада России // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. Санкт-Петербург: Наука. С. 200.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004. Москва; Санкт-Петербург: Товарищество науч. изданий КМК.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Даирова Д.С., Тарасова О.Г. 2017. Биоразнообразие и пространственное распределение макрозообентоса в водотоках Волго-Ахтубинской поймы как объекта особо охраняемых природных территорий России // Самарская Лука: пробл. регион. и глоб. экологии. Т. 26. № 3. С. 137.
- Жадин В.И. 1940. Фауна рек и водохранилищ // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 5. Вып. 3–4. С. 519.
- Законнов В.В., Законнова А.В., Цветков А.И., Шерышева Н.Г. 2018. Гидродинамические процессы и их роль в формировании донных осадков водохранилищ Волжско-Камского каскада // Труды Вып. 81(84). Борок: Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. С. 35.
- Зинченко Т.Д. 2002. Биоиндикация поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область). Эколого-фаунистический обзор. Самара: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. 2007. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 10. № 2. С. 547.

- Извекова Э.И. 1975. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
- Истомина А.М. 2017. Современное состояние макрозообентоса Камского и Воткинского водохранилищ // Вестн. Пермск. ун-та. Серия: Биология. № 3. С. 279.
- Кожов, М.М. 1947. Животный мир Байкала. Иркутск: Иркут. обл. изд-во.
- Константинов А.С. 1986. Общая гидробиология. Москва: Высш. шк.
- Кузяхметов Г.Г., Мифтахова А.М., Киреева Н.А., Новоселова Е.И. 2004. Практикум по почвоведению // Учебное пособие. Уфа: РИО БашГУ. 120 с.
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г. 2019. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. № 1. С. 62.
<https://doi.org/10.1134/S1067413619010053>
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г., Шерышева Н.Г. 2021. Распространение чужеродных видов макрозообентоса и их ценоотические комплексы в камских водохранилищах // Рос. журн. биол. инвазий. № 4. С. 1.
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-85-96>
- Литоральная зона Ладожского озера. 2011. Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Макаренко А.И., Вежновец В.В. 2018. Биотопическая приуроченность чужеродных и нативных видов разнообразных ракообразных (Amphipoda, Crustacea) в условиях водоемов Беларуси // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. № 4. С. 29.
- Матафонов Д.В. 2003. Сравнительная экология бокоплавов: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в Ивано-Арахлейских озерах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ.
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Москва.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М. 1972. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 1. С. 21.
- Панов В.Е. 1994. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Докл. Акад. наук. Т. 336. № 2. С. 279.
- Перова С.Н. 2020. Расширение ареала каспийского вселенца пиявки *Archaeobdella esmonti* (Annelida: Clitellata: Hirudinida) в бассейне Верхней Волги // Биол. внутр. вод. № 2. С. 198.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220010155>
- Песенко Ю.Н. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат.
- Сейдалиева Л.К., Волкова И.В., Егорова В.И., Соколовский А.Ф. 2016. Соленость и характер грунта как факторы, определяющие состояние бентоса Северного Каспия // Современные проблемы науки и образования. № 5. С. 300.
- Филюнова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. 2008. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. № 3. С. 206.
<https://doi.org/10.1134/S1067413608030077>
- Щербина Г.Х. 2009. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 49 с.
- Яковлева А.В. 2010. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань.
- Daneliya M.E., Petryashev V.V., Väinölä R. 2012. Continental mysid crustaceans of northern Eurasia // Матер. лекций и докл. Междунар. шк.-конф. "Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод". Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок. Кострома: ООО "Костромской печатный дом". С. 21.
- Kinzler W., Kley A., Mayer G. et al. 2009. Mutual predation between and cannibalism within several freshwater gammarids: *Dikerogammarus villosus* versus one native and three invasives // Aquat. Ecol. V. 43 (2). P. 457.
<https://doi.org/10.1007/s10452-008-9206-7>
- Lee C.E., Bell M.A. 1999. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // Trends in Ecology & Evolution. V. 14 (7). P. 284.
- May R.M., Mac Arthur R.H. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 69 (5). May 1972. P. 1109.
<https://doi.org/10.1073/pnas.69.5.1109>
- Pianka E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. May 1, V. 71 (5). P. 2141.
<https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141>
- Rajagopal S., Van der Velde G., Pfaffen B.G.P., Bij de Vaate A. 1998. Growth and production of *Corophium curvispinum* G.O. Sars, 1895 (Amphipoda), an invader in the Lower Rhine // The biodiversity crisis and Crustacea. Rotterdam. P. 3.
- Rao C.R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. Sankhyā. Ser. A. V. 26. № 4. P. 239.
- Vanderploeg H.A., Nalepa T.F., Jude D.J. et al. 2002. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 59. № 7. P. 1209.
<https://doi.org/10.1139/f02-087>

Dependence of the Distribution of Alien Species of Macrozoobenthos on the Type and Composition of Soil in the Volga and Kama Reservoirs

E. M. Kurina^{1, *}, D. G. Seleznev², and N. G. Sherysheva^{3, 4}

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

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

³*Samara Science Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Togliatti, Russia*

⁴*Togliatti State University, Togliatti, Russia*

*e-mail: yekaterina_kurina@mail.ru

The result of studies of macrozoobenthos in the reservoirs of the Volga and Kama cascades is an assessment of the biotopic confinement of alien species. A reliably significant dependence of the abundance of polychaetes *Hypania invalida*, mollusks *Dreissena bugensis*, and amphipods *Dikerogammarus haemobaphes* on the size fraction of the soil was revealed. The dependence of the distribution of invaders — representatives of different trophic groups on the type of biotope is shown.

Keywords: macrozoobenthos, alien species, reservoirs of the Kama cascade, reservoirs of the Volga cascade, biotopic confinement

УДК 597-19(282.2)(597)

СТРУКТУРА РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ДЕЛЬТЫ р. МЕКОНГ – ВОЗМОЖНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ПРОНИКНОВЕНИЯ МОРСКИХ ВОД ВГЛУБЬ КОНТИНЕНТА

© 2023 г. М. И. Малин^{a, b, *}, И. П. Малина^a, Чыонг Ба Хай^c, Ку Нгуен Динь^c,
Ле Куанг Ман^c, Зыонг Тхи Ким Чи^c

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

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

^cЮжное отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского
и технологического центра, Хошимин, Вьетнам

*e-mail: mishuk@ibiw.ru

Поступила в редакцию 27.03.2022 г.

После доработки 06.07.2022 г.

Принята к публикации 08.08.2022 г.

Проблема проникновения морских вод в дельту р. Меконг является актуальной темой исследований разных отраслей науки. Среди причин этого явления – поднятие уровня Мирового океана, а также зарегулирование естественного стока р. Меконг в результате строительства гидросооружений. Масштабы дельты и динамичность ее водных масс усложняют организацию инструментальных наблюдений, в то время как сообщества живых организмов могут служить надежными индикаторами разнокачественности среды. Проанализирована пространственная изменчивость структуры рыбного населения дельты р. Меконг в качестве показателя проникновения морских вод вглубь континента. Состав рыбного населения на разных участках дельты определяли по уловам разноглубинного трала в январе и апреле 2021 г. В результате 74 тралений отловили и проанализировали ~15 тыс. экз. рыб. Анализ данных основан на гипотезе, что рыбное население дельты р. Меконг представлено тремя таксономическими комплексами, которые приурочены к верхнему (пресноводному), нижнему (солончатому-водному) и среднему (зоне контакта пресных и солончатых вод) участкам течения дельты. Таксономический состав пресноводного комплекса наиболее беден и представлен девятью семействами, в то время как в маргинальный (находящийся в зоне контакта) и солончатый-водный входят 26 и 23 семейства, соответственно. Представители семейств Cobitidae, Eleotridae, Plotosidae и Siluridae, обнаруженных только в зоне контакта пресных и солончатых вод, могут быть рассмотрены в качестве видов-индикаторов ее положения. Оценка значений солености, соответствующих границам маргинального комплекса, – задача дальнейших исследований. Положение границ пресноводного и солончатого-водного комплексов имеет биологический аспект и может выступать в качестве показателя проникновения морских вод вглубь дельты р. Меконг.

Ключевые слова: разноглубинный трал, кластерный анализ, таксономический комплекс, интрузия соленых вод

DOI: 10.31857/S0320965223020171, **EDN:** BTSRNT

ВВЕДЕНИЕ

Проблема проникновения морских вод в дельту р. Меконг (ДМ) – крупнейший сельскохозяйственный и рыбодобывающий регион юго-восточной Азии – ставит под угрозу благополучие ~17.5 млн местных жителей (Thang et al., 2020;

Binh et al., 2020) и является актуальной темой исследований разных отраслей науки. Среди причин этого явления указывают поднятие уровня Мирового океана в связи с изменением климата, а также зарегулирование естественного стока р. Меконг в результате строительства гидросооружений (Tuan, Chinvanno, 2011; Thang et al., 2020). Поднятие уровня моря ведет не только к затоплению территории, но в первую очередь к засолению плодородных почв, прудов аквакультуры и источников пресной воды (Tan et al., 2020), а

Сокращения: ДМ – дельта р. Меконг, МК – маргинальный комплекс, ПК – пресноводный комплекс, СК – солончатый-водный комплекс; CPUE – относительная численность таксона (улов на усилие (catch per unit effort, экз./ч)).

вероятные изменения структуры сообществ гидробионтов неизбежно отразятся на рыбодобывающей отрасли (Nuon et al., 2020).

Детальные инструментальные исследования проникновения соленых вод, проводимые в масштабе всей дельты, до настоящего времени были ограничены, а выявляемые тенденции связывались с глобальным повышением уровня Мирового океана. Некоторые оценки темпов проникновения соленых вод в ДМ выполнены методом математического моделирования (Nguyen et al., 2008; Eslami et al., 2021). Предложений по использованию структуры сообществ гидробионтов в качестве биологического индикатора продвижения морских вод вглубь ДМ до настоящего времени не было. Масштабы дельты и динамичность ее водных масс (приливно-отливные явления на фоне сезонной и многолетней динамики стока р. Меконг и уровня Мирового океана) усложняют организацию прямых инструментальных наблюдений, в то время как сообщества живых организмов могут служить надежными индикаторами разнокачественности среды.

Сообщества гидробионтов интегрально реагируют на комплекс факторов среды, включающий множество характеристик. Наиболее оперативно такие реакции проявляет рыбное население (Das, Chakrabarty, 2007; Chea et al., 2017; Huang et al., 2019; Zhang et al., 2021), поскольку рыбы, в отличие от бентосных организмов или растительности, подвижны, а в отличие от планктона — способны противостоять перемещению водных масс и распределяться на тех участках водоема, где в данный момент времени сложилось оптимальное сочетание факторов. Таксономический состав рыбного населения дельты р. Меконг очень разнообразен и представлен как эвригалинными, так и типично пресноводными или морскими видами (Rainboth, 1996; Valbo-Jorgensen et al., 2009). Имеющиеся сведения о пространственном распределении рыбного населения дельты р. Меконг указывают на его выраженную пространственную изменчивость (Болтачев и др., 2018; Karpova et al., 2021). Такие жизненно важные для рыб характеристики среды, как температура воды и концентрация растворенного кислорода, в дельте варьируют слабо (Sharov et al., 2020). Справедливо предположить, что наблюдаемые неравномерности распределения рыбного населения связаны с соленостью, следовательно, могут выступать в качестве индикатора проникновения морских вод вглубь континента при организации долгосрочного мониторинга.

Цель работы — проанализировать пространственную изменчивость структуры рыбного насе-

ления дельты р. Меконг в качестве показателя проникновения морских вод вглубь континента.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований. Дельта р. Меконг (рис. 1) сформирована двумя его рукавами: реками Хау (Бассак) и Тиен (Меконг), которые втекают на территорию Южного Вьетнама с севера и распадаются на более мелкие рукава и протоки перед впадением в Восточное море (Nguyen et al., 2008). Протяженность дельты от границы с Камбоджей до морского побережья составляет 210 км, площадь — ~39 тыс. км², средняя высота над уровнем моря 0.7–1.2 м (Binh et al., 2020). Проникновение морских вод в ДМ связано с динамикой уровня воды и зависит от приливов, сезонных изменений расходов р. Меконг, а также количества локальных атмосферных осадков. Приливы в ДМ смешанного суточного и полусуточного типа с периодом 12.25 ч, обычно в сутки наблюдаются две полные и две малые воды, высота которых варьирует на протяжении лунного цикла, а диапазон может достигать 2.5–3.5 м (Nguyen et al., 2008; Tri et al., 2014).

Климат в ДМ субэкваториального типа, с хорошо выраженными сухим (ноябрь–апрель) и влажным (май–октябрь) сезонами. В сухой сезон локальные атмосферные осадки не оказывают влияния на уровень воды в ДМ (Tri et al., 2014). Расходы р. Меконг варьируют от 1.5 до 45 тыс. м³/с в сухой и влажный сезоны соответственно. Ежегодно в марте–апреле водные массы с соленостью ~4 г/л проникают на 40–50 км вглубь ДМ, однако в засушливые годы глубина их проникновения может быть на 20–25 км выше (Binh et al., 2020).

Отлов рыб. Состав рыбного населения на разных участках ДМ определяли по траловым уловам, материал собирали в январе и апреле 2021 г. Траления проводили с борта арендованного судна разноглубинным тралом (горизонтальное раскрытие 12 м, ячея в кутке 8 мм), который вывешивали в толще воды на плавучестях, закрепленных поводцами к траловым доскам. Горизонт траления регулировали, изменяя длину поводцов от 1 до 7 м. По показаниям эхолота “Simrad EK80” глубина в местах тралений колебалась в пределах 7–27, 3–24 и 4–16 м в верхнем, среднем и нижнем течении дельты, соответственно. Параметры тралений (географические координаты начала и окончания, траекторию и скорость судна) определяли по спутниковому навигационному приемнику. Длительность одного траления составляла ~20 мин. Рыб отлавливали в светлое время суток, что позволило исключить возможное влияние суточных изменений освещенности водной толщи на их распределение, поведение, а следовательно,

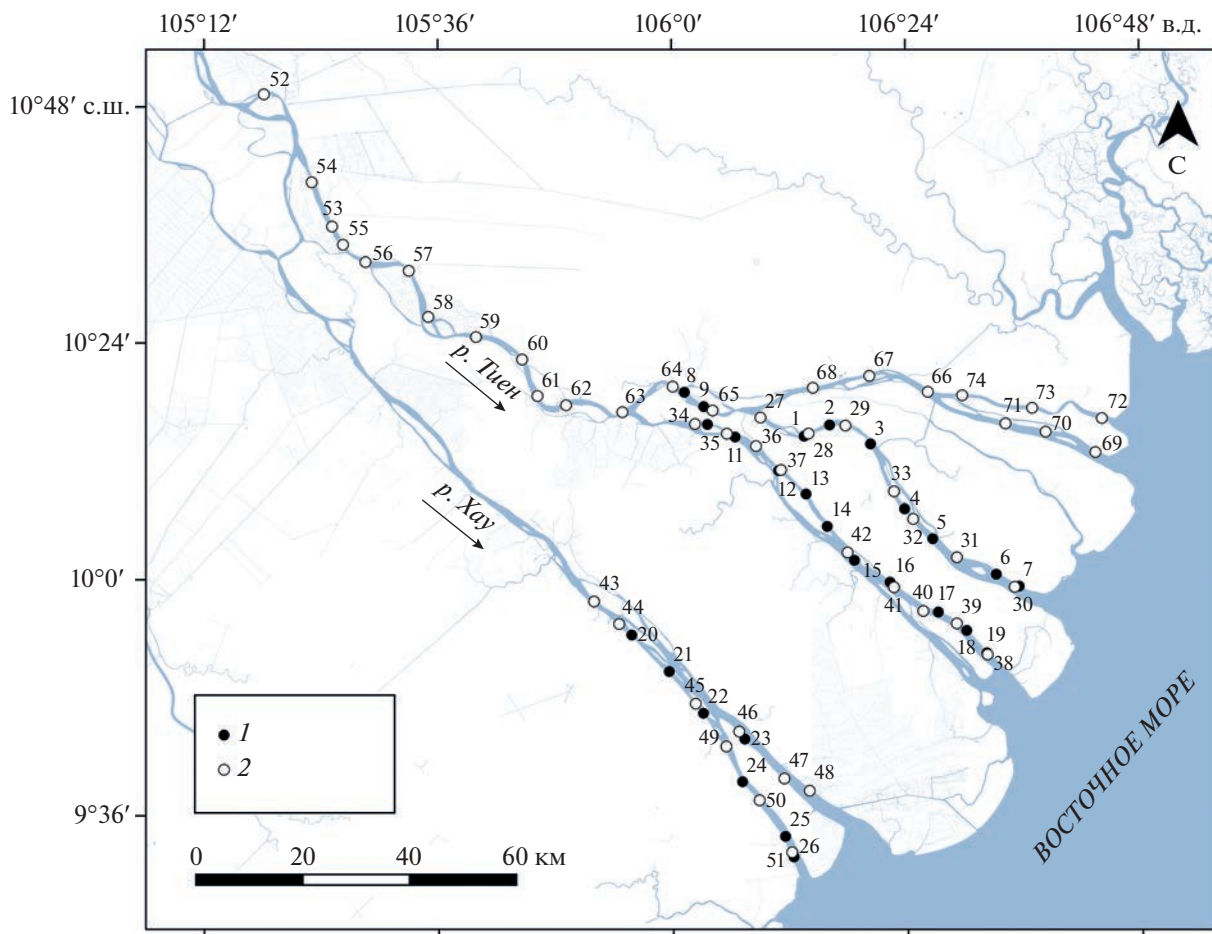


Рис. 1. Схема расположения мест лова разноглубинным тралом в дельте р. Меконг: 1 – в январе; 2 – в апреле.

и состав уловов. Улов сортировали, определяли количество рыб и их систематическую принадлежность до семейства (Rainboth, 1996; Tran et al., 2013). В результате 74 тралений отловили ~15 тыс. экз. рыб. Отловленную рыбу по возможности в живом виде возвращали в естественную среду, сохраняли в качестве коммерческого улова в пользу владельца судна, использовали в пищу, часть образцов фиксировали для уточнения таксономической принадлежности в лаборатории.

Анализ данных. Для оценки относительной численности таксона рассчитывали показатель улова на усилие (CPUE – catch per unit effort, экз./ч). Встречаемость таксона определяли как долю уловов, в которых он представлен. Пространственные изменения структуры рыбного населения оценивали методом кластерного анализа (оценивали евклидово расстояние, объединение производили методом Варда), анализировали данные о присутствии/отсутствии таксона в улове (Lasne et al., 2007; Liu et al., 2020). Анализ данных выполняли в программной среде R вер-

сии 3.6.3 (R Core Team, 2020), картографировали в геоинформационной системе Quantum GIS (QGIS) версии 3.22.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Класс лучеперых рыб в уловах разноглубинного трала в ДМ представлен 32 семействами, относящимися к девяти отрядам. Наиболее часто в уловах были обнаружены представители семейств Engraulidae, Polynemidae, Ariidae, Sciaenidae и Ambassidae. Относительно редки Sillaginidae, Cobitidae, Bregmacerotidae, Stromateidae, Loricariidae и Tetraodontidae, встреченные лишь в одном-двух уловах. Наиболее плотные скопления образуют Polynemidae, Ariidae, Clupeidae, Pangasiidae, Sciaenidae и Engraulidae – величина CPUE представителей этих таксонов в некоторых уловах превышает 400 экз./ч, для остальных семейств этот показатель не достигает значения 180 экз./ч (табл. 1). Дальнейший анализ данных основан на гипотезе, что рыбное население ДМ, характери-

Таблица 1. Таксономический состав рыб в уловах разноглубинного трала в дельте р. Меконг

Отряд	Семейство	Частота встречаемости, %	CPUE, экз./ч	
			min–max	$M \pm SD$
Clupeiformes	Engraulidae	81.1	2.0–421.3	62.4 ± 83.3
Perciformes	Polynemidae	70.3	2.0–7700.0	295.9 ± 1149.2
Siluriformes	Ariidae	64.9	1.5–3602.0	161.1 ± 518.7
Perciformes	Sciaenidae	52.7	1.9–693.8	58.4 ± 114.4
Perciformes	Ambassidae	50.0	2.0–172.7	16.6 ± 30.0
Siluriformes	Pangasiidae	41.9	1.9–1054.9	97.3 ± 236.3
Cypriniformes	Cyprinidae	39.2	1.9–45.5	8.2 ± 9.3
Clupeiformes	Clupeidae	32.4	1.9–1753.2	208.8 ± 389.0
Perciformes	Callionymidae	29.7	2.0–94.2	20.9 ± 28.0
Perciformes	Gobiidae	24.3	2.0–15.4	5.3 ± 3.6
Pleuronectiformes	Cynoglossidae	24.3	2.0–53.1	9.4 ± 13.4
Pleuronectiformes	Soleidae	18.9	2.0–25.0	5.7 ± 6.4
Siluriformes	Plotosidae	14.9	2.0–12.5	6.1 ± 3.5
Siluriformes	Akysidae	9.5	2.1–6.3	4.6 ± 1.7
Siluriformes	Siluridae	9.5	2.1–105.3	19.6 ± 38.0
Perciformes	Carangidae	8.1	1.4–37.5	9.4 ± 13.9
Perciformes	Lobotidae	8.1	2.0–4.8	2.9 ± 1.1
Perciformes	Trichiuridae	8.1	2.1–6.3	3.7 ± 2.0
Batrachoidiformes	Batrachoididae	6.8	3.1–12.5	5.8 ± 4.0
Clupeiformes	Pristigasteridae	6.8	2.1–4.2	2.9 ± 0.9
Perciformes	Eleotridae	6.8	2.4–62.5	17.3 ± 25.9
Perciformes	Scatophagidae	6.8	2.0–6.3	3.1 ± 1.8
Perciformes	Siganidae	6.8	2.7–6.1	3.9 ± 1.4
Anguilliformes	Muraenesocidae	5.4	2.1–6.1	3.6 ± 1.8
Mugiliformes	Mugilidae	5.4	2.1–16.7	5.8 ± 7.3
Perciformes	Scorpaenidae	5.4	2.9–25.0	9.3 ± 10.6
Perciformes	Sillaginidae	2.7	2.1–2.1	2.1
Cypriniformes	Cobitidae	1.4	2.0	—
Gadiformes	Bregmacerotidae	1.4	3.0	—
Perciformes	Stromateidae	1.4	3.1	—
Siluriformes	Loricariidae	1.4	2.0	—
Tetraodontiformes	Tetraodontidae	1.4	9.4	—

Примечание. “—” — показатель не рассчитывали.

зующейся значительными пространственными градиентами солености, представлено тремя таксономическими комплексами: пресноводным (ПК), солоновато-водным (СК), а также населяющим зону контакта пресных и солоноватых вод маргинальным (МК), которые приурочены к верхнему (пресноводному), нижнему (солоновато-водному) и среднему течению дельты соответ-

ственно. Применение термина “морской комплекс” взамен “солоновато-водный комплекс” по отношению к таксономической группе рыб, населяющей нижнее течение ДМ, некорректно. Концентрация солей на этом участке ниже, чем в морской воде, что связано с разбавлением речными водами, следовательно, состав рыбного населения отличается от типичного морского, но

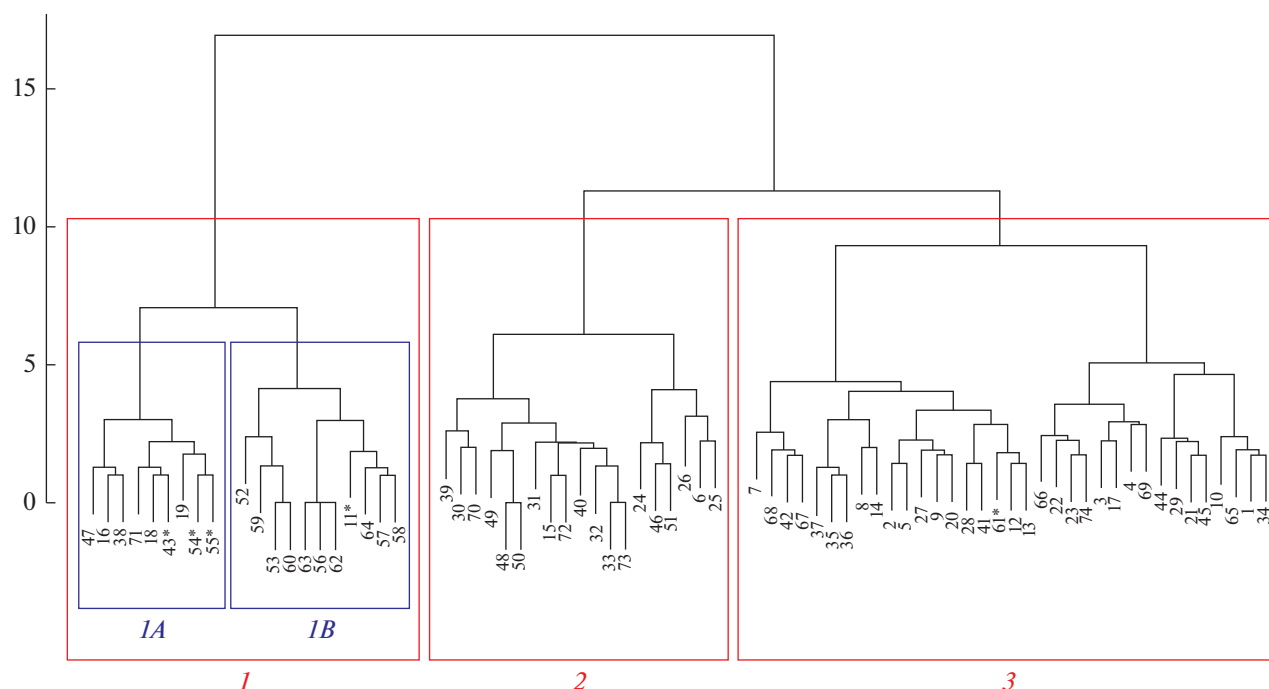


Рис. 2. Сходство таксономического состава рыб в уловах разноглубинного трала на разных участках дельты р. Меконг. Рамками выделены ветви дендрограммы, соответствующие трем группам уловов (1–3). В 1-й группе уловов прямоугольниками обозначены подгруппы (1A, 1B), звездочкой отмечены номера “выбросов”. По оси ординат – расстояние объединения.

включает в себя некоторые из таксонов, характерных последнему.

Согласно проверяемой гипотезе, на дендрограмме, отражающей сходство таксономического состава уловов, выявлены три группы наблюдений (рис. 2). Различия между группами хорошо выражены, межкластерное расстояние превышает 10 единиц. Наблюдения из первой группы пространственно распределены в верхнем (подгруппа 1B) и нижнем (подгруппа 1A, кроме уловов 54, 55) течении дельты и почти не представлены в средней ее части, за исключением уловов 11 и 43 (рис. 3). Вторая группа уловов приурочена к нижнему течению дельты и не представлена в ее верхней и средней части. Третья группа распределена ниже по течению относительно той части первой группы, которая приурочена к верховьям дельты (исключение – улов 61), и частично перекрывается с наблюдениями второй группы в нижней ее части.

Характер пространственного распределения наблюдений разных групп позволяет определить их принадлежность к одному из трех таксономических комплексов, наличие которых в ДМ предполагается проверяемой гипотезой. Так, солоновато-водный комплекс представлен второй группой уловов, а также частью уловов первой группы

(подгруппа 1A). Наблюдения третьей группы соответствуют маргинальному комплексу, а уловы подгруппы 1B – пресноводному.

Пространственное положение уловов 11, 43, 54, 55 и 61 противоречит их классификации, выполненной по результатам кластерного анализа, в связи с чем эти наблюдения отнесены к “выбросам”. В составе таких уловов обнаружены от 1 до 199 экз. рыб, относящихся к одному–семи семействам (табл. 2). Таксономический и количественный состав уловов 54 и 55 сходен, их основу составляют Clupeidae, относительная численность которых достигает высоких значений 213–440 экз./ч. Состав уловов 11 и 61 более разнообразен, относительная численность рыб – низкая. Улов 43 состоит из 1 экз. Ambassiidae.

Принадлежность “выбросов” к таксономическим комплексам была пересмотрена на основании их пространственного положения в дельте, а также согласно результатов классификации соседних наблюдений: уловы 54, 55 и 61 отнесены к пресноводному комплексу, а 11 и 43 – к маргинальному.

Таксономический состав пресноводного комплекса наиболее беден и представлен девятью семействами (табл. 3). Наиболее часто встречаются Clupeidae и Cyprinidae, представители этих таксо-

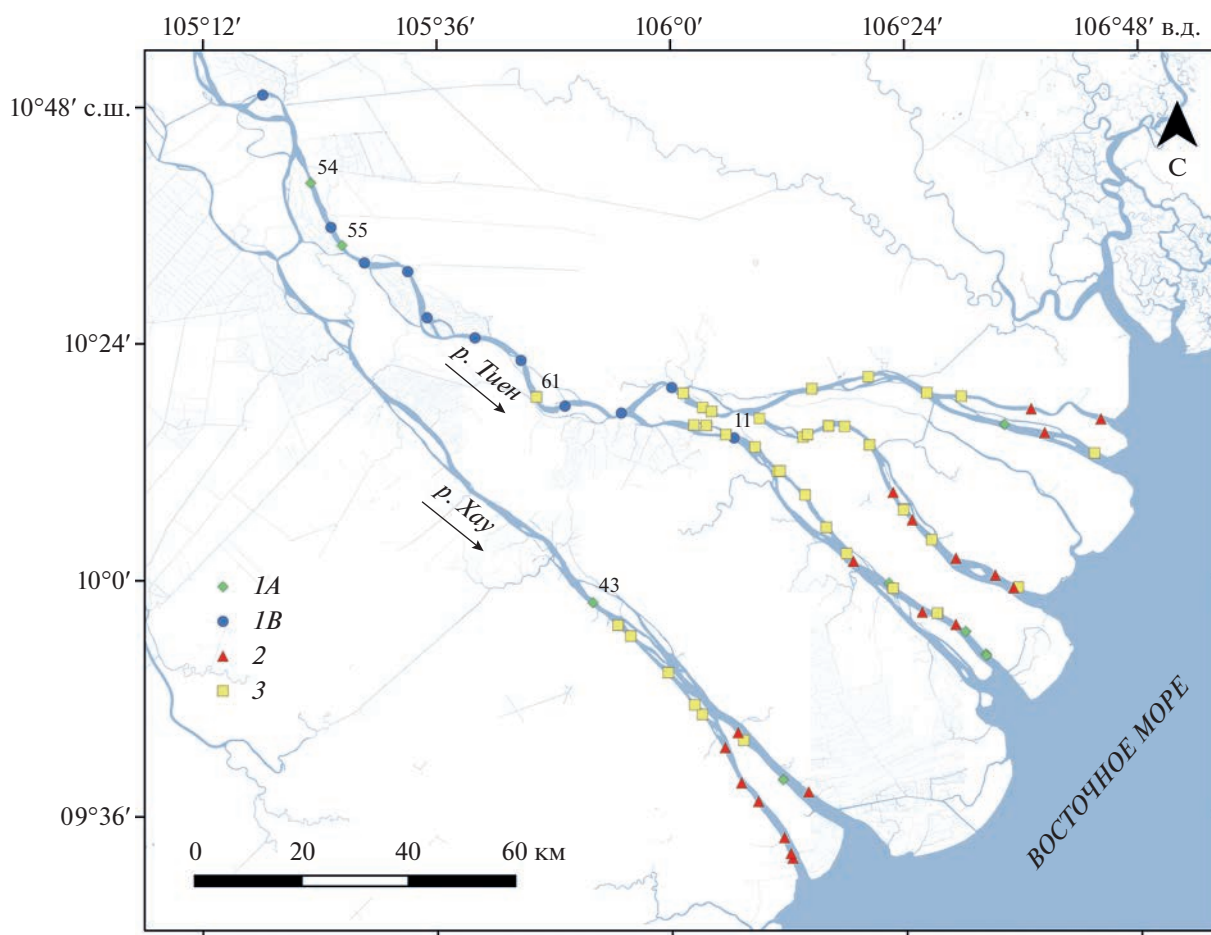


Рис. 3. Пространственное распределение уловов разных групп (1А, 1В, 2, 3) в дельте р. Меконг. Цифрами отмечены номера уловов, обсуждаемые в тексте как “выбросы”.

нов обнаружены в 92 и 85% уловов соответственно. Семейства *Ambassidae* и *Engraulidae* также широко распространены в уловах ПК, они отмечены более чем в половине наблюдений. Доминирующие в общей совокупности уловов разноглубинного трала в ДМ таксоны *Ariidae* и *Sciaenidae* (табл. 1) отсутствуют в ПК, а представители широко распространенного семейства *Polynemidae* отмечены лишь в 23% наблюдений.

Наиболее богат таксономический состав маргинального комплекса, в который входят 26 семейств рыб (табл. 3). Роль представителей *Clupeidae* и *Cyprinidae*, преобладающих в ПК, уменьшается — среди уловов МК эти семейства встречаются в два–три раза реже. Обычные для ПК *Ambassidae* и *Engraulidae* здесь также широко представлены, а частота встречаемости *Callionymidae*, *Polynemidae* и *Pangasiidae* возрастает в несколько раз. Представители семейств *Ariidae* и *Sciaenidae*, отсутствующих в ПК, в составе МК становятся обычными и даже массовыми. По ме-

ре продвижения к морской границе дельты, эти семейства займут доминирующее положение и будут встречаться в каждом улове группы 2 в составе СК. Частота встречаемости семейств *Cobitidae*, *Eleotridae*, *Plotosidae* и *Siluridae* невысока, но их представители отмечены только в составе МК. К группе таких таксонов можно отнести и *Akysidae*, поскольку в составе ПК это семейство представлено одним экземпляром в улове 64, полученном вблизи условной границы между ПК и МК (рис. 1, рис. 3).

В состав солоновато-водного комплекса входят 23 семейства, в группе 2 представлены все эти таксоны, а в подгруппе 1А — лишь 6 из них (табл. 3). В уловах этого комплекса уменьшается роль *Ambassidae*, *Clupeidae*, *Cyprinidae* и *Pangasiidae*, типичных для ПК и МК. Семейства *Engraulidae* и *Polynemidae* представлены более чем в 80% наблюдений группы 2, как и в уловах МК (группа 3). Представители *Ariidae* и *Sciaenidae* присутствуют во всех уловах группы 2. В составе подгруппы 1А

наиболее часто встречаются Engraulidae и Sciaenidae. Представители семейств Bregmacerotidae, Muraenesocidae, Pristigasteridae, Scorpaenidae, Siganidae и Trichiuridae встречаются только в составе солоновато-водного комплекса.

Наблюдения СК и МК частично перекрываются в нижнем течении ДМ, в то время как ПК и МК пространственно разделены (рис. 4). Положение условной границы между ПК и МК достаточно однозначно, поскольку она разделяет две неперекрывающиеся группы наблюдений. Граница, отделяющая СК от МК, проходит немного выше по течению относительно наблюдений СК, наиболее удаленных от морского края дельты. По результатам наблюдений, выполненных на протяжении сухого сезона 2021 г., расстояние от морского края ДМ до границ СК и ПК было 34 и 78 км, соответственно. Примечательно, что изогалина 4 г/л, положение которой принимают в качестве индикатора проникновения морских вод вглубь континента (Binh et al., 2020), во время сухого сезона 2016 г. была расположена между текущими границами ПК и СК, а ее форма отчасти сходна с последней (рис. 4). Возможность определения положения границ ПК и СК описываемым методом создает предпосылки для районирования ДМ по признаку сходства таксономического состава рыбного населения, определяемого по уловам разноглубинного трала.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Паттерны таксономического и количественного состава рыбного населения, наблюдаемые вдоль течения крупных тропических рек, связаны с закономерным изменением условий среды обитания по мере продвижения от истока к устью, в том числе с наличием градиентов соответствующих факторов, таких как скорость течения, температура, состав и концентрация растворенных веществ, характер донного рельефа и грунта, морфологические особенности водотока, высота над уровнем моря и др. (Wu et al., 2011; Liu et al., 2020; Miranda et al., 2022). В ДМ наиболее значимым для биоты градиентом, наблюдаемым на протяжении десятков километров, является изменение солёности (Cuyus, Blaber, 1992; Yuan et al., 2020), а колебания таких критических для гидробионтов факторов, как температура воды и концентрация растворенного кислорода, незначительны (Binh et al., 2020; Sharov et al., 2020). Градиент солёности — важнейший фактор, формирующий пространственную структуру рыбного населения ДМ. Так, в ее верхнем течении доминируют пресноводные представители семейств Cyprinidae и Clupeidae, которые в этой

Таблица 2. Состав уловов разноглубинного трала в дельте р. Меконг, обсуждаемых в тексте как “выбросы”

Семейство	Номер траления				
	11	43	54	55	61
Ambassidae	$\frac{2}{4.2}$	$\frac{1}{3.0}$	—	—	$\frac{10}{28.6}$
Clupeidae	$\frac{1}{2.1}$	—	$\frac{68}{212.5}$	$\frac{198}{440.0}$	—
Cynoglossidae	$\frac{3}{6.3}$	—	—	—	—
Cyprinidae	$\frac{1}{2.1}$	—	—	—	$\frac{4}{11.4}$
Engraulidae	$\frac{2}{4.2}$	—	$\frac{1}{3.1}$	$\frac{1}{2.2}$	—
Mugilidae	$\frac{1}{2.1}$	—	—	—	—
Pangasiidae	$\frac{2}{4.2}$	—	—	—	$\frac{5}{14.3}$
Polynemidae	—	—	$\frac{1}{3.1}$	—	$\frac{1}{2.9}$

Примечание. Над чертой — количество рыб в улове, экз.; под чертой — CPUE, экз./ч; “—” — семейство не представлено в улове.

части дельты представлены борнейским речным шпротом *Clupeoides borneensis* Bleeker. В то же время Batrahoididae, Bregmacerotidae, Carangidae, Mugilidae, Muraenesocidae, Pristigasteridae, Scatophagidae, Scorpaenidae, Siganidae, Sillaginidae, Stromateidae, Tetraodontidae и Trichiuridae, относящиеся к морской фауне (Rainboth, 1996), отмечены в нижнем течении дельты в составе СК, а также в той части наблюдений МК, которая пространственно перекрывается с СК. Сравнительно редкие Cobitidae, Eleotridae, Plotosidae и Siluridae обнаружены только в составе МК, в среднем течении, в то время как эвригалинные и массовые Ambassidae, Engraulidae и Polynemidae присутствуют на всех участках дельты, поскольку обитают в широком диапазоне концентраций растворенных солей (табл. 1, табл. 3). Описываемый паттерн пространственного распределения рыбного населения не противоречит и согласуется с гипотезой, предполагающей наличие трех таксономических комплексов (ПК, СК и МК), которые приурочены к верхнему (пресноводному), нижнему (солоновато-водному) и среднему течению ДМ соответственно.

Причина разделения отнесенных к СК наблюдений на две части (группу 2 и подгруппу 1А) свя-

Таблица 3. Частота встречаемости (%) семейств рыб в уловах пресноводного, маргинального и солоновато-водного комплексов дельты р. Меконг

Семейство	Пресноводный (подгруппа 1В)	Маргинальный (группа 3)	Солоновато-водный	
			(группа 2)	(подгруппа 1А)
Akysidae	7.69	16.67	—	—
Ambassidae	61.54	72.22	15.79	—
Ariidae	—	80.56	100.00	—
Batrahoididae*	—	11.11	5.26	—
Bregmacerotidae*	—	—	5.26	—
Callionymidae	7.69	52.78	10.53	—
Carangidae*	—	5.56	21.05	—
Clupeidae	92.31	27.78	5.26	16.67
Cobitidae	—	2.78	—	—
Cynoglossidae	7.69	38.89	15.79	—
Cyprinidae	84.62	44.44	10.53	—
Eleotridae	—	13.89	—	—
Engraulidae	61.54	88.89	84.21	66.67
Gobiidae	—	30.56	36.84	—
Lobotidae	—	13.89	5.26	—
Loricariidae	—	2.78	—	—
Mugilidae*	—	2.78	15.79	—
Muraenesocidae*	—	—	21.05	—
Pangasiidae	38.46	69.44	5.26	—
Plotosidae	—	30.56	—	—
Polynemidae	23.08	86.11	89.47	16.67
Pristigasteridae*	—	—	21.05	16.67
Scatophagidae*	—	5.56	15.79	—
Sciaenidae	—	47.22	100.00	50.00
Scorpaenidae*	—	—	21.05	—
Siganidae*	—	—	26.32	—
Sillaginidae*	—	5.56	—	—
Siluridae	—	19.44	—	—
Soleidae	—	27.78	21.05	—
Stromateidae*	—	2.78	—	—
Tetraodontidae*	—	2.78	—	—
Trichiuridae*	—	—	26.32	16.67

Примечание. “—” — представители семейства отсутствуют в улове; “*” — представители морской фауны.

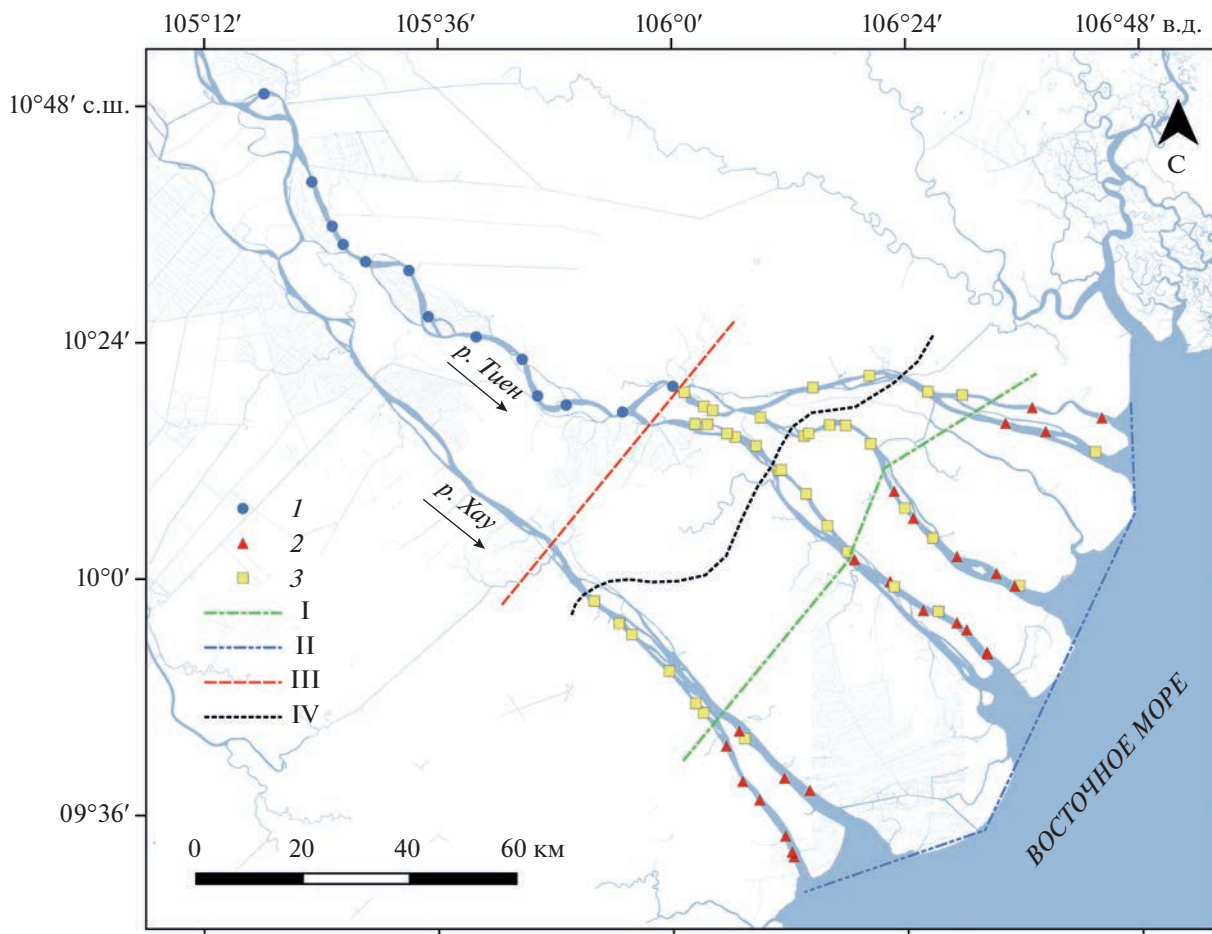


Рис. 4. Схема районирования дельты Меконга по признаку сходства таксономического сходства уловов разноглубинного трала по состоянию на январь–апрель 2021 г. Таксономический комплекс: 1 – пресноводный; 2 – солоновато-водный; 3 – маргинальный. Условная граница: I – морской край дельты; II – граница солоновато-водного комплекса; III – граница пресноводного комплекса; IV – изогалина 4 г/л по состоянию на 2016 г. (по: Binh et al., 2020).

зана с особенностью работы разноглубинного трала в условиях ДМ. В состав группы 2 входит богатый перечень таксонов, представители которых ведут пелагический и придонный образ жизни, в составе уловов подгруппы 1А, полученных в той же части ДМ, придонные рыбы (Ariidae, Gobiidae и Soleidae) отсутствуют. Особенности рельефа дна и недостаточная глубина на некоторых участках дельты приводят к тому, что на протяжении всего траления или его части разноглубинный трал работает как донный и улавливает не только пелагических, но и донных рыб. В таких случаях в улове в значительном количестве присутствует мусор естественного и антропогенного происхождения, что подтверждает контакт орудия лова с грунтом. Описываемая особенность работы орудия лова не является его недостатком, однако должна учитываться при интерпретации результатов: часть уловов характеризует пелагическую и донную составляющую рыбного насе-

ления, остальные – только пелагическую часть. Глубины в верхнем течении ДМ больше, чем в средней и нижней ее части, поэтому уловы ПК отражают пелагическую составляющую рыбного населения этого участка, что очевидно служит причиной отсутствия в них массового эвригалинного сем. Ariidae. Таксономическое сходство уловов ПК (подгруппа 1В) и части уловов СК (подгруппа 1А), ставшее причиной их объединения в группу 1 (рис. 2), объясняется отсутствием в их составе рыб, ведущих придонный образ жизни. Таким образом, донный рельеф, разнокачественность которого в пределах ДМ косвенно показана в настоящей работе, влияет на состав уловов разноглубинного трала, однако его роль в формировании пространственного паттерна структуры рыбного населения – задача дальнейших исследований.

В состав рыбного населения ДМ входят широко распространенные и многочисленные эврига-

линные представители семейств Engraulidae, Polynemidae, Ambassidae и др. (табл. 1). Их пространственное распределение слабо связано с соленостью среды, соответственно паттерн распределения этих рыб мало пригоден для мониторинга проникновения соленых вод вглубь континента. В то же время ряд таксонов локализован в строго определенной части дельты, что вероятно связано с оптимальными избираемыми диапазонами солености. Наибольший интерес вызывают обнаруженные в зоне контакта пресных и солоноватых вод сем. Cobitidae, Eleotridae, Plotosidae и Siluridae, представители которых могут быть рассмотрены в качестве видов-индикаторов ее положения, как это сделано в ряде работ на примере других эстуарных систем (Whitfield, Elliot, 2002; Steichen, Quigg, 2018). Однако относительная численность этих таксонов мала (табл. 1), и попытка районирования ДМ только лишь на основании сведений об их распределении потребует кратного увеличения объемов собираемого материала, либо проведения экспериментальных работ по выявлению их пластичности. В целом стоит признать удачным предлагаемый комплексный подход, комбинирующий результаты анализа таксономического состава уловов, отражающих пелагическую и придонную составляющую рыбного населения, с особенностями пространственного распределения выявленных групп наблюдений.

В рамках данной работы не проводили измерения концентрации растворенных солей в местах лова, поэтому не представляется возможным указать диапазоны солености, в которых обитают представители описанных таксономических комплексов. Изогалина 4 г/л (принятый рядом авторов показатель проникновения морских вод вглубь ДМ), равноудалена от текущих границ ПК и СК. Указанное на рис. 4 положение изогалины определено в засушливом 2016 г. (Binh et al., 2020), и в настоящее время она может располагаться существенно ближе к границе СК или ПК. Имеющие биологический смысл границы ПК и СК могут выступать в качестве более надежного показателя проникновения морских вод вглубь ДМ по сравнению с инструментальными методами, применение которых зачастую не позволяет выявить кратковременные колебания солености, вызванные сочетанием ряда случайных факторов, воздействующих на расход и уровень воды в дельте. От живых систем ожидаема толерантность и устойчивость к кратковременному нарушению оптимальных условий обитания, в то же время рыбы обладают достаточной мобильностью для перемещения из неблагоприятных участков в случае перманентности негативного воздействия

факторов. Определение значений солености, соответствующих границам ПК и СК, — задача дальнейших исследований, выполнение которой необходимо для сопоставления с результатами ранее проведенных инструментальных наблюдений.

Выводы. Комплексный подход, основанный на оценке сходства таксономического состава рыбного населения по уловам разноглубинного трала, выявлении пресноводного, маргинального и солоновато-водного комплексов в совокупности с анализом их пространственного распределения в дельте р. Меконг, — перспективный и обоснованный способ наблюдения за динамикой проникновения морских вод вглубь континента, и может быть применим при организации долгосрочного мониторинга. В условиях дельты р. Меконг разноглубинный трал является орудием лова, предоставляющим достаточную информацию для исследований предлагаемым методом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Южного отделения Тропического научно-исследовательского и технологического центра (Вьетнам) за помощь в сборе материала и организацию экспедиционных выездов, а также двум анонимным рецензентам, благодаря которым рукопись стала более информативна и лучше структурирована.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала осуществлен при финансовой поддержке Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (тема НИР “Эколан Э-3.4 “Экосистема реки Меконг в условиях глобальных климатических изменений и антропогенного воздействия”); анализ материала и подготовка статьи — в рамках темы “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков” госзадания Института биологии внутренних вод РАН (№ 121051100104-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Статкевич С.В. и др. 2018. Особенности количественного распределения рыб и десятиногих ракообразных в дельте реки Меконг в меженный период 2018 г. // Мор. биол. журн. Т. 3. № 4. С. 14.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.4.02>
- Binh D.V., Kantoush S.A., Saber M. et al. 2020. Long-term alterations of flow regimes of the Mekong River and adaptation strategies for the Vietnamese Mekong Delta // J. Hydrology: Regional Studies. V. 32. P. 100742.
<https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2020.100742>

- Chea R., Lek S., Ngor P., Grenouillet G.* 2017. Large-scale patterns of fish diversity and assemblage structure in the longest tropical river in Asia // *Ecol. Freshwater Fish.* V. 26. № 4. P. 575.
<https://doi.org/10.1111/eff.12301>
- Cyrus D.P., Blaber S.J.M.* 1992. Turbidity and salinity in a tropical northern Australian estuary and their influence on fish distribution // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 35. № 6. P. 545.
[https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(05\)80038-1](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(05)80038-1)
- Das S.K., Chakrabarty D.* 2007. The use of fish community structure as a measure of ecological degradation: A case study in two tropical rivers of India // *BioSystems.* V. 90. № 1. P. 188.
<https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2006.08.003>
- Eslami S., Hoekstra P., Kernkamp H.W.J. et al.* 2021. Dynamics of salt intrusion in the Mekong Delta: results of field observations and integrated coastal–inland modelling // *Earth Surf. Dynam.* V. 9. № 4. P. 953.
<https://doi.org/10.5194/esurf-9-953-2021>
- Huang J., Huang L., Wu Z. et al.* 2019. Correlation of fish assemblages with habitat and environmental variables in a headwater stream section of Lijiang River, China // *Sustainability.* V. 11. № 4. P. 1135.
<https://doi.org/10.3390/su11041135>
- Karpova E.P., Boltachev A.R., Ablyazov E.R. et al.* 2021. Spatial variations in fish abundance in the Mekong Delta // *Russ. J. Ecol.* V. 52. № 2. P. 146.
<https://doi.org/10.1134/S1067413620050082>
- Lasne E., Bergerot B., Lek S., Laffaille P.* 2007. Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France) // *River Res. Appl.* V. 23. № 8. P. 877.
<https://doi.org/10.1002/rra.1030>
- Liu F., Wang J., Zhang F.-B. et al.* 2020. Spatial organisation of fish assemblages in the Chishui River, the last free-flowing tributary of the upper Yangtze River, China // *Ecol. Freshwater Fish.* V. 30. № 1. P. 48.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/eff.12562>
- Miranda R., Rios-Touma B., Falconi-Lopez A. et al.* 2022. Evaluating the influence of environmental variables on fish assemblages along Tropical Andes: considerations from ecology to conservation // *Hydrobiologia.* V. 849. № 20. P. 4569.
<https://doi.org/10.1007/s10750-021-04726-3>
- Nguyen A.D., Savenije H.H.G., Pham D.N., Tang D.T.* 2008. Using salt intrusion measurements to determine the freshwater discharge distribution over the branches of a multi-channel estuary: The Mekong Delta case // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* V. 77. № 3. P. 433.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.10.010>
- Nuon V., Lek S., Ngor P.B. et al.* 2020. Fish community responses to human-induced stresses in the Lower Mekong Basin // *Water.* V. 12. № 12. P. 3522.
<https://doi.org/10.3390/w12123522>
- R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rainboth W.J.* 1996. Fishes of the Cambodian Mekong. FAO species identification field guide for fishery purposes. Rome: FAO.
- Sharov A.N., Tsvetkov A.I., Korneva L.G., Dinh C.N.* 2020. Phytoplankton of the delta of the Mekong River during the dry season // *Biosystems Diversity.* V. 28. № 3. P. 329.
<https://doi.org/10.15421/012041>
- Steichen J.L., Quigg A.* 2018. Fish species as indicators of freshwater inflow within a subtropical estuary in the Gulf of Mexico // *Ecol. Indic.* V. 85. Suppl. A. P. 180.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.018>
- Tan L.V., Tran T., Loc H.H.* 2020. Soil and water quality indicators of diversified farming systems in a saline region of the Mekong Delta, Vietnam // *Agriculture (Basel, Switz.).* V. 10. № 2. P. 38.
<https://doi.org/10.3390/agriculture10020038>
- Thang N.C., Ngoc H.H., Tuet T.T.* 2020. Climate change adaptation policies of Vietnam in the Mekong Delta // *Russ. J. Vietnam Stud. Series 2.* № 3. P. 36.
<https://doi.org/10.24411/2618-9453-2020-10023>
- Tri D.Q., Don N.C., Ching C.Y., Mishura P.K.* 2014. Modeling the influence of river flow and salinity intrusion in the Mekong River Estuary, Vietnam // *Lowland Technol. Int.* V. 16. № 1. P. 14.
https://doi.org/10.14247/lti.16.1_14
- Tran D.D., Shibukawa K., Nguyen P.T. et al.* 2013. Fishes of the Mekong Delta, Vietnam. Can Tho: Can Tho University Publishing House.
- Tuan L.A., Chinvanho S.* 2011. Climate change in the Mekong River Delta and key concerns on future climate threats // *Environmental Change and Agricultural Sustainability in the Mekong Delta.* Dordrecht: Springer. P. 207.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-0934-8_12
- Valbo-Jorgensen J., Coates D., Hortle K.* 2009. Chapter 8 – Fish diversity in the Mekong River basin // *The Mekong: Biophysical environment of an International river basin.* Amsterdam: Elsevier Publishers. P. 161.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374026-7.00008-5>
- Whitfield A.K., Elliott M.* 2002. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future // *J. Fish Biol.* V. 61. P. 229.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01773.x>
- Wu J., Wang J., He Y., Cao W.* 2011. Fish assemblage structure in the Chishui River, a protected tributary of the Yangtze River // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* V. 400. № 11.
<https://doi.org/10.1051/kmae/2011023>
- Yuan D., Chen L., Luan L. et al.* 2020. Effect of salinity on the zooplankton community in the Pearl river estuary // *J. Ocean Univ. China.* V. 19. № 6. P. 1389.
<https://doi.org/10.1007/s11802-020-4449-6>
- Zhang C., Zhu R., Sui X. et al.* 2021. Understanding patterns of taxonomic diversity, functional diversity, and ecological drivers of fish fauna in the Mekong River // *Global Ecol. Conserv.* V. 28. e01711.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01711>

Organisation of Fish Assemblage in the Mekong Delta as a Potential Indicator of Salt Water Intrusion

M. I. Malin^{1, 2, *}, I. P. Malina¹, Truong Ba Hai³, Cu Nguyen Dinh³,
Le Quang Man³, and Duong Thi Kim Chi³

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

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

³*Southern Branch of the Joint Russia-Vietnam Tropical Science and Technology Research Center, Ho Chi Minh City, Vietnam*

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

The problem of salt water intrusion into the Mekong Delta is a research topic involving various branches of science. Among the causes of this phenomenon are global sea level rise and regulation of the natural river discharge due to hydropower dam construction. The scale of the delta and its water dynamics complicate instrument-based observations. Meanwhile, communities of living organisms can serve as indicators of environmental heterogeneity. This study aimed to analyze the spatial variability of fish assemblage organisation in the Mekong Delta for use as an indicator of salt water intrusion. The composition of fish assemblages in different parts of the delta were determined by midwater trawl catches during January and April 2021. A total of ~15 thousand individual fish from 74 trawl hauls were captured and analyzed. The null hypothesis was that the fish assemblages in the Mekong Delta are represented by three taxonomic complexes that are localized in the upper course (freshwater), the lower course (brackish) and the middle course (zone of the contact of the fresh and brackish waters) of the delta. The taxonomic composition of the freshwater complex is the most poor and is represented by 9 families. Meanwhile, marginal (the contact zone) and brackish complexes include 26 and 23 families, respectively. Specimens of families Cobitidae, Eleotridae, Plotosidae and Siluridae that are only found in the zone of contact of fresh and brackish waters could be considered as indicator species of its position. The actual boundaries of the brackish and freshwater complexes were determined and the distance from them to the marine delta edge equals 34 and 78 km, respectively. Assessment of the salinity values that correspond to the complex boundaries is a task for future investigation. The position of the boundaries of freshwater and brackish fish taxonomic complexes has a biological basis and could be used as an indicator of salt water intrusion into the Mekong Delta.

Keywords: midwater trawl, cluster analysis, taxonomic complex, salt water intrusion

УДК 597.5–115(28)(560)

РАЦИОН И ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ ИНВАЗИВНОЙ ГАМБРУЗИИ ХОЛЬБРУКА *Gambusia holbrooki* (Teleostei: Poeciliidae) В ПРОТОЧНЫХ И НЕПРОТОЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ ТУРЦИЯ)¹

© 2023 г. Гюлшах Сач^a, *

^aСтамбульский университет, факультет водных наук, кафедра управления морскими и пресноводными ресурсами,
Лалели, Стамбул, Турция

*e-mail: gulsahsac@gmail.com

Поступила в редакцию 13.10.2021 г.

После доработки 22.04.2022 г.

Принята к публикации 15.08.2022 г.

Чтобы понять успех инвазии чужеродных видов рыб, важно определить ее основные фундаментальные конкурентные характеристики — толерантность к различиям в среде обитания и пластичность питания. Путем изучения рациона и экологии питания *Gambusia holbrooki* Girard, 1859, обитающего в проточных и непроточных водах, определены инвазивные характеристики этого чужеродного вида рыб. Всего исследовано 164 экз. *G. holbrooki* (SL 1.4–4.3 см) из проточных местообитаний и 101 экз. (SL 1.6–3.3 см) из непроточных. Пищевой спектр рыб в непроточных местообитаниях состоял из 11 видов пищи, преимущественно двукрылых Diptera (80.9 MI%) и растений (11.8 MI%). В непроточных местообитаниях вид потреблял 10 различных видов пищи, среди них доминировали двукрылые (96.0 MI%), далее следовали группы зоопланктона (Cladocera — 2.2 MI% и Copepoda — 0.8 MI%) с очень низкими значениями. Рыбы, обитавшие и в проточных, и в непроточных местообитаниях, демонстрировали общую стратегию питания. Хотя важность каждого объекта питания в рационе указывала на универсальность, наличие двукрылых с высокими значениями свидетельствовало об относительно узкой пищевой нише рыбы в обоих местообитаниях. В рационе *G. holbrooki* наблюдали онтогенетические изменения, разнообразие и объем потребляемой пищи возрастали с увеличением размера рыбы. Полученные результаты свидетельствуют, что *G. holbrooki* может составить пищевую конкуренцию местным видам рыб в регионе, питаясь, в основном, двукрылыми, которые тоже служат важным источником пищи для большинства местных рыб и их молоди.

Ключевые слова: рацион питания, Diptera, пищевая стратегия, пищевое разнообразие, онтогенетическая изменчивость

DOI: 10.31857/S0320965223020092, EDN: MLJXGL

Diet and Feeding Ecology of the Invasive *Gambusia holbrooki* (Teleostei: Poeciliidae) in Lotic and Lentic Habitats (Northwestern Part of Turkey)

Gülşah Saç*

Istanbul University, Faculty of Science, Department of Biology, Vezneciler, İstanbul, Turkey

*e-mail: gulsahsac@gmail.com

Received October 13, 2021; revised April 22, 2022; accepted August 15, 2022

Abstract—In order to understand the success of the invasion of a non-native fish, it is important to determine its fundamental competition characteristics such as its tolerance to habitat differences and feeding plasticity. This study aimed to determine the invasive characteristics of *Gambusia holbrooki* Girard, 1859 by investigating the diet and feeding ecology of this non-native fish inhabited in lotic and lentic habitats. A total of 164 *G. hal-*

¹ 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>.

brookii specimens (*SL* 1.4–4.3 cm) were investigated from the lotic habitats, while 101 (*SL* 1.6–3.3 cm) ones were from the lentic habitats. The food spectrum of the fish in lotic habitats was composed of 11 food items predominantly of the Diptera (80.9, MI%) and Plant (11.8, MI%). In lentic habitats, the species consumed 10 different food types, and Diptera (96.0, MI%) was followed by the low values of zooplankton groups (Cladocera; 2.2, MI% and Copepoda; 0.8, MI%). The fish that inhabited both lotic and lentic habitats have shown a generalist feeding strategy; while the importance of each food item in the diet indicated the generalization, Diptera presented with high values was the evidence of a relatively narrow niche of the fish in both habitats. An ontogenetic shift was observed in the diet of *G. holbrooki* and while the diet of juveniles was more limited, the diversity and sizes of food items consumed have increased in parallel with the increase in the size of the fish. With these results, it was thought that *G. holbrooki* could show a food competition with native fish species in the region by feeding mainly on Diptera, which is also an important food source for most of the native fishes and their young individuals.

Keywords: diet, Diptera, feeding strategy, food diversity, ontogenetic variation

УДК 597-19(660):504.054

РЫБЫ, ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ В РЕЧНЫХ СИСТЕМАХ ТУРЕЦКОЙ ФРАКИИ (СЕВЕРО-ЗАПАД ТУРЦИИ)¹

© 2023 г. Мюфит Озулуг^a, Осджан Гайгусуз^{b, *}, Чигдем Гюрсой Гайгусуз^c,
Нилгюн Кая^d, Гюлшах Сач^b

^aСтамбульский университет, факультет естественных наук, кафедра биологии, Везнечилер, Стамбул, Турция

^bСтамбульский университет, факультет водных наук, кафедра управления морскими и пресноводными ресурсами, Лалели, Стамбул, Турция

^cУниверситет Тракия, Кешанская профессиональная средняя школа, Кешан, Эдирне, Турция

^dСтамбульский университет, Институт последипломного образования в области науки и техники, Везнечилер, Стамбул, Турция

*e-mail: ozcan.gaygusuz@istanbul.edu.tr

Поступила в редакцию 22.11.2021 г.

После доработки 29.06.2022 г.

Принята к публикации 03.08.2022 г.

За последние 30 лет естественной жизни во внутренних водах Турецкой Фракии угрожали загрязнение воды, ухудшение целостности рек, присутствие чужеродных или инвазивных рыб и засуха. Целью настоящей работы было определение современного состояния ихтиофауны в речных системах Турецкой Фракии в условиях этих угроз. Полевые исследования проводились на 164 участках отбора проб в бассейнах рек Мармара и Мири-Юджин в период с июля по август 2017 г. Всего определено 36 видов пресноводных рыб, принадлежащих 12 семействам (Acheilognathidae, Atherinidae, Centrarchidae, Cobitidae, Cyprinidae, Esocidae, Gobiidae, Gobionidae, Leuciscidae, Percidae, Poeciliidae, and Salmonidae). Самым распространенным видом в регионе был *Cobitis strumicae*, за ним следовали *Rhodeus amarus* и *Squalius orpheus*. Впервые в работе представлена подробная информация о распространении видов *Barbus tauricus*, *Chondrostoma vardarensis*, *Cobitis strumicae*, *Squalius orpheus* и *Vimba melanops*.

Ключевые слова: водоток, р. Эргене, инвазивные рыбы, р. Мерич, загрязнение воды

DOI: 10.31857/S0320965223020195, **EDN:** BUDTJW

Fishes Encountered in the Turkish Thrace River Systems (Northwestern Turkey)

Müfit Özuluğ^a, Özcan Gaygusuz^{b, *}, Çiğdem Gürsoy Gaygusuz^c, Nilgün Kaya^d, and Gülşah Saç^a

^aFaculty of Science, Department of Biology, Istanbul University, Vezneciler, Istanbul, Turkey

^bDepartment of Marine and Freshwater Resources Management, Istanbul University, Faculty of Aquatic Sciences, Vezneciler, Istanbul, Turkey

^cKeşan Vocational High School, Trakya University, Keşan, Edirne, Turkey

^dInstitute of Graduate Studies in Science and Engineering, Istanbul University, Vezneciler, Istanbul, Turkey

*e-mail: ozcan.gaygusuz@istanbul.edu.tr

In the last 30 years, the natural life in the inland waters of the Turkish Thrace has been threatened by water pollution, deterioration of river continuity, the presence of non-native or invasive fish, and drought. The aim of the present study was to determine the recent status of fish fauna in the river systems lying at the Turkish Thrace, under these threats. The field surveys were conducted in a total of 164 sampling sites in both Mar-mara and Meriç-Ergene water basins between July and August 2017. A total of 36 freshwater fish species representing 12 families (Acheilognathidae, Atherinidae, Centrarchidae, Cobitidae, Cyprinidae, Esocidae, Gobiidae, Gobionidae, Leuciscidae, Percidae, Poeciliidae, and Salmonidae) were determined. The most wide-

¹ 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>.

spread species of the region was *Cobitis strumicae* and it was followed by *Rhodeus amarus* and *Squalius orpheus*. This study provides first detailed information on the distribution of the species of *Barbus tauricus*, *Chondrostoma vardarense*, *Cobitis strumicae*, *Squalius orpheus*, and *Vimba melanops*.

Keywords: stream, Ergene River, invasive fish, Meriç River, water pollution

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ВОДЯНОГО УЖА *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ (РОССИЯ)

© 2023 г. А. А. Кириллов^а, *, Н. Ю. Кириллова^а, А. Г. Бакиев^а, Р. А. Горелов^б, **

^аСамарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт экологии
Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, Россия

^бЖигулевский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина, Бахилова Поляна, Россия

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

**e-mail: gorelov.roman@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2022 г.

После доработки 30.06.2022 г.

Принята к публикации 05.07.2022 г.

Проведен анализ гельминтофауны водяного ужа *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) из разных местообитаний Астраханской обл. в 2004, 2005, 2008 гг. Сообщество гельминтов рептилии насчитывает 21 вид паразитических червей: 11 трематод, одна цестода, восемь нематод и один скребень. Из них 11 видов присутствуют во всех исследованных локалитетах и составляют основу гельминтофауны водяного ужа. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов встречаются у ужа во всех местообитаниях в результате реализации его основных трофических связей. Сравнение состава гельминтов из разных точек исследования показало относительно высокую степень сходства. Различия в гельминтофауне водяного ужа из разных местообитаний незначительные и касаются редких и случайных видов паразитов. Выявлены достоверные различия в уровне зараженности ушей отдельными видами гельминтов. Большая часть видов гельминтов, паразитирующих у водяного ужа, имеют сложный жизненный цикл. Зараженность рептилий ими определяется в значительной степени биотическими факторами: фауной и численностью беспозвоночных (промежуточных хозяев гельминтов) и позвоночных (паратенических и окончательных хозяев) животных в биоценозе.

Ключевые слова: водяной уж, паразитические черви, разные местообитания, Астраханская область, *Natrix tessellata*, сравнительный анализ, ужеобразные змеи

DOI: 10.31857/S0320965223020110, EDN: MYZUIY

ВВЕДЕНИЕ

Водяной уж *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) (Colubridae) — широко распространенный вид ужеобразных змей Палеарктики. Ареал рептилии охватывает Среднюю и Южную Европу на западе, на юге простирается до Египта и доходит до Пакистана и Западного Китая на востоке (Gasc et al., 1997; Mebert, 2011; Ibrahim 2012; Mebert et al., 2013). Северная граница ареала водяного ужа в России проходит через Среднее Поволжье (Гаранин, 1983; Бакиев и др., 2004).

Водяной уж — полуводный вид рептилий, обитающий в большинстве водотоков, богатых рыбой и имеющих берега с изменчивыми, в основном, каменистыми склонами и обрывами с выходами скальных пород. Этот вид рептилий, трофически связанный с водой, обитает исклю-

чительно в приводных биотопах и не встречается далее 300 м от берега водоемов (Бакиев и др., 2004, 2009).

Гельминтофауну водяного ужа стали изучать сравнительно недавно. В Европе сведения о гельминтах рептилии известны в Украине (Шарпило, 1976), Болгарии (Biserkov, 1996; Kirin 2002), Румынии (Mihalca et al., 2007), Турции (Yildirimhan et al., 2007), Грузии (Murvanidze et al., 2008), Армении (Sargsyan et al., 2014, 2016). Гельминтофауну *N. tessellata* изучали также в Передней Азии (Иране и Ираке) (Al-Moussawi, 2014, 2015; Yossefi et al., 2014).

В Волжском бассейне изучение гельминтов водяного ужа начинается в середине XX в. с исследований в дельте р. Волга, в Астраханской обл. (Дубинин, 1952; Дубинина, 1953; Иванов, 1952, 1954; Марков и др., 1962). Проводятся гельминтологические исследования рептилий (в том числе и водяного ужа) в Волгоградской (Марков и др.,

Сокращения: ИИ — интенсивность инвазии, ИО — индекс обилия, ЭИ — экстенсивность инвазии.

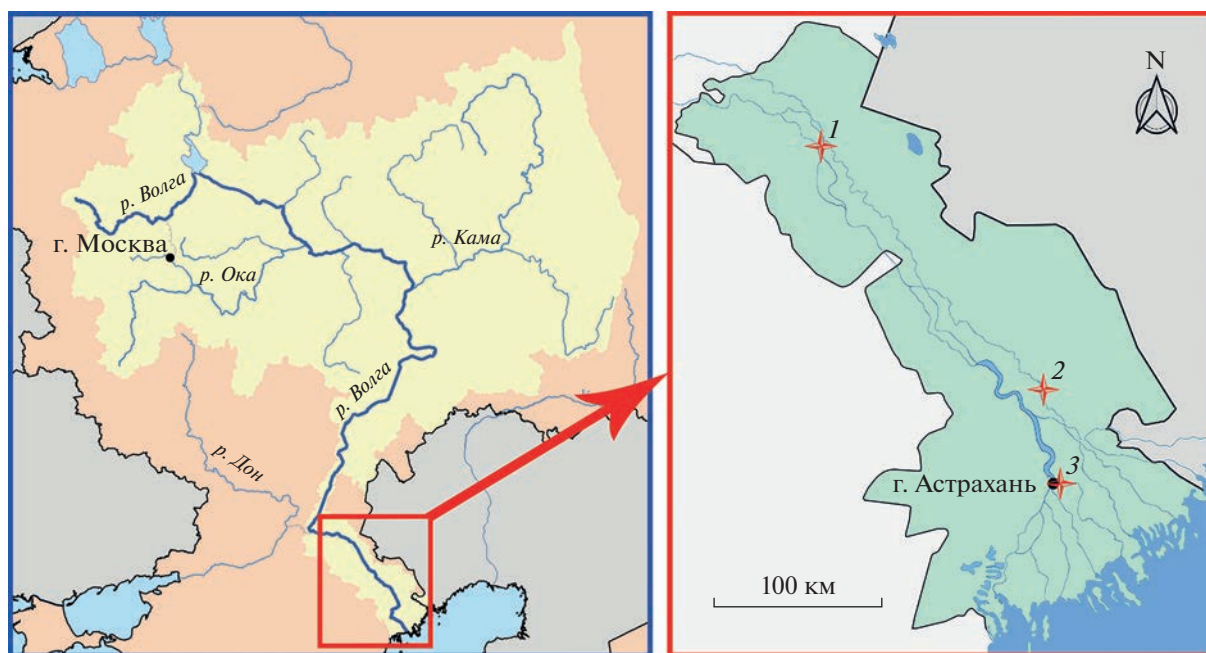


Рис. 1. Карта-схема мест отлова *Natrix tessellata*. 1 — окрестности с. Zubовка, 2 — окрестности пос. Комсомольский, 3 — Янго-аул (Ленинский район г. Астрахань).

1969), Самарской областях (Бакиев, Кириллов, 2000; Кириллов, 2000, 2011; Reshetnikov et al., 2013; Кириллов, Кириллова, 2018, 2019) и Нижнем Поволжье (Иванов, Семенова, 2000, 2009). В работе (Bakiev et al., 2011) дан обзор паразитов водяного ужа Волжского бассейна. В последние годы опубликованы сводки Иванова с соавт. (2012) и Калмыкова с соавт. (2017) по паразитам позвоночных животных дельты р. Волга, включая рептилий. Непосредственно паразитам пресмыкающихся Астраханского заповедника посвящена сводка Калмыкова, Тулендеева (2019).

В Евразии водяной уж обычно обитает синтопично с обыкновенным ужом *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 (Gasc et al., 1997). Часто гельминтологические исследования затрагивают оба вида пресмыкающихся. Причем, все авторы отмечают меньшую зараженность водяного ужа по сравнению с обыкновенным (Yildirimhan et al., 2007; Reshetnikov et al., 2013; Al-Moussawi, 2014, 2015; Yossefi et al., 2014; Кириллов, Кириллова, 2019).

Цель работы — провести экологический анализ видового разнообразия гельминтов водяного ужа *N. tessellata* из разных местообитаний Нижнего Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили сборы гельминтов от 73 особей водяного ужа, отловленных в мае 2004, 2005, 2008 гг. из трех местообитаний Нижнего Поволжья на территории Аст-

раханской обл.: окрестности с. Zubовка, Черныярский р-н (48.126200° с.ш., 46.055383° в.д.); окрестности пос. Комсомольский, Красноярский р-н (46.846110° с.ш., 47.927578° в.д.); г. Астрахань, Ленинский р-н, Янго-аул (46.367796° с.ш., 48.131166° в.д.) (рис. 1). Места исследования расположены на расстоянии 69–250 км друг от друга и различаются геоморфологическими особенностями берегов, гидрологическими характеристиками водотоков, составом флоры и фауны.

Окрестности с. Zubовка. Отловлены рептилии, выходящие из зимовальных убежищ в земляном валу, расположенном между селами Zubовка и Барановка. Место зимовки находилось на прирусловой высокой гриве в ~300 м к западу от ерика Подовский, откуда, по-видимому, ужи мигрировали на зимовку. Ширина ерика в этом месте ~120–150 м со скоростью течения 0.2 м/с. Берег и дно ерика глинисто-песчаный; берега, заросшие прибрежно-водной растительностью.

Окрестности пос. Комсомольский. Место отлова находилось на берегу р. Ахтуба (рис. 1). Ширина реки около поселка 150–300 м. В местах отлова скорость течения не превышала 0.1–0.2 м/с, дно глинисто-песчаное, редкие заросли макрофитов.

Янго-аул. Место отлова рептилий находилось на р. Болда — левом рукаве дельты р. Волги (рис. 1). В месте отлова ширина водотока была ~200 м, скорость течения достигала ~1 м/с. Ужей ловили на суше по окраинам песчаных пляжей с разреженной древесной растительностью и на

мелководье с песчано-илистым дном и редкими зарослями макрофитов.

Рептилий исследовали методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928). Сбор и обработку паразитологического материала проводили по стандартным методикам (Быховская–Павловская, 1985; Аниканова и др., 2007). Гельминтов определяли по работам (Шарпило, 1976; Сударикова и др., 2002).

Для характеристики инвазии водяных ужей гельминтами использовали общепринятые в паразитологии индексы: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.) и индекс обилия гельминтов (ИО). Систематика гельминтов приведена по данным сайта Fauna Europaea (<http://www.fauna-eu.org>).

Для определения видового разнообразия гельминтов водяного ужа рассчитывали индекс Шеннона (H') и выровненность по Шеннону. Оценку достоверности различий между показателями индекса Шеннона проводили по критерию Стьюдента. Степень сходства состава гельминтов выявляли с помощью индексов Жаккара (C_J) (качественные данные) и Серенсена (C_N) (количественные данные) (Мэггаран, 1992). Степень сходства оценивали, как низкое (0–0.33), среднее (0.34–0.66) и высокое (0.67–1).

Доминирование отдельных видов в сообществе паразитических червей определяли с помощью индекса доминирования Ковнацкого (D) (Баканов, 1987). Группы доминирования паразитов: 100–10 – доминанты, 10–1 – субдоминанты, 1–0.001 – адоминанты. Для сравнения общей зараженности водяных ужей из разных местообитаний, а также оценки достоверности различий в инвазии рептилий отдельными видами использовали критерий Краскела–Уоллиса (H) и Манна–Уитни (U). Различия считали достоверными при $p < 0.05$. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Statistica 6.1 и Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего у водяных ужей из разных местообитаний Астраханской обл. зарегистрирован 21 вид паразитических червей: трематод – 11, цестод – 1, нематод – 8 и скребней – 1 (табл. 1). Из них 17 видов гельминтов относятся к облигатным паразитам ужеобразных змей: трематоды *Macrodera longicollis*, *Paralepoderma cloacicola*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Astiotrema monticelli*, *Telorchis assula*, *Strigea strigis*, mtc., *Strigea sphaerula*, mtc., *Strigea falconis*, mtc., *Alaria alata*, msc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., цестода *Ophiotaenia europaea*, 1963, нематоды *Rhabdias fuscovenosa*, *Strongyloides mirzai*, *Dracunculus oesophageus*, *Eustrongylides excisus*, juv., *Spiroxys contor-*

tus, juv. Причем *Macrodera longicollis* – узкоспецифичный бигостальный паразит ужей, остальные виды могут редко или случайно встречаться у других видов змей. К факультативным паразитам относится нематода *Ascarops strongylina*, juv. Три вида гельминтов (нематоды *Camallanus lacustris*, *Streptocara crassicauda*, juv. и скребень *Centrorhynchus aluconis*, juv.) относятся к случайным паразитам рептилии.

Для 10 видов паразитических червей водяной уж служит окончательным хозяином. Одинадцать видов гельминтов паразитируют у рептилии на личиночной стадии. Для них водяной уж является паратеническим хозяином.

Подавляющее число видов гельминтов, зарегистрированных у водяного ужа (19 видов), имеют сложный цикл развития. Только два вида нематод (*Rhabdias fuscovenosa* и *Strongyloides mirzai*) относятся к геогельминтам.

Общая зараженность водяного ужа гельминтами достигает 100%, индекс обилия – 205.8. Наиболее разнообразна у водяного ужа фауна трематод, представленная половозрелыми и личиночными формами. Зараженность рептилии маритами достигала 100%, ИО – 31.3; личиночными формами – 100% и 147.7, соответственно. Наиболее высокие показатели инвазии среди половозрелых трематод имел *Telorchis assula*. Среди личиночных форм наиболее часто встречались метацеркарии *Strigea strigis* и *S. sphaerula* (табл. 1).

Нематоды также представлены взрослыми и личиночными формами. Общая зараженность водяного ужа половозрелыми нематодами была 86.3%, ИО – 11.5, личиночными формами – 57.5%, 8.0, соответственно. У нематод водяного ужа наиболее часто отмечали геогельминта *Rhabdias fuscovenosa*; среди личиночных форм нематод у рептилии чаще регистрировали *Spiroxys contortus* (табл. 1).

У водяного ужа выявлен один вид цестод *Ophiotaenia europaea*, общая зараженность которым достигала 91.8%, ИО – 7.2. Зарегистрированы единичные случаи заражения водяного ужа личиночной формой скребня *Centrorhynchus aluconis*. Инвазия рептилии скребнем составила всего 2.7%, ИО – 0.03.

Фауна гельминтов водяного ужа, число общих видов паразитов, показатели зараженности рептилии в разных местообитаниях Нижнего Поволжья варьировали (табл. 1). У водяного ужа из окрестностей с. Зубовка (рис. 1, точка 1) обнаружено 12 видов гельминтов: семь трематод, одна цестода и четыре нематоды (табл. 1). Общий индекс обилия достигал 73.6. В этом районе исследования отмечена высокая зараженность ужа трематодой *Telorchis assula* (среди взрослых паразитов), из личиночных форм – нематодой *Spiroxys contortus* и трематодой *Strigea strigis* (табл. 1). По показателю индекса доминирования Ковнацкого в составе гель-

Таблица 1. Гельминтофауна водяного ужа *Natrix tessellata* в Астраханской обл.

Вид паразита	с. Зубовка			пос. Комсомольский			Янго-аул (г. Астрахань)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО
Cestoda									
<i>Ophiotaenia europaee</i> Odening, 1963	96.9 ± 3.1	1–22	6.9 ± 1.0	93.3 ± 6.5	1–36	9.2 ± 2.3	80.8 ± 7.0	2–38	6.4 ± 1.8
Trematoda									
<i>Macrodera longicollis</i> (Abildgaard, 1788)	6.3 ± 4.4	1–4	0.2 ± 0.1	60.0 ± 12.7	1–19	2.7 ± 1.2	57.7 ± 8.7	1–13	3.1 ± 0.8
<i>Paralepoderna cloacicola</i> (Lühe, 1909)	—	—	—	6.7 ± 6.7	2	0.1 ± 0.1	—	—	—
<i>Telorchis assula</i> (Dujardin, 1845)	96.9 ± 3.1	3–129	25.5 ± 5.2	100	1–84	27.7 ± 12.8	88.5 ± 6.3	5–42	18.6 ± 2.4
<i>Strigea strigis</i> (Schrunk, 1788), mtc.	65.6 ± 8.5	2–71	10.5 ± 3.1	20.0 ± 10.3	1–21	1.7 ± 1.4	80.8 ± 7.0	4–820	161.0 ± 39.8
<i>S. sphaerula</i> (Rudolphi, 1803), mtc.	28.1 ± 8.2	2–86	4.7 ± 2.7	93.3 ± 6.5	11–825	119.7 ± 53.1	69.2 ± 9.1	2–82	17.3 ± 4.4
<i>S. falconis</i> Szidat, 1928, mtc.	—	—	—	33.3 ± 12.2	1–16	1.5 ± 1.1	—	—	—
<i>Alaria alata</i> (Goeze, 1782), msc.	—	—	—	33.3 ± 12.2	1–3	0.7 ± 0.3	11.5 ± 6.3	3–10	0.7 ± 0.4
<i>Pharyngostomum cordatum</i> (Diesing, 1850), mtc.	28.1 ± 8.0	2–191	8.5 ± 6.0	86.7 ± 8.8	57.7 ± 8.7	14–530	57.7 ± 8.7	14–530	99.8 ± 28.9
<i>Neodiplostomum spathoides</i> Dubois, 1937, mtc.	—	—	—	13.3 ± 8.8	3–21	1.6 ± 1.4	—	—	—
<i>Asiotrema monticelli</i> Stossich, 1904	—	—	—	100	2–67	23.9 ± 5.6	23.1 ± 8.3	1–4	0.5 ± 0.2
<i>Encyclometra colubrimurorum</i> (Rudolphi, 1819)	15.6 ± 6.5	1–6	0.4 ± 0.2	40.0 ± 12.7	1–9	1.5 ± 0.7	26.9 ± 8.7	2–8	1.4 ± 0.5
Nematoda									
<i>Rhabdias fuscovenosa</i> (Railliet, 1899)	84.4 ± 6.5	1–18	3.4 ± 0.7	80.0 ± 10.3	1–34	8.7 ± 2.4	80.8 ± 7.0	2–110	21.0 ± 4.9
<i>Strongyloides mirzai</i> Singh, 1954	12.5 ± 5.9	1–2	0.2 ± 0.1	26.7 ± 11.4	1–19	2.5 ± 1.4	3.9 ± 3.9	4	0.2 ± 0.2
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	—	—	—	—	—	—	3.9 ± 3.9	1	0.04 ± 0.04
<i>Dracunculus oesophagus</i> (Polonio, 1859)	—	—	—	20.0 ± 10.3	1–2	0.3 ± 0.2	—	—	—
<i>Spiroxys contortus</i> (Rudolphi, 1819), juv.	71.9 ± 8.1	1–68	13.0 ± 3.2	26.7 ± 11.4	1–2	0.3 ± 0.2	26.9 ± 8.7	2–44	4.8 ± 2.3
<i>Ascarops strongylina</i> (Rudolphi, 1819), juv.	—	—	—	6.7 ± 6.7	2	0.1 ± 0.1	11.5 ± 6.3	1–8	0.4 ± 0.3
<i>Eustrongylides excisus</i> Jägerskiöld, 1909, juv.	18.8 ± 7.0	1–2	0.2 ± 0.1	33.3 ± 12.2	1–4	0.7 ± 0.4	—	—	—
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829), juv.	—	—	—	20.0 ± 10.3	1–3	0.4 ± 0.2	—	—	—
Acanthocephala									
<i>Centronchynchus aluconis</i> (Müller, 1780), juv.	—	—	—	—	—	—	7.7 ± 5.2	1	0.08 ± 0.05
Всего видов:		12			19			15	
Cestoda		1			1			1	
Trematoda		7(4)			11(6)			8(4)	
Nematoda		4(2)			7(4)			5(2)	
Acanthocephala		—			—			1	

Примечание. ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия, ЭИ – экстенсивность инвазии. В круглых скобках – количество личиночных стадий гельминтов, “—” – вид не обнаружен.

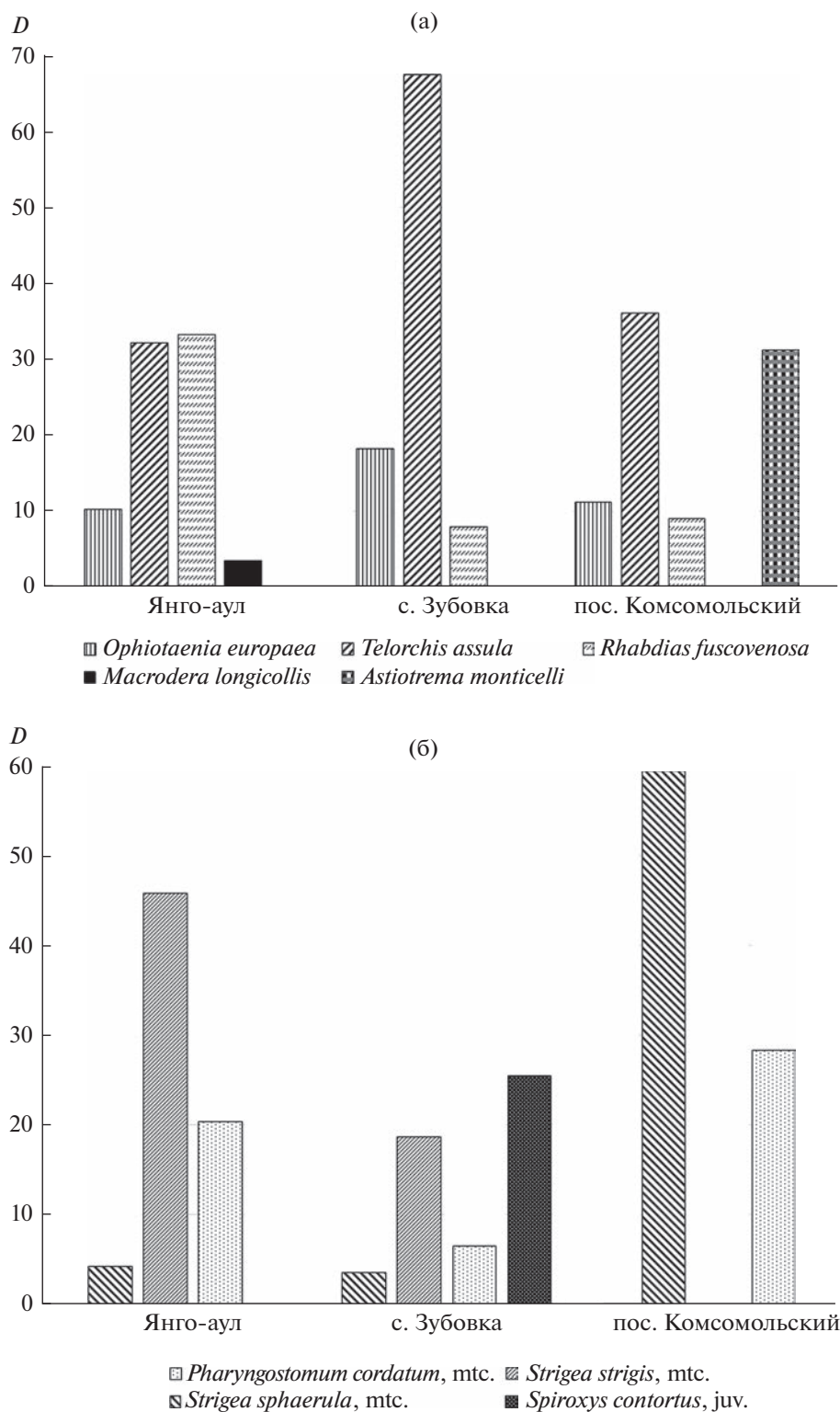


Рис. 2. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов водяного ужа из разных местообитаний Нижнего Поволжья: а — половозрелые паразиты, б — личиночные формы гельминтов. 100–10 — доминанты, 10–1 — субдоминанты.

минтов водяного ужа из этого района доминируют вышеперечисленные виды паразитов, а также цесто-да *Ophiotaenia europaea*. К субдоминантам относятся

нематода *Rhabdias fuscovenosa*, трематоды *Strigea sphaerula*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. (рис. 2). Остальные пять видов гельминтов — адоминанты.

В окрестностях пос. Комсомольский (рис. 1) у водяного ужа зарегистрировано 19 видов паразитических червей: 11 трематод, одна цестода и семь нематод (табл. 1). Общий индекс обилия — 264.9. Отмечены высокие показатели инвазии рептилии среди взрослых паразитов трематодами *Telorchis assula* и *Astiotrema monticelli*, среди личинок — трематодами *Strigea sphaerula*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. (табл. 1). Данные виды паразитов, а также цестода *Ophiotanea europaea* доминировали в сообществе гельминтов водяного ужа этого района. К субдоминантам относится только один вид — нематода *Rhabdias fuscovenosa* (рис. 2). Остальные 13 видов паразитов — адоминанты.

У водяного ужа Янго-аула (рис. 1) выявлено 15 видов гельминтов: восемь трематод, одна цестода, пять нематод и один скребень (табл. 1). Общий индекс обилия — 334.3. Наиболее высокие показатели инвазии среди взрослых паразитов отмечены у трематоды *Telorchis assula* и нематоды *Rhabdias fuscovenosa*, среди личиночных форм — у *Strigea strigis*. По показателю индекса Ковнацкого, в фауне гельминтов водяного ужа здесь доминировали вышеперечисленные виды паразитов, а также цестода *Ophiotanea europaea* и трематода *Pharyngostomum cordatum*, mtc. К субдоминантам отнесены трематоды *Macrodera longicollis* и *Strigea sphaerula*, mtc. (рис. 2). Остальные восемь видов гельминтов — адоминанты.

Из общего числа гельминтов водяного ужа 11 видов обнаружено у рептилии во всех районах исследования (табл. 1). Трематода *Astiotrema monticelli* и нематода *Ascarops strongylina*, juv. отмечены в двух районах исследования (Янго-аул и пос. Комсомольский). Также в двух районах обнаружена нематода *Eustrongylides excisus*, juv. (с. Зубовка и пос. Комсомольский). Пять видов гельминтов (трематоды *Paralepoderma cloacicola*, *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., нематоды *Dracunculus oesophageus*, *Streptocara*).

Из общего числа гельминтов водяного ужа 11 видов обнаружено у рептилии во всех районах исследования (табл. 1). Трематода *Astiotrema monticelli* и нематода *Ascarops strongylina*, juv. отмечены в двух районах исследования (Янго-аул и пос. Комсомольский). Также в двух районах обнаружена нематода *Eustrongylides excisus*, juv. (с. Зубовка и пос. Комсомольский). Пять видов гельминтов (трематоды *Paralepoderma cloacicola*, *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., нематоды *Dracunculus oesophageus*, *Streptocara crassicauda*, juv.) зарегистрированы у водяного ужа только в окрестностях пос. Комсомольский. Скребень *Centrorhynchus aluconis* и нематода *Camallanus lacustris* найдены только у рептилий из Янго-аула (табл. 1).

В сообществе гельминтов водяного ужа из разных районов Нижнего Поволжья состав и коли-

чество доминантных и субдоминантных видов изменялись, как и степень их доминирования. Трематода *Telorchis assula* и цестода *Ophiotanea europaea* доминировали в сообществах гельминтов водяного ужа во всех точках исследования (рис. 2). Трематоды *Strigea strigis*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. были доминантами каждый в двух районах исследования: Янго-аул — с. Зубовка и Янго-аул — пос. Комсомольский соответственно.

Сравнение видового состава паразитов водяного ужа из разных местообитаний выявило высокую степень сходства по индексу Жаккара фауны гельминтов рептилий из Янго-аула и с. Зубовка — 0.69. Средняя степень сходства отмечена для гельминтов змей из с. Зубовка и пос. Комсомольский — 0.63, Янго-аул и пос. Комсомольский — 0.62. Высокая степень сходства сообществ гельминтов водяного ужа по индексу Серенсену обнаружена для с. Зубовка и пос. Комсомольский — 0.74. Менее сходна паразитофауна ужа из Янго-аула и пос. Комсомольский, Янго-аула и с. Зубовка, где выявлена средняя степень сходства — 0.63 и 0.43, соответственно.

Анализ видового разнообразия гельминтов водяного ужа из разных точек показал большее разнообразие у рептилии с. Зубовка ($H' = 1.828$). Здесь также выше показатель выровненности по Шеннону — 0.736. Менее разнообразна гельминтофауна рептилии в пос. Комсомольский (1.670) и Янго-ауле (1.448). Значения выровненности по Шеннону в этих районах — 0.568 и 0.535 соответственно. Различия в показателях индекса Шеннона сообществ паразитов водяного ужа из разных районов статистически достоверны ($p < 0.001$).

Сравнение зараженности водяного ужа по критерию Краскела—Уоллиса показало значимые различия в инвазии рептилии из разных местообитаний ($H = 26.3$, $p < 0.0001$). Статистический анализ при парном сравнении зараженности ушей по критерию Манна—Уитни выявил достоверные различия между Янго-аулом и с. Зубовка ($U = 92.5$, $p < 0.0001$), между с. Зубовка и пос. Комсомольский ($U = 117.0$, $p = 0.005$). При сравнении инвазии водяных ушей гельминтами из Янго-аула и пос. Комсомольский различия не отмечены ($U = 151.0$, $p = 0.239$).

Парное сравнение зараженности ушей общими видами гельминтов из разных мест исследования по критерию Манна—Уитни выявило достоверные различия в инвазии рептилий паразитами (табл. 2). Так, водяные ужи из Янго-аула достоверно сильнее заражены трематодами *Macrodera longicollis*, *Strigea sphaerula*, mtc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc. и нематодой *Rhabdias fuscovenosa*, чем рептилии из окрестностей с. Зубовка; а в сравнении с ужами из окрестностей пос. Комсомольский — трематодой *Strigea strigis*, mtc. Водя-

Таблица 2. Достоверность различий в инвазии водяных ужей отдельными видами гельминтов

Вид паразита	Я–З		Я–К		З–К	
	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
<i>Ophiotaenia europaea</i>	327.0	0.164	149.0	0.216	240.0	0.991
<i>Macrodera longicollis</i>	194.5	0.0001	184.5	0.778	109.5	0.0001
<i>Telorchis assula</i>	415.5	1.0	150.5	0.230	171.5	0.12
<i>Astiotrema monticelli</i>	—	—	5.0	0.0001	—	—
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	360.0	0.22	176.5	0.555	179.5	0.065
<i>Strigea strigis</i> , mtc.	173.5	0.0001	48.0	0.0001	116.5	0.003
<i>S. sphaerula</i> , mtc.	223.5	0.0011	72.5	0.0009	32.5	0.0001
<i>Alaria alata</i> , msc.	380.5	0.213	159.0	0.165	170.0	0.006
<i>Pharyngostomum cordatum</i> , mtc.	237.0	0.0018	194.5	1.000	83.0	0.0001
<i>Rhabdias fuscovenosa</i>	201.5	0.0008	143.5	0.166	142.5	0.026
<i>Strongyloides mirzai</i>	382.0	0.282	149.5	0.032	201.5	0.185
<i>Spiroxys contortus</i> , juv.	232.0	0.0023	181.0	0.640	95.5	0.0006
<i>Ascarops strongylina</i> , juv.	—	—	186.0	0.660	—	—
<i>Eustrongylides excisus</i> , juv.	—	—	—	—	200.5	0.228

Примечание. *U* — оценка достоверности различий в инвазии рептилий отдельными видами при парном сравнении по критерию Манна–Уитни (различия достоверны при $p < 0.05$); Я — Янго-аул, З — с. Зубовка, К — пос. Комсомольский.

ные ужи из с. Зубовка, в свою очередь, значительно сильнее заражены нематодой *Spiroxys contortus*, juv., чем змеи из Янго-аула; трематодами *Strigea strigis*, mtc. и *Spiroxys contortus*, juv. — по сравнению с рептилиями пос. Комсомольский (табл. 2). В окрестностях пос. Комсомольский водяные ужи достоверно выше заражены трематодами *Astiotrema monticelli*, *Strigea sphaerula*, mtc. и нематодой *Strongyloides mirzai* по сравнению с ужами из Янго-аула. В остальных случаях достоверных различий в инвазии рептилий общими видами гельминтов не выявлены (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате гельминтологического исследования водяного ужа Нижнего Поволжья нами зарегистрирован 21 вид паразитических червей (табл. 1). Выявленный состав гельминтов характеризует особенности экологии данного вида пресмыкающихся, в частности, полуводный образ жизни и спектр питания рептилии. Этот вид пресмыкающихся тесно связан с водой, обитает в прибрежной зоне и не встречается на суше >300 м от воды. Берег используется водяным ужом только для отдыха, заглатывания пищи и ночевки (Бакиев и др., 2004, 2009; Bakiev et al., 2011).

Водяной уж — ихтиофаг, 90% его пищевого рациона приходится на рыбу, в значительно меньшем количестве потребляются бесхвостые амфибии (Маркузе, 1964; Бакиев, Кириллов, 2000; Бакиев и др., 2004; Weiperth et al., 2014). Кроме рыб и амфибий водяные ужи могут поедать мелких

птиц и мышевидных грызунов (Киреев, 1983; Давревский, 1985).

При питании рыбой водяной уж заражается цестодой *Ophiotaenia europaea*, а также получает нематод *Camallanus lacustris*, *Eustrongylides excisus*, juv., *Spiroxys contortus*, juv. и *Streptocara crassicauda*, juv. Инвазия рептилии нематодой *Camallanus lacustris* свидетельствует о потреблении водяным ужом мелких хищных (главным образом, окуней) и нехищных (карповых рыб) (Определитель..., 1987; Евланов, 1995). Находка данного вида нематод у водяного ужа — случай постциклического паразитизма.

Заражение водяных ужей цестодой *Ophiotaenia europaea* происходит, главным образом, через рыбу, в частности при питании рептилий инвазивным видом — ротаном *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Sokolov et al., 2011; Reshetnikov et al., 2013). Также экспериментально установлено, что вторыми промежуточными хозяевами цестоды могут быть амфибии и их головастики (Шарпило, Монченко, 1971; Biserkov, Genov, 1988). Однако в природных условиях мероцеркоиды *Ophiotaenia europaea* у земноводных не обнаружены (Reshetnikov et al., 2013; Чихляев и др., 2018; Chikhlyayev, Ruchin, 2020, 2021a, 2021b).

Для нематоды *Eustrongylides excisus* рыбы выполняют роль вторых промежуточных и резервуарных хозяев (Определитель..., 1987), через которых водяной уж получает этого паразита. Окончательные хозяева этой нематоды — рыбоядные птицы (бакланы) (Шарпило, 1976).

Резервуарными хозяевами нематоды *Spiroxys contortus* служат рыбы, земноводные и в том числе рептилии, окончательными хозяевами — черепахи. Личинки *S. contortus* могут сохранять жизне-способность при переходе из одного резервуарного хозяина в другого (Шарпило, 1976; Определитель..., 1987). Находки *S. contortus* у резервуарных хозяев (водяных ужей) могут служить своеобразным биоиндикатором присутствия в биоценозе окончательного хозяина паразита — болотной черепахи *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) (Хабибуллин, 2001).

Для нематоды *Streptocara crassicauda* резервуарными хозяевами также служат многие виды рыб, окончательными хозяевами — водные и околоводные птицы (пластинчатоклювые, поганки) (Смогоржевская, 1976; Шарпило, 1976).

Заражение водяных ужей *Eustrongylides excisus*, *Spiroxys contortus* и *Streptocara crassicauda* могло произойти и через первых промежуточных хозяев — водных беспозвоночных (Смогоржевская, 1976; Шарпило, 1976; Определитель..., 1987) — при случайном проглатывании их вместе с рыбой (основным кормом), но вероятность этого крайне мала.

Окончательными хозяевами нематоды *Ascarops strongylina* считаются дикие и домашние свиньи (Шарпило, 1976; Roepstorff, Nansen, 1998). Рептилии служат паратеническими хозяевами паразита. Заражение водяного ужа *Ascarops strongylina* могло произойти при случайном проглатывании промежуточных хозяев паразита — жуков-копрофагов, как и в случае со скребнем *Centrorhynchus alucanis*, промежуточные хозяева которого наземные беспозвоночные (насекомые) (Петроченко, 1958).

Для нематод *Eustrongylides excisus*, *Spiroxys contortus* и особенно для *Streptocara crassicauda* и *Ascarops strongylina* рептилия служит абортивным хозяином, поскольку вероятность того, что водяной уж станет добычей окончательных хозяев данных видов паразитов довольно низка.

Всеми видами трематод (11 видов) водяные ужи заражаются при питании амфибиями и их головастиками (Шарпило, 1976; Кириллов и др., 2012; Чихляев и др., 2012). Маритами рептилии заражаются только трофическим путем. Личинок трематод *Alaria alata*, *Pharyngostomum cordatum*, *Neodiplostomum spathoides* и рода *Strigea* ужи могут получать трофическим и топическим путями. Основной путь заражения водяного ужа, по-видимому, топический, при котором выходящие из моллюсков церкарии трематод проникают в змею в водной среде через рот и клоаку. Проникновение церкарий через кожу у ужей невозможно, поскольку чешуйчатый покров тела пресмыкающихся препятствует внедрению личинки трематод (Судариков и др., 2002). Меньшее значение в инвазии ужей личиночными стадиями трематод имеет трофический путь. Инвазия рептилий про-

исходит при питании амфибиями, когда еще не инцистированные в лягушках личинки трематод переходят в организм ужей. Уже инцистированные в амфибиях метацеркарии не могут передаваться от земноводных к змеям (Судариков и др., 2002).

Заражение трематодой *Telorchis assula*, вероятно, может происходить не только через амфибий, но и через рыб. Подтверждением этого может служить большая зараженность паразитом водяного ужа (ихтиофага) по сравнению с обыкновенным ужом (батрахофагом) при их синтопическом обитании (Кириллов, Кириллова, 2019). По-видимому, список вторых промежуточных хозяев трематоды неполон, и в него должны входить еще и рыбы, которые составляют основу рациона водяного ужа. В качестве вторых промежуточных хозяев паразита известны лишь головастики амфибий (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и *Rana temporaria* Linnaeus, 1768) (Добровольский, 1967). Кроме того, в качестве пищевых объектов водяных ужей в Волжском бассейне зарегистрированы лишь единичные находки личинок земноводных (Bakiev et al., 2011). Исследования гельминтофауны земноводных Волжского бассейна не обнаружили метацеркарий *Telorchis assula* у амфибий (Reshetnikov et al., 2013; Чихляев и др., 2018; Chikhlyayev, Ruchin, 2020, 2021a, 2021b).

Через земноводных (паратенических хозяев) также происходит заражение рептилий нематодой *Dracunculus oesophageus*. Заражение ужей возможно также при проглатывании промежуточных хозяев нематоды — циклопов, но, по мнению Шарпило (1976), это маловероятно.

Заражение ужей нематодами с прямым циклом развития *Rhabdias fuscovenosa* и *Strongyloides mirzai* происходит топическим путем. Инвазионные личинки этих геогельминтов проникают в хозяев через ротовую полость во влажной среде или при заглатывании добычи (Chu, 1936; Singh, 1954; Brannian, 1984; Anderson, 2000).

Биоценотические связи водяного ужа с другими животными многообразны. Водяной уж встречается в пище многих видов хищных птиц и млекопитающих (Бакиев, 2007). Это обуславливает участие рептилии в циркуляции гельминтов позвоночных высших трофических уровней. Окончательными хозяевами *Strigea sphaerula* служат врановые птицы. Трематоды *Strigea strigis*, *S. falconis* и *Neodiplostomum spathoides* завершают свое развитие в дневных и ночных хищных птицах. *Pharyngostomum cordatum* достигает половозрелости в хищниках семейств Canidae и Felidae (Шарпило, 1976; Судариков и др., 1991, 2002).

Изучение гельминтофауны водяного ужа Нижнего Поволжья из разных мест обитаний показало, что наиболее богат видовой состав паразитических червей рептилии в окрестностях

пос. Комсомольский (табл. 1). Наименьшее число видов гельминтов отмечено у ужей в окрестностях с. Зубовка. В то же время анализ видового разнообразия по индексу Шеннона гельминтов водяного ужа из разных местообитаний показал, что фауна паразитов рептилий из с. Зубовка более разнообразна. Это обусловлено равномерностью распределения видов по обилию в сообществе паразитов ужа из данной точки исследования. Менее разнообразна гельминтофауна *Natrix tessellata* в Янго-ауле. Здесь высокое обилие и доминирование метацеркарий *Strigea strigis* и *Pharyngostomum cordatum* в сообществе паразитов ужа приводит к снижению индекса Шеннона, как и в случае с паразитофауной ужей из пос. Комсомольский. В этой точке исследования отмечено высокое обилие и доминирование метацеркарий *Strigea sphaerula* и *Pharyngostomum cordatum*.

Несмотря на достаточно большие расстояния между точками исследования в Астраханской обл., сравнение сообществ гельминтов водяного ужа из разных местообитаний по индексу Жаккара показало относительно высокую степень сходства (от среднего до высокого), что обусловлено большим числом общих видов паразитов во всех местообитаниях. Эти виды гельминтов считаются обычными и широко распространенными паразитами водяного ужа и встречаются по всему ареалу рептилии (Шарпило, 1976; Bakiev et al., 2011). Они составляют основу гельминтофауны водяного ужа. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов встречаются у рептилии во всех исследованных локалитетах в результате реализации основных трофических связей водяного ужа.

Кроме того, высокая степень сходства гельминтофауны ужа свидетельствует о присутствии во всех исследуемых биоценозах примерно одинакового состава промежуточных, резервуарных и окончательных хозяев этих видов гельминтов, которые обеспечивают циркуляцию паразитических червей, а также об узкой экологической специализации водяного ужа (строго полуводный образ жизни и питание преимущественно рыбой).

В то же время, выявленные достоверные различия в зараженности ужей общими видами гельминтов могут быть обусловлены неодинаковой численностью и соотношением их хозяев разного ранга в разных местообитаниях, например в случае с нематодой *Spiroxys contortus*, зараженность которой достоверно выше в окрестностях с. Зубовка. Это свидетельствует о том, что в биоценозе данного района высока плотность популяции болотной черепахи — окончательного хозяина *Spiroxys contortus*, по сравнению с другими точками исследования. Это ведет к интенсивному поступлению инвазионного начала (яиц нематоды) в окружающую среду и, соответственно, к повышению вероятности заражения промежуточных (циклопов) и резерву-

арных (рыб, амфибий, ужей) хозяев нематодой. В свою очередь последние обеспечивают заражение окончательных хозяев паразита — черепах.

Ранее показано, что на видовой состав и численность трематод в биоценозе могут влиять разнообразие и численность окончательных и промежуточных (моллюсков) хозяев (Шевченко, 1965; Фролова, 1975; Гинецинская, 1983; Hechinger, Lafferty, 2005; Tomba, 2006; Altman, 2010; Poulin, 2014; Johnson et al., 2016).

Кроме того, на животных-хозяев и их паразитов существенное влияние оказывают абиотические факторы среды, которые по-разному могут проявляться в исследованных районах. Так, в росте, развитии гельминтов и инвазии ими хозяев важную роль играет температура окружающей среды (Hanzelova, Zitnan, 1985; Koyun et al., 2015; Світін, 2016; Kirillova, Kirillov, 2021). На зараженность моллюсков трематодами влияют скорость течения в водоеме, структура субстрата дна (Томба, 2006).

Отмеченные различия в гельминтофауне водяного ужа в разных местообитаниях Нижнего Поволжья связаны, главным образом, с наличием и/или отсутствием редких или случайных паразитов водяного ужа — *Paralepoderma cloacicola*, *Streptocara crassicauda* juv., *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, *Camallanus lacustris*, *Dracunculus oesophageus* и *Centrorhynchus aluconis*, juv. (табл. 1). Это обусловлено тремя факторами: низкой численностью гельминтов в исследуемых биоценозах (*Paralepoderma cloacicola*, *Dracunculus oesophageus*, *Streptocara crassicauda*, juv., *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc.), случайным потреблением водяным ужом промежуточных хозяев паразита (*Centrorhynchus aluconis*, juv.) или переходом паразита в ужей от их пищевых объектов (*Camallanus lacustris*) — постциклический паразитизм. Единичные находки у водяного ужа трематоды *Paralepoderma cloacicola* и нематоды *Dracunculus oesophageus* могут быть связаны с сезонностью и малой долей головастики амфибий (вторых промежуточных хозяев этих паразитов) в рационе рептилии.

Фауна гельминтов водяного ужа Нижнего Поволжья более разнообразна по сравнению с таковой Среднего Поволжья. Проведенные ранее исследования паразитических червей водяного ужа Самарской Луки (Среднее Поволжье) выявили 14 видов гельминтов (Кириллов, 2000, 2011; Reshetnikov et al., 2013; Кириллов, Кириллова, 2019), в Нижнем Поволжье нами зарегистрирован 21 вид. Расширение видового состава гельминтов ужа Астраханской обл. происходит за счет трематод *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., нематод *Strongyloides mirzai*, *Camallanus lacustris*, *Dracunculus oesophageus*, *Spiroxys contortus*, juv., *Ascarops strongylina*, juv., *Eustrongylides excisus*, juv.,

скребня *Centrorhynchus aluconis*. В Среднем Поволжье по Самарской обл. проходит северная граница ареала водяного ужа (Бакиев и др., 2004). Обедненный состав паразитов водяного ужа в Среднем Поволжье по сравнению с Астраханской обл. подтверждает одно из правил экологической паразитологии Догеля (1962), что зараженность и видовое разнообразие паразитов на границах ареала животных снижается.

Настоящее исследование дополнило список паразитов водяного ужа фауны Волжского бассейна тремя видами гельминтов: нематодами *Strongyloides mirzai*, *Camallanus lacustris* и скребнем *Centrorhynchus aluconis*, larvae. Таким образом, список паразитических червей водяного ужа к настоящему времени включает 37 видов: трематоды *Astiotrema monticelli*, *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham, 1844), *Opisthoglyphe ranae* (Frölich, 1791), *Paralepoderma cloacicola*, *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) (*mentulatus*), *Encyclometra colubrimurum*, *Macrodera longicollis*, *Telorchis assula*, *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819), mtc., *Strigea strigis*, mtc., *S. sphaerula*, mtc., *S. falconis*, mtc., *Alaria alata*, mtc, *Pharyngostomum cordatum*, mtc., *Neodiplostomum attenuatum* (Linstow, 1906), mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., *Conodiplostomum corvinum* (Dubinina et Kulakova, 1960), mtc., цестоды *Ophiotaenia europaea*, *Spirometra erinaceieuropaei* (Rudolphi, 1819), plc., нематоды *Aplectana acuminata* Schrank, 1788, *Eustrongylides excisus*, *Rhabdias fuscovenosa*, *Strongyloides mirzai*, *Oswaldocruzia filiformis* Goeze, 1782, *Hexameta dalmatina* (Kreis, 1940), *Camallanus lacustris*, *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814), *Dracunculus oesophageus*, *Spiroxys contortus*, juv., *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860), juv., *Ascarops strongylina*, juv., *Spirocerca lupi* (Rudolphi, 1819), juv., *Streptocara crassicauda*, juv., *Agamospirura natrixis* (Dubinin, 1952), juv., скребни *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802), larvae, *Sphaerirostris teres* (Rudolphi, 1819), juv. и *Centrorhynchus aluconis*, juv. (Шарпило, 1976; Иванов, Семенова, 2000; Кириллов, 2000; Bakiev et al., 2011; Иванов и др., 2012; Калмыков и др., 2017; Калмыков, Тулендеев, 2019; данное исследование).

Из обнаруженных у водяного ужа 21 вида гельминтов три вида (*Alaria alata*, *Ascarops strongylina* и *Streptocara crassicauda*) имеют эпизоотологическое значение. Трематода *Alaria alata* — возбудитель аляриоза, опасного заболевания пушных зверей (Любашенко, Петров, 1962). Нематода *Streptocara crassicauda* вызывает у домашних гусиных стрептокарроз (Смогоржевская, 1976). Нематода *Ascarops strongylina* является возбудителем аскаропсоза — опасного гельминтоза домашних свиней и кабанов (Roepstorff, Nansen, 1998).

Выводы. Экологический анализ гельминтофауны водяного ужа из разных местообитаний Нижнего Поволжья показал, что различия в зара-

женности пресмыкающихся гельминтами касаются и качественных, и количественных характеристик. Различия в видовом составе гельминтов рептилии незначительные и связаны с наличием и/или отсутствием редких и случайных видов паразитов. Выявлены существенные различия в зараженности ушей отдельными видами гельминтов. Сходство состава паразитов водяного ужа разных локалитетов определяется большим числом общих видов гельминтов, которые образуют ядро гельминтофауны рептилии по всему ее ареалу. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов встречаются у водяного ужа во всех местообитаниях в результате реализации его основных трофических связей. Большинство видов гельминтов, паразитирующих у водяного ужа, имеют сложный жизненный цикл со сменой хозяев. Инвазия рептилий ими обусловлена преимущественно биотическими факторами, такими как видовой состав и численность беспозвоночных и позвоночных животных в биоценозе, которые могут быть промежуточными, паратеническими и окончательными хозяевами гельминтов. Также имеют значение микроклиматические условия стадий обитания и плотность популяции хозяина.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено по тематике Института экологии Волжского бассейна РАН (филиала Самарского федерального исследовательского центра РАН), № 1021060107212-5-1.6.20; 1.6.19 “Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П. 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Баканов А.И. 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок. 64 с. Деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В87.
- Бакиев А.Г. 2007. Змеи Волжского бассейна в питании позвоночных животных // Совр. герпетол. Т. 7. Вып. 1/2. С. 124.
- Бакиев А.Г., Кириллов А.А. 2000. Питание и гельминтофауна совместно обитающих в Среднем Поволжье змей *Natrix natrix* и *N. tessellata* (Colubridae) // Изв. Самарск. науч. центра РАН. № 3. С. 330.
- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А. и др. 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Самарск. науч. центр РАН.
- Бакиев А.Г., Кириллов А.А., Поклонцева А.А. 2009. Изучение пищевых связей водяного ужа в Самарской

- области // Вестн. Волжск. ун-та им. В.Н. Татищева. Т. 8. С. 4.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб, руководство по изучению. Ленинград: Наука.
- Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. Москва: Наука.
- Гинецинская Т.А. 1983. Экология паразитов беспозвоночных // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция): Тр. биол. науч.-исслед. ин-та ЛГУ. № 34. С. 189.
- Даревский И.С. 1985. Семейство Ужобразные змеи (Colubridae) // Жизнь животных. Т. 5. Москва: Просвещение. С. 280.
- Добровольский А.А. 1967. Расшифровка жизненного цикла *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) Dolffus, 1957 (Trematoda, Telorchidae) // Матер. науч. конф. Всесоюз. об-ва гельминтол. Ч. 5. Москва: Изд-во АН СССР. С. 132.
- Догель В.А. 1962. Общая паразитология. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та.
- Дубинин В.Б. 1952. Фауна личинок паразитических червей позвоночных дельты Волги // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 14. С. 213.
- Дубинина М.Н. 1953. Динамика паразитофауны ушей приморской части дельты Волги // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 13. С. 171.
- Евланов И.А. 1995. Репродуктивная структура группировок паразитической нематоды *Camallanus truncatus* и факторы, определяющие ее изменение // Паразитология. Т. 29. № 5. С. 417.
- Иванов А.С. 1952. Паразитические черви рептилий дельты Волги (сосальщики) // Тр. Астрахан. пед. ин-та. Т. 10. С. 325.
- Иванов А.С. 1954. Паразитические черви рептилий дельты Волги (круглые черви) // Тр. Астрахан. пед. ин-та. Т. 11. С. 458.
- Иванов В.М., Семенова Н.Н. 2000. Видовой состав и экологические особенности трематод рептилий дельты Волги // Паразитология. Т. 34. Вып. 3. С. 228.
- Иванов В.М., Семенова Н.Н. 2009. Рептилии как промежуточные хозяева трематод в дельте Волги // Тр. Астрахан. гос. заповедника. Вып. 14. С. 317.
- Иванов В.М., Семенова Н.Н., Калмыков А.П. 2012. Гельминты в экосистеме дельты Волги. Т. 1. Трематоды позвоночных. Астрахань: ИПК Волга.
- Калмыков А.П., Семенова Н.Н., Иванов В.М. 2017. Гельминты в экосистеме дельты Волги. Т. 2. Нематоды позвоночных. Ижевск: ООО Принт.
- Калмыков А.П., Тулендеев Р.Н. 2019. К гельминтофауне рептилий Астраханской области // Природные экосистемы Каспийского региона: прошлое, настоящее, будущее: Матер. Всерос. науч. конф., посвященной 100-летию Астраханского гос. заповедника. Астрахань: Мир. С. 205.
- Киреев В.А. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста: Калмык. книж. изд-во.
- Кириллов А.А. 2000. Фауна гельминтов пресмыкающихся Самарской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. № 3. С. 324.
- Кириллов А.А. 2011. Гельминтофауна пресмыкающихся Самарской области. 2. Водяной уж *Natrix tessellata* L. (Colubridae) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 20. № 2. С. 177.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2018. Обзор гельминтов пресмыкающихся национального парка "Самарская Лука" (Россия) // Nat. Conserv. Res. Т. 3. Прил. 1. С. 73.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.049>
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2019. Сравнительный анализ гельминтофауны *Natrix natrix* и *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) Национального парка "Самарская Лука" (Россия) // Nat. Conserv. Res. Т. 4(4). С. 12.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2019.059>
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. 2012. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти: Кассандра.
- Любашенко С.Я., Петров А.М. 1962. Болезни пушных зверей. Москва: Сельхозиздат.
- Марков Г.С., Иванов В.П., Никулин В.П., Чернобай В.Ф. 1962. Гельминтофауна пресмыкающихся дельты Волги и прикаспийских степей // Тр. Астрахан. гос. заповедника. Вып. 6. С. 145.
- Марков Г.С., Косарева Н.А., Кубанцев Б.С. 1969. Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области // Паразитические животные. Волгоград: Волгоград. пед. ин-т. С. 198.
- Маркузе В.К. 1964. Практическое значение озерной лягушки, обыкновенного и водяного ушей в нересто-во-выростных хозяйствах дельты Волги // Вопросы герпетологии. Ленинград: Изд-во Лен. гос. ун-та. С. 46.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ч. 2. Ленинград: Наука.
- Петроченко В.И. 1958. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 2. Москва: Изд-во АН СССР.
- Світін Р.С. 2016. Нематоды роду *Oswaldocruzia* Travassos 1917 Західної Палеарктики: Дис. ... канд. біол. наук. Киев.
- Скрябин К.И. 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. Москва: Изд-во Моск. гос. ун-та.
- Смогоржевская Л.А. 1976. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. Киев: Наукова думка.
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Семенова Н.Н. 1991. Трематода *Pharyngostomum cordatum* (Alariidae, Hall et Wigdor, 1918) и ее жизненный цикл в условиях дельты Волги // Гельминты животных. Москва: Наука. С. 142.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В. и др. 2002. Метациркурии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метациркурии трематод — паразиты гидробионтов России. Т. 1. Москва: Наука.
- Фролова Е.Н. 1975. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии. Ленинград: Наука.

- Хабибуллин В.Ф. 2001. Опыт использования гельминтологических данных при изучении распространения пресмыкающихся // Вопросы герпетологии. 1-й съезд Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. Пушино; Москва: МГУ. С. 307.
- Чихляев И.В., Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2012. Характеристика жизненных циклов трематод (Trematoda) наземных позвоночных Среднего Поволжья // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 14. Вып. 5. С. 132.
- Чихляев И.В., Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2018. Экологический анализ трематод (Trematoda) озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Ranidae, Anura) из разных местообитаний национального парка "Самарская Лука" (Россия) // Nat. Conserv. Res. Т. 3. Suppl. 1. С. 36.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.039>
- Шарпило В.П. 1976. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев: Наукова думка.
- Шарпило В.П., Монченко В.И. 1971. О жизненном цикле офиотении европейской — *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae) // Вест. зоол. № 6. С. 90.
- Шевченко Н.Н. 1965. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Харьков.
- Al-Moussawi A.A. 2014. The cestode *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Proteocephalidae) in two colubrid snakes from Baghdad city, Central Iraq // Int. J. Cur. Microbiol. Appl. Sci. V. 3(5). P. 410.
- Al-Moussawi A.A. 2015. Incidence of *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) (Digenea: Telorchidae) in two colubrid snakes in Baghdad city, Central Iraq // J. Entomol. Zool. Stud. V. 3(2). P. 321.
- Altman I. 2010. Trematode parasites of the mudsnail *Ilyanassa obsoleta*: an analysis of parasite communities at different scales: Ph.D. Dissertation. Durham; New Hampshire: Univ. of New Hampshire.
- Anderson R.C. 2000. Nematode parasites of vertebrates: Their development and transmission. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Bakiev A., Kirillov A., Mebert K. 2011. Diet and parasitic helminths of dice snakes from the Volga Basin, Russia // Mertensiella. V. 18. P. 325.
- Biserkov V.Y. 1996. New records of platyhelminth parasites from snakes in Bulgaria // Comp. Rend. Acad. Bulg. Sci. V. 49. P. 73.
- Biserkov V., Genov T. 1988. On the life cycle of *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae) // Khelminologiya. V. 25. P. 7.
- Brannian R.E. 1984. Lungworms // Diseases of Amphibians and Reptiles. New York: Plenum Press. P. 213.
- Chikhlyaev I.V., Ruchin A.B. 2020. Helminths of amphibians (Amphibia) in beaver ponds in the Central Russia // AACL Bioflux. 2020. V. 13. Iss. 6. P. 3810.
- Chikhlyaev I.V., Ruchin A.B. 2021a. An overview of the helminths of Moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) in the Volga basin // Diversity. V. 13. № 2. 61.
<https://doi.org/10.3390/d13020061>
- Chikhlyaev I.V., Ruchin A.B. 2021b. An overview of helminths of the European fire-bellied toad *Bombina orientalis* (Amphibia, Anura) in the Volga River Basin // Biosystems Diversity. V. 29. № 4. P. 407.
<https://doi.org/10.15421/10.15421/012152>
- Chu T.V. 1936. Studies on the life history of *Rhabdias fusco-venosa* var. *catanensis* (Rizzo, 1902) // J. Parasitol. V. 22(2). P. 140.
<https://doi.org/10.2307/3271839>
- Gasc J.P., Cabela A., Crnobrnja-Isailović J. et al. 1997. Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Collection Patrimoine Naturels 29. Societas Europaea Herpetologica, Muséum National d'Histoire Naturelle & Service du Patrimoine Naturel. Paris, France.
- Hanzelova V., Zithan R. 1985. Epizootiologic importance of the concurrent monogenean invasion in carp // J. Helminthol. V. 22. P. 277.
- Hechinger R., Lafferty K. 2005. Host diversity begets parasite diversity: Bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts // Proceed. Royal Soc. B: Biol. Sci. V. 272(1567). P. 1059.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3070>
- Johnson P.T.J., Wood Ch.L., Joseph M.B. et al. 2016. Habitat heterogeneity drives the host-diversity-begets parasite-diversity relationship: evidence from experimental and field studies // Ecol. Letters. V. 19. P. 752.
<https://doi.org/10.1111/ele.12609>
- Ibrahim A.A. 2012. New records of the dice snake, *Natrix tessellata*, in the Suez Canal zone and Sinai // Amph. Rept. Conserv. V. 6(2). P. 2.
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2021. Life cycle of *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae), a parasite of amphibians // Inland Water Biol. V. 14. № 3. P. 316.
<https://doi.org/10.1134/S1995082921020061>
- Kirin D. 2002. New records of the helminth fauna from grass snake, *Natrix natrix* L., 1758 and dice snake, *Natrix tessellata* Laurenti, 1768 (Colubridae: Reptilia) in South Bulgaria // Acta Zool. Bulg. V. 54. P. 49.
- Koyun M., Birlık S., Sumer N., Yildirimhan H.S. 2015. Helminth fauna of Eurasian marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) from Bingol, Eastern Anatolia, Turkey // Biharean Biologist. V. 9. № 2. P. 128.
- Mebert K. 2011. The dice snake, *Natrix tessellata*: biology, distribution and conservation of a palaearctic species // Mertensiella. V. 18. Rheinbach: DGHT.
- Mebert K., Masroor R., Chaudhry M.J.I. 2013. The dice snake, *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae) in Pakistan: analysis of its range limited to few valleys in the Western Karakoram // Pakistan J. Zool. V. 45(2). P. 395.
- Mihalca A.D., Gherman C., Ghira I., Cozma V. 2007. Helminth parasites of reptiles (Reptilia) in Romania // Parasitol. Res. V. 101. P. 491.
<https://doi.org/10.1007/s00436-007-0486-y>
- Murvanidze L., Lomidze Ts., Nikolaishvili K., Jankarashvili E. 2008. The annotated list of reptile helminthes of Georgia // Proceed. Inst. Zool. V. 23. P. 54.
- Poulin R. 2014. Parasite biodiversity revisited: Frontiers and constraints // Int. J. Parasitol. V. 44(9). P. 581.
<https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.02.003>
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyaev I.V. et al. 2013. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes // Copeia. V. 1. P. 103.
<https://doi.org/10.1643/CE-12-007>

- Roepstorff A., Nansen P. 1998. Epidemiology, diagnosis, and control of helminth parasites of swine. FAO of the UN. Rome.
- Sargsyan N., Arakelyan M., Danielyan F., Vartanyan L. 2014. Helminthes of some species of reptiles from republic of Armenia // Nat. Sci. El. J. Nation. Acad. Sci. Rep. Arm. V. 1(22). P. 50.
- Sargsyan N.H., Arakelyan M.S., Danielyan F.D. 2016. Infestation of dice snake *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) by helminths in Armenia // Biol. J. Arm. V. 1(68). P. 89.
- Singh S.N. 1954. Studies on the Morphology and Life-History of *Strongyloides mirzai* n.sp. from Snakes in India // J. Helminthol. V. 28(1–2). P. 25.
<https://doi.org/10.1017/S0022149X00032697>
- Sokolov S.G., Protasova E.N., Kholin S.K. 2011. Parasites of the introduced Amur sleeper, *Perccottus glenii* (Osteichthyes): Alpha-diversity of parasites and age of the host // Biol. Bul. V. 38(5). P. 500.
<https://doi.org/10.1134/S1062359011>
- Tomba A.M. 2006. Effects of trematode parasites on habitat use and disturbance response of freshwater snails in the genus *Elimia*: Ph.D. Dissertation. Auburn, Alabama. 76 p.
- Weiperth A., Gaebele T., Potyó I., Puky M. 2014. A global overview on the diet of the dice snake (*Natrix tessellata*) from a geographical perspective: foraging in atypical habitats and feeding spectrum widening helps colonization and survival under suboptimal conditions for a piscivorous snake // Zool. Stud. V. 53(1). P. 42.
<https://doi.org/10.1186/s40555-014-0042-2>
- Yildirimhan H.S., Bursey C.R., Goldberg S.R. 2007. Helminth parasites of the Grass snake, *Natrix natrix*, and the Dice snake, *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae), from Turkey // Comp. Parasitol. V. 74(2). P. 343.
<https://doi.org/10.1654/4285.1>
- Yossefi M.R., Nikzad R., Nikzad M. et al. 2014. High helminthic infection of the European grass snake, *Natrix natrix* and the dice snake, *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae) from Iran // As. Pac. J. Trop. Dis. V. 4(1). P. S263.
[https://doi.org/10.1016/S2222-1808\(14\)60452-7](https://doi.org/10.1016/S2222-1808(14)60452-7)

Ecological Analysis of the Helminth Fauna in the Dice Snake *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) from the Low Volga Region (Russia)

A. A. Kirillov¹, *, N. Yu. Kirillova¹, A. G. Bakiev¹, and R. A. Gorelov², **

¹Samara Federal Research Scientific Center of Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology, of Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

²Zhiguli State Natural Biosphere Reserve named after V.I. Sprygin, Bahilova poljana, Russia

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

**e-mail: gorelov.roman@mail.ru

The ecological analysis of the helminth fauna of the Dice snake *Natrix tessellata* from different habitats of the Astrakhan region in 2004, 2005, 2008 was carried out. The helminth community of the reptile includes 21 species of parasitic worms: 11 trematodes, 1 cestode, 8 nematodes and 1 acanthocephalan. Of these, 11 species are found in all the studied localities and form the basis of *N. tessellata* helminth fauna. Dominant and subdominant helminth species are found in snakes in all habitats as a result of the implementation of its main trophic relationships. Comparison of the helminth composition from different study sites showed a relatively high degree of similarity. Differences in the helminth fauna of the dice snake from different habitats are insignificant and relate to rare and accidental parasite species. Significant differences in the infection level of snakes with certain species of helminths were revealed. Most of the helminth species that parasitize the water snake have a complex life cycle. The infection of reptiles by them is determined to a large extent by biotic factors: fauna and the number of invertebrates (intermediate hosts of helminths) and vertebrates (paratenic and final hosts) in biocenosis.

Keywords: dice snake, parasitic worms, various habitats, Astrakhan region, *Natrix tessellata*, comparative analysis, colubrid snakes

ГЕЛЬМИНТЫ СЕГОЛЕТКОВ СЕРОЙ ЖАБЫ (*Bufo bufo*) НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ УРАЛА И АНАЛИЗ ЕЕ ПАРАЗИТОФАУНЫ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

© 2023 г. А. В. Буракова^а, *, Е. А. Малкова^а

^аИнститут экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

*e-mail: annabios@list.ru

Поступила в редакцию 21.01.2022 г.

После доработки 14.06.2022 г.

Принята к публикации 30.07.2022 г.

Изучены гельминты сеголетков серой жабы *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) на некоторых особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Урала. Обнаружено всего четыре вида гельминтов, относящихся к типу Nematoda. Общие для исследуемых популяций амфибий — нематоды *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis*. Видовой состав геогельминтов не различается у сеголетков и половозрелых амфибий, зараженность у взрослых жаб выше, чем у сеголетков. Проведенный анализ гельминтофауны серой жабы показал, что у *Bufo bufo* в большинстве регионах России доминируют нематоды *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis*. Наиболее богатый видовой состав трематод отмечен у серых жаб Мордовии.

Ключевые слова: гельминты, сеголетки, серая жаба, *Bufo bufo*, видовое разнообразие, ООПТ, Урал, регионы России

DOI: 10.31857/S032096522302002X, **EDN:** BRRMLN

ВВЕДЕНИЕ

Паразиты, как наиболее распространенная и разнообразная форма жизни на Земле, являются составной частью биоценоза и служат одним из факторов динамики численности популяций животных-хозяев, а также инструментом естественного отбора, воздействуя на различные параметры хозяина (Blanchet et al., 2009). Бесхвостые амфибии выступают в качестве хищников для ряда видов беспозвоночных и принимают участие в циркуляции большого количества гельминтов, характерных для пресноводных и наземных экосистем (Гаранин, 1997; Chikhlyayev, Ruchin, 2014).

Особо охраняемые природные территории, как правило, характеризуются богатым биологическим разнообразием флоры и фауны, не исключая паразитов, и могут служить эталонами естественных и минимально нарушенных экосистем.

Серая жаба *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) обладает широким ареалом, распространена в Европе, Западной Сибири и встречается в Восточной Сибири. Северная граница проходит от северного берега Белого моря, через Архангельскую обл., Республику Коми, Урал, Тюменскую обл., Красноярский

край и Иркутскую обл. Южная граница проходит по юго-западу Белгородской обл., северу Саратовской, Оренбургской областей и далее на восток (Вершинин, 2007).

Серая жаба относится к гидрофильным видам амфибий, предпочитает смешанные и заболоченные хвойные леса, избегает открытых пространств, удаленных от водоемов, что связано с ее низкой миграционной активностью. Объектами питания служат, в основном, наземные формы беспозвоночных (слизни, моллюски, малоподвижные личинки насекомых и имаго, распространена мирмекофагия — поедание муравьев) (Вершинин, 2007; Кузьмин, 2012).

Гельминтофауна амфибий формируется в зависимости от ряда факторов (экологических и морфологических особенностей определенного вида хозяина, экологии и биологии промежуточных хозяев и гельминтов), в их числе и возраст хозяина. Известно, что экстенсивность и интенсивность заражения, а также разнообразие паразитов увеличиваются с возрастом хозяина (чем старше животное, тем дольше он контактирует с паразитом (Кеннеди, 1978). Сеголетки прежде всего инвазируются гельминтами, жизненный цикл которых протекает без участия промежуточных хозяев (за исключением моногеней) — нематодами, что связано с изменениями пищевых предпочтений

Сокращения: ООПТ — особо охраняемые природные территории; *A* — индекс обилия; *I* — интенсивность инвазии; *P* — экстенсивность инвазии.

и образом жизни на разных стадиях развития амфибии (Догель, 1962; Кеннеди, 1978).

Паразитофауна серой жабы на территории России (Chikhlyayev et al., 2020) и, в частности, Урала, остается недостаточно изученной. Ранее получены данные по видовому составу гельминтов сеголетков серой жабы на территории Среднего Урала — оз. Песчаное (Свердловская обл.) (Буракова, Вершинин, 2016) и по гельминтам ее половозрелых особей, обитающих в окрестностях Висимского государственного природного биосферного заповедника (Буракова, Байтиминова, 2017).

Особую значимость, в связи с этим, имеет проведение паразитологических работ на ООПТ, поскольку они позволяют получать не только информацию по видовому составу гельминтов на охраняемых территориях, но и вести контроль с целью выявления опасных в эпизоотологическом отношении видов паразитов. Настоящее исследование по разнообразию гельминтов сеголетков *B. bufo* на некоторых ООПТ является продолжением и дополнением работы по изучению гельминтофауны разных размерно-возрастных групп серой жабы, обитающей на территории Урала (Буракова, Байтиминова, 2017). Использование в работе только сеголетков позволяет исключить негативное влияние на репродуктивное ядро популяции серой жабы на ООПТ.

Цель работы — изучить гельминтов сеголетков серой жабы (*B. bufo*) на некоторых ООПТ Урала и провести анализ ее паразитофауны на территории России по литературным данным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Местообитания. Материал собирали в июле и августе 2016 и 2017 гг. в окрестностях д. Большие Галашки (57°28'14" с.ш., 59°29'40" в.д.) — местообитание 1 (М1), на территории национального парка Таганай (55°13'14.57" с.ш., 59°44'7.13" в.д.) — местообитание 2 (М2) и в окрестностях оз. Таватуй (57°08'18" с.ш., 60°11'21" в.д.) — местообитание 3 (М3). На территории М1 отловлено 25 экз. жаб, М2 — 14 экз., М3 — 41 экз.

Территория М1, прилегает к охранной зоне Висимского государственного природного биосферного заповедника, имеющего Федеральное значение. Заповедник расположен в подзоне южной тайги Среднего Урала (Свердловская обл.) в верховьях правых притоков рек Чусовая, Сулем, Дарья, Шишим. В долинах и на нижних частях склонов — бореальные заболоченные ельники и елово-березовые леса.¹ Отловы животных проведены в дер. Большие Галашки вдоль берегов верх-

него течения р. Сулем, где и нерестятся амфибии. Река Сулем берет начало рядом коротких истоков в самой высокой, восточной части заповедника. Вода карбонатного типа, слабо минерализована (Архипова, 2001). Деревня окружена заповедником. Это охраняемая территория с ограниченным посещением (пропускная система).

Территория национального парка “Таганай” (М2) расположена в северной части Златоустовского и Кусинского районов Челябинской обл.² Этот парк Федерального значения относится к Уральской горно-лесной растительной области лесной зоны и включает в себя подзону горных южно-таежных темнохвойных лесов с фрагментами смешанных широколиственно-темнохвойных лесов (Русяева, 2007). Отловы животных проведены в окрестностях Центральной усадьбы на обочине туристической тропы, куда животные выходят на кормление в сумеречное время. Тропа граничит с центральной автопарковкой и туристической поляной с расположенными на ней туристическими домиками и костровищами. Ближайший небольшой водоем (площадь 1771 м²), который амфибии используют для размножения, расположен в 130 м по прямой (в направлении на юг) от места поимки животных.

Территория М3 имеет высокое рекреационное значение (без пропускной системы). Это Государственный ландшафтный природный заказник “Озеро Таватуй с окружающими лесами”, имеющий региональное значение.³ Озеро Таватуй расположено в Невьянском р-не Свердловской обл. в подзоне южной тайги горной лесорастительной области Среднего Урала и включает в себя елово-пихтовые и смешанные леса (Колесников, 1969). Озеро относится к бассейну р. Нейва и образует единую систему с Верх-Нейвинским прудом. Сток в пруд находится на севере озера. Отловы животных проведены в северной части оз. Таватуй на территории детского оздоровительного лагеря “Таватуй”. Береговая линия в этой части озера частично заболочена. Амфибии пойманы на границе двух сред (воды и суши), а также на ближайших тропках.

Зараженность макропаразитами. Гельминтов идентифицировали с помощью стандартных методов (Рыжиков и др., 1980). Зараженность амфибий оценивали по следующим показателям: *P* — доля зараженных особей хозяина в исследованной выборке (%); *A* — средняя численность пара-

¹ Кадастровый отчет по ООПТ Висимский государственный природный биосферный заповедник. 2022 // ООПТ России: [сайт]. URL: oort.aagi.ru/oort/Висимский. (дата обращения 24.02.2022 г.).

² Кадастровый отчет по ООПТ Национальный парк “Таганай”, 2022 // ООПТ России: [сайт]. URL: oort.aagi.ru/oort/Таганай. (Дата обращения 24.02.2022 г.).

³ Кадастровый отчет по ООПТ государственный ландшафтный природный заказник областного значения “Озеро Таватуй с окружающими лесами”. 2022 // ООПТ России: [сайт]. URL: oort.aagi.ru/oort/Озеро-Таватуй-с-окружающими-лесами. (Дата обращения 24.02.2022).

Таблица 1. Зараженность сеголетков серой жабы паразитами на некоторых особо охраняемых природных территориях Урала (М1 и М2)

Таксон паразита	<i>P</i> (ДИ)/ <i>A</i> (ДИ)		<i>I</i> (ДИ)		<i>I</i> min–max	
	М1	М2	М1	М2	М1	М2
Nematoda	36.0* (17.97–57.48) 1.6 (0.72–3.44)	28.6 (8.38–58.11) 0.64 (0.14–1.43)	4.44 (2.44–8.22)	2.25 (1.25–3.25)	1–14	1–4
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782) ¹	24.0 (9.35–45.13) 0.40 (0.12–1.04)	28.6 (8.38–58.11) 0.43 (0.07–1.0)	1.67 (1.0–2.33)	1.5 (1–2)	1–5	1–3
<i>Neorailletnema praeputiale</i> (Skrjabin, 1916) ¹	4.0 (0.1–20.36) 0.04 (0–0.12)	0	1	0	0–1	0
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin, 1845) ¹	36.0 (17.97–57.48) 0.8 (0.36–1.52)	0	2.22 (1.33–3.44)	0	1–5	0
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrunk, 1788) ²	24.0* (9.35–45.13) 0.36* (0.12–0.72)	21.4 (4.65–50.80) 0.21 (0–0.43)	1.5* (1–2.17)	1	1–3	0–1

Примечание. *P* – экстенсивность инвазии, %; *A* – индекс обилия, экз./особь хозяина; *I* – интенсивность инвазии, экз./особь хозяина; ДИ – 95%-ный доверительный интервал; *I* min–max – минимальное и максимальное число особей паразита определенного вида в отдельной особи хозяина; ¹ – паразиты кишечной локализации; ² – паразиты легочной локализации. У жаб, обитающих в М3, гельминты не были отмечены.

* Значимые различия между популяциями М1 и М2 ($p < 0.05$).

зитов определенного вида или группы паразитов у всех особей хозяина, экз./особь хозяина; *I* – среднее количество гельминтов, приходящихся на одну исследованную особь хозяина, экз./особь хозяина (Бреев, 1976).

Структуру доминирования анализировали, пользуясь ранее описанным подходом (Кириллов, 2011): доминанты – виды, достигающие $\geq 30\%$ общего числа животных в составе компонентного сообщества; субдоминанты – 10–30%; обычные – 1–10%; редкие – 0.1–1%; единичные 0.01–0.1%. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Quantitative Parasitology (Rozsa et al., 2000). Для попарных сравнений количества нематод у половозрелых особей и сеголетков применяли тест Манна–Уитни (U-тест) (Statistica 8.0).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В целом, у *B. bufo* на исследуемых территориях обнаружено четыре вида гельминтов, относящихся к типу Nematoda (табл. 1), широко распространенных у наземных холоднокровных позвоночных Палеарктики.

Зараженность сеголетков жаб нематодами значимо выше в популяции с территории М1, по сравнению с М2 (табл. 1). Общими для популяций амфибий М1 и М2 являются 2 вида нематод – *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) и *Rhabdias bufonis* (Schrunk, 1788).

На территории М1 выявлено 4 вида нематод (табл. 1). По показателям зараженности и доле (50%) в компонентном сообществе доминирует *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845). К видам–субдоминантам на территории М1 относятся *Oswaldocruzia filiformis* (25%) и *Rhabdias bufonis* (22.5%). Значимо выше на территории М1 сеголетки жаб инвазируются легочным гельминтом *R. bufonis* (табл. 1) по сравнению с М2. Нематода *Neorailletnema praeputiale* (Skrjabin, 1916) (2.5%) представлена как обычный вид.

На территории М2 в паразитофауне популяции серой жабы отмечено два вида нематод – *Oswaldocruzia filiformis* (66.67%) и *Rhabdias bufonis* (33.33%). Виды *Cosmocerca ornata* и *Neorailletnema praeputiale* не обнаружены. Несмотря на отсутствие значимых различий, зараженность *Oswaldocruzia filiformis* серых жаб здесь выше, чем на М1. У жаб, обитающих в М3, гельминты не отмечены. Поскольку *Cosmocerca ornata* отмечена у сеголетков жаб в М1, оценку территориальных различий по зараженности этим гельминтом амфибий, в сравнении с другими территориями, не проводили.

На основе анализа литературных данных по гельминтофауне серой жабы на территории России выявлено 17 видов, из них 8 видов нематод и 9 видов трематод (табл. 2). Наибольшее разнообразие по видовому составу гельминтов зарегистрировано на территории Республики Мордовия. Здесь обнаружено 12 видов (4 вида нематод и 8 видов трематод).

Таблица 2. Гельминтофауна серой жабы, обитающей на территории России

Регион	Nematoda								Trematoda								Литературный источник	
	RB	OF	OG	AA	CO	NB	NP	SP	SS	GC	GA	GM	GVi	PC	PM	AM		DS
Калининград- ская обл.	+		+		+		+		+									Голикова, 1960
Республика Карелия	+	+			+													Фахрутдинова, 2020
Калужская обл.	+	+			+													Чихляев и др., 2016
Вологодская обл.	+	+		+	+	+	+							+				Радченко, Шабун- нов, 2008
Республика Мор- довия	+	+			+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	Лукиянов и др., 2009; Чихляев и др., 2015; Chikhlyayev et al., 2016; Chikh- lyayev et al., 2020; Chikhlyayev, Ruchin, 2020
Костромская обл.	+	+		+	+		+						+					Радченко, Буда- лова, 1980; Чуркина, Колесова, 2020; Волкова, 2021
Республика Чувашия	+	+		+	+	+				+			+					Чихляев и др., 2010
Республика Башкортостан		+		+		+												Баянов, 1992; Пет- рова, Баянов, 2000; Юмагулова, 2000
Челябинская обл.	+																	Юмагулова, 2000
Пермский край	+		+					+										Голубчикова и др., 2019
Свердловская обл.	+	+			+		+											Буракова, Верши- нин, 2016; Буракова, Байтиминова, 2017
Томская обл.	+	+																Куранова, 1988

Примечание. RB – *Rhabdias bufonis* (Schrunk, 1788); OF – *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782); OG – *Oswaldocruzia goezei* Skrjabin et Schulz, 1952; AA – *Aplectana acuminata* (Schrunk, 1788); CO – *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845); NB – *Neoxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800); NP – *Neorailletnema praeputiale* (Skrjabin, 1916); SP – *Spauligodon pseudoeremiasi* (Markov et Bogdanov, 1961); SS – *Strigea strigis* (Schrunk, 1788), mtc. (= *Tetracotyle strigis* (Schrunk, 1788)); GC – *Gorgodera cygnoides* (Zeder, 1800); GA – *G. asiatica* Pigulewski, 1943; GM – *G. microovata* Fuhrmann, 1924; GVi – *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876); PC – *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819); PM – *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876); AM – *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904, mtc.; DS – *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760).

Для большинства рассмотренных регионов РФ к доминирующим видам отнесены нематоды *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis*, третий по встречаемости на территории России вид – нематода *Cosmocerca ornata* (табл. 2). Выявлены виды, встречающиеся только на одной территории: трематода *Strigea strigis* отмечена у серых жаб, обитающих на территории Калининградской обл., нематода *Spauligodon pseudoeremiasi* – на территории Пермского края.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Часть жизненного цикла *Oswaldocruzia filiformis*, *Rhabdias bufonis* и *Neorailletnema praeputiale* протекает в почве и на растениях – это живые личинки или яйца. Серые жабы инвазируются *O. filiformis* перорально при случайном контакте с инвазионными личинками на суше (Hendrikx, 1983). Нематодой *Rhabdias bufonis* жабы могут заражаться при проникновении личинок через ко-

жу из почвы, далее они с потоками лимфы и крови попадают в легкие хозяина (Hartwich, 1975), а также через резервуарных хозяев (олигохет, моллюсков) (Савинов, 1963). Заражение *Neorailletia praeputiale* осуществляется без участия промежуточных хозяев.

Высокая зараженность *Oswaldocruzia filiformis* в популяциях серых жаб территорий М1 и М2, вероятно, обусловлена синхронизацией метаморфоза сеголетков и созревания инвазионных личинок из новой генерации гельминтов. Оба процесса происходят ближе к концу июля или в начале августа (Вершинин, 2007; Аралханова, 2010). Разница в уровне зараженности сеголетков в этих местообитаниях, очевидно, обусловлена экологическими особенностями местности.

Показано (Ваккер, 2018), что для развития отностительно крупных яиц нематоды *O. filiformis* нужны оптимальные условия: биотопы с достаточной влажностью почвы, температурой воздуха $\sim +14...+15^{\circ}\text{C}$, наличием хорошо увлажненной прибрежной полосы, плотного растительного покрова на ней, отдельно стоящих деревьев, создающих тень, кустарников и тростника, необходимых для передвижения личинок этой нематоды. И напротив, условия препятствующие реализации жизненного цикла *O. filiformis* – биотопы, где температура июля достигают $+22...+25^{\circ}\text{C}$, водоемы с открытыми, слабо заросшими ивняком песчаными берегами. Яйца и личинки нематоды *Rhabdias bufonis* созревают в почве при выпадении большого количества осадков, т.е. для реализации жизненного цикла вида им также необходимо достаточное увлажнение субстрата (Barton, 1998).

Таким образом, увлажненность среды, а также наличие обильного растительного покрова важны для сохранения жизнеспособности яиц и личинок гельминтов, что напрямую связано с вероятностью заражения ими амфибий (Ваккер, 2018; Silva et al., 2018). Отловы жаб на территории М1 проводили в пойме р. Сулем, где влажность почвы высока. На территории М2 животных отлавливали на обочине туристической тропы, рядом с центральной автопарковкой и туристической поляной. Ближайший водоем располагался в 130 м от места поймки, и грунт здесь был менее увлажненным по сравнению с М1. Возможно, с этим связана большая зараженность нематодами сеголетков *Bufo bufo* в М1. Учитывая вышеперечисленные особенности местообитания М2, нельзя исключать и действия дополнительных факторов: автотранспортной нагрузки, активной туристической деятельности, развития тропиной сети и повышенного беспокойства животных (Вершинин, 1997) и др.

Несмотря на отлов жаб в непосредственной близости от водоема (местообитание с достаточ-

ным увлажнением), гельминты у жаб на территории М3 не обнаружены. Озеро Таватуй находится в пределах Верх-Исетского гранитного массива. На поверхность выходят граниты, поэтому дно и берега преимущественно каменистые или песчаные. Подобные условия могут мешать реализации жизненного цикла гельминтов (Ваккер, 2018; Silva et al., 2018). Поскольку берег озера служит популярным местом отдыха, то дополнительной причиной сокращения видового разнообразия гельминтов, как и на территории М2, может быть комплекс неблагоприятных антропогенных факторов (Чихляев и др., 2017).

Личинками *Cosmocerca ornata* (III возраст) сеголетки серой жабы инвазируют хозяина в приповерхностном слое воды, проникая через конъюнктиву нижнего века (Кириллова, Кириллов, 2021). Установлено (Кириллова, Кириллов, 2021), что поступление новых генераций личинок *C. ornata* происходит при прогревании водоема уже при температуре $+16...+17^{\circ}\text{C}$ и достигает максимального заражения при высоких температурах $+24...+29^{\circ}\text{C}$. Ранее *C. ornata* обнаружена также у взрослых особей *Bufo bufo* и *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, обитающих на территории М1 (Буракова, Байтиминова, 2017; Буракова, Малкова, 2021). Среднее значение экстенсивности инвазии у взрослых жаб в этом местообитании в два раза выше, чем у сеголетков (72.4 и 36.0% соответственно) (Буракова, Байтиминова, 2017; Буракова, Малкова, 2021).

По литературным данным, зараженность *Bufo bufo* трематодами низка, что связано с преимущественно наземным образом жизни и кратковременной связью с водной средой (Чихляев и др., 2009). В исследуемых местообитаниях трематоды обнаружены только в М1 у травяной лягушки – легочная трематода *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Буракова, Малкова, 2021). Однако, согласно литературным источникам (Рыжиков и др., 1980; Кузьмин, 2012), заражение этой трематодой серых жаб не отмечено.

Полученные нами результаты согласуются с ранее опубликованными данными по гельминтам сеголетков серой жабы с территории Среднего Урала – в оз. Песчаное (Свердловская обл.) (Буракова, Вершинин, 2016) и по гельминтам ее половозрелых особей, обитающих в окрестностях Висимского государственного природного биосферного заповедника (Буракова, Байтиминова, 2017). У амфибий на данных территориях отмечены те же виды, при сохранении доминирующих *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis*. При этом показатель индекса обилия взрослых животных (Буракова, Байтиминова, 2017) закономерно выше (среднее $\pm$ SD: 47.0 ± 19.9 для взрослых; 2.2 ± 6.7 для сеголетков), различия статистически значимы ($U = 15.5$; $p < 0.001$), что связано с увеличением

размеров животных и накоплением паразитов с возрастом. Дополнительно для Урала можно отметить, что на территории Республики Башкортостан у *Bufo bufo* обнаружены *Aplectana acuminata* (Schrank, 1788) и *Neoxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800), не отмеченные в наших выборках (Юмагулова, 2000).

На территориях всех рассмотренных регионов РФ доминантами выступают виды нематод *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis*. Это нематоды, широко распространенные в Палеарктике, паразитирующие на широком спектре амфибий и рептилий (Рыжиков и др., 1980; Chikhlyayev et al., 2016; Ваккер, 2018) и встречающиеся в разных местах обитания одного и того же региона (Ройтман, Казаков, 1977). Поскольку развитие личинок *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis* проходит в почве, эти виды инвазируют, в основном, более связанных с сушей земноводных, в меньшей степени — животных, постоянно или преимущественно живущих в воде (Kirin, Buchvarov, 2002). Отмечено, что яйца представителей сем. Trichostrongylidae, к которому относится нематода *Oswaldocruzia filiformis*, характеризуются устойчивостью к химическому воздействию благодаря плотной оболочке, состоящей из четырех слоев, но хорошо проницаемой для воды (Скрябин и др., 1954). Еще одним фактором, способствующим доминирующему положению *O. filiformis* среди паразитов серых жаб, считается относительно крупный размер взрослых особей самих хозяев. На территории РФ серая жаба — один из видов амфибий, имеющих большие размеры и ведущий преимущественно сухопутный образ жизни. Показано (Kirillova et al., 2021), что у *Bufo bufo*, по сравнению с видами амфибий меньшего размера, встречаются нематоды наибольшего размера. Авторы (Kirillova et al., 2021) предполагают, что серая жаба — более древний, возможно, первичный хозяин *Oswaldocruzia filiformis*. Вышеперечисленные факты обуславливают почти повсеместное заражение серых жаб данными видами нематод.

Республика Мордовия выделяется богатым видовым составом трематод у *Bufo bufo*, что, вероятно, связано с климатическими особенностями этого региона. Кроме того, наличие в водоемах Мордовии аборигенного вида амфибий, ведущего водный образ жизни, — озерной лягушки — способствует широкому распространению трематод, заражающих животных в воде.

Первичные данные по разнообразию гельминтов сеголетков *B. bufo* на изучаемых территориях позволяют предположить, что их видовой состав зависит от комплекса биотопических факторов.

Выводы. Видовой состав гельминтов сеголетков *B. bufo* на изученных ООПТ представлен нематодами, что связано с наземным образом жизни этого вида. У сеголетков серых жаб на территории

М1 выявлено четыре вида нематод, на М2 — два, на М3 паразиты не найдены. По показателям зараженности и доле в компонентном сообществе у амфибий на территории М1 доминирует *Cosmocerca ornata*. На М2 структура доминирования меняется на бидоминантную (*Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis*), исчезают *Cosmocerca ornata* и *Neorailletnema praeputiale*. Видовой состав сеголетков и взрослых животных не различается, но индекс обилия у половозрелых животных значительно выше, чем у сеголетков. Комплексный анализ данных по видовому составу гельминтов серой жабы из разных регионов России показал, что в большинстве регионов доминируют нематоды *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis*. Республика Мордовия выделяется среди других регионов России наличием разнообразной трематофауны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность О.В. Толкачеву, И.Ю. Толкачевой, В.А. Долгой и К.А. Долгому за помощь в сборе материала, а также И.В. Братцевой (Институт экологии растений и животных УрО РАН) за подготовку списка литературы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ темы 122021000082-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аралханова А.Е. 2010. Сезонная динамика показателей зараженности остромордой лягушки нематодой *Oswaldocruzia filiformis* в Восточно-Казахстанской области // Актуальные проблемы современной науки и образования. Биологические науки: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Уфа: РИЦ БашГУ. Т. 2. С. 74.
- Архипова Н.П. 2001. Природные достопримечательности Екатеринбурга и его окрестностей. Екатеринбург: АКВА-ПРЕСС.
- Баянов М. 1992. Гельминты амфибий Башкортостана // Проблемы экологии животных Южного Урала. Уфа: Башкир. ун-т. Вып. 5. С. 2. Деп. ВИНТИ. № 587-В92.
- Бреев К.А. 1976. Применение математических методов в паразитологии // Проблемы изучения паразитов и болезней рыб. Ленинград: Наука. С. 109.
- Буракова А.В., Байтиминова Е.А. 2017. Видовой состав паразитов *Bufo bufo* (Amphibia: Bufonidae) в окрестностях Висимского государственного природного биосферного заповедника // Росс. паразитол. журн. Т. 42. Вып. 4. С. 320.
- Буракова А.В., Вершинин В.Л. 2016. Анализ паразитофауны синтопически обитающих представителей бесхвостых амфибий // Вестн. Санкт-Петербург.

- ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 3. С. 31.
<https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.306>
- Буракова А.В., Малкова Е.А. 2021. Видовой состав паразитов *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 (Amphibia: Ranidae) в окрестностях Висимского государственного природного биосферного заповедника // Росс. паразитол. журн. Т. 15. № 1. С. 16.
<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2021-15-1-16-24>
- Ваккер В.Г. 2018. Паразитарная система нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) в Казахстане // Принципы экологии. № 4. С. 44.
- Вершинин В.Л. 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург.
- Вершинин В.Л. 2007. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН.
- Волкова А.И. 2021. Гельминтофауна бесхвостых амфибий окрестностей деревни Глебово Судиславского района Костромской области // Ступени роста: Матер. 73-й межрегиональной науч.-практ. конф. молодых ученых. Кострома. С. 32.
- Гаранин В.И. 1977. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта // Вопр. герпетологии. Вып. 4. С. 63.
- Голикова М.Н. 1960. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области. Сообщение 1. Паразитофауна бесхвостых земноводных // Зоол. журн. Т. 39. № 7. С. 984.
- Голубчикова А., Литвинов Н.А., Ганщук С.В. 2019. К биологии обыкновенной жабы в черте г. Перми // Вестн. ПГГПУ. Сер. № 2. С. 46.
<https://doi.org/10.24411/2308-720X-2019-10007>
- Догель В.А. 1962. Зоология беспозвоночных. Ленинград: Ленинград. гос. ун-т.
- Кеннеди К. 1978. Экологическая паразитология. Москва: Мир.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2021. Жизненный цикл паразита амфибий нематоды *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae) // Биология внутр. вод. № 3. С. 286.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221020078>
- Кириллов А.А. 2011. Сообщества гельминтов обыкновенного ужа *Natrix natrix* L. (Reptilia: Colubridae) юга Северного Поволжья // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 13. № 1. С. 127.
- Колесников Б.П. 1969. Леса Свердловской области // Леса СССР. Москва: Наука. Т. 4. С. 64.
- Кузьмин С.Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. Москва: Тов-во научн. изданий КМК.
- Куранова В.Н. 1988. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопр. экол. беспозвоночных. Томск: Томск. ун-т. С. 134.
- Лукиянов С.В., Чихляев И.В., Ручин А.Б. 2009. Первые сведения о гельминтах серой жабы *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) (Amphibia: Anura) в Мордовии // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск: Талер Пресс. С. 170.
- Петрова С., Баянов М. 2000. Гельминты жаб (Amphibia, Bufonidae) в Башкирии // Итоги биологических исследований. № 6. С. 155.
- Радченко Н., Будалова Т. 1980. Гельминты земноводных в Костромской области // IX конф. Украинского паразитологического общества: Тез. науч. конф. Киев: Наукова думка. Ч. 3. С. 179.
- Радченко Н.М., Шабунов А.А. 2008. Эколого-гельминтологические исследования амфибий в Вологодской области // Паразитология в XXI веке — проблемы, методы, решения: Матер. IV съезда Паразитол. общ-ва при РАН. Санкт-Петербург: Лема. Т. 3. С. 72.
- Русяева Г.Г. 2007. Геоботанический очерк национального парка «Таганай» // Вест. Челябин. гос. ун-та. № 6. С. 118.
- Ройтман В.А., Казаков Б. 1977. Некоторые аспекты морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*) // Тр. гельминтологической лаборатории Академии наук СССР. Т. 27. С. 110.
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. Москва: Наука.
- Савинов В.А. 1963. Некоторые новые экспериментальные данные о паратеническом паразитизме нематод // Матер. науч. конф. Всесоюз. сообщество гельминтологов. Ч. 2. Москва: АН СССР. С. 73.
- Скрябин К.И., Шихобалова Н.П., Шульц Р.С. 1954. Основы нематодологии. Трихостронгилиды животных и человека. Москва: Изд-во Академии наук СССР. Т. 3.
- Фахрутдинова Э.Ю. 2020. Паразитофауна серой жабы *Bufo bufo* о. Средний Керетского архипелага Белого моря // Ломоносов 2020: Матер. Междунар. молодеж. науч. форума. Москва: МАКС Пресс. С. 1.
- Чихляев И.В., Ручин А.Б., Лукиянов С.В. 2009. Материалы к гельминтофауне серой жабы *Bufo bufo* // Соврем. герпетол. Т. 9. Вып. 3/4. С. 153.
- Чихляев И.В., Ручин А.Б., Рыжов М.К. 2010. Материалы к гельминтофауне земноводных (Amphibia) национального парка «Чаваш Вармане» (Чувашия) // Научные труды национального парка «Чаваш Вармане». Чебоксары. Т. 3. С. 111.
- Чихляев И.В., Ручин А.Б., Файзулин А.И. 2015. Гельминты бесхвостых земноводных (Amphibia, Anura) Мордовского заповедника // Тр. Мордовск. гос. природного заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск; Пушта. Вып. 14. С. 376.
- Чихляев И.В., Корзиков В.А., Файзулин А.И. 2016. Материалы к гельминтофауне прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* и серой жабы *Bufo bufo* (Amphibia, Anura) в Калужской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 18. № 5(2). С. 377.
- Чихляев И.В., Файзулин А.И., Кузовенко А.Е. 2017. Анализ гельминтофауны зеленой жабы *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) на урбанизированных территориях Самарской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 18. № 5. С. 178.
- Чуркина К.М., Колесова Т.М. 2020. Гельминтофауна серой жабы в окрестностях деревни Харино Костромского района // Белозеровские чтения: Ма-

- тер. Всерос. (с междунар. участием) науч.-практ. конф. Кострома. С. 212.
- Юмагулова Г.Р. 2000. Гельминты амфибий Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа.
- Barton D.P. 1998. Dynamics of natural infections of *Rhabdias* cf. *hylae* (Nematoda) in *Bufo marinus* (Amphibia) in Australia // Parasitology. V. 117. P. 505. <https://doi.org/10.1017/s0031182098003199>
- Blanchet S., Rey O., Berthier P. et al. 2009. Evidence of parasitemediated disruptive selection on genetic diversity in a wild fish population // Molecular Ecol. V. 18. № 6. P. 1112. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04099.x>
- Chikhlyayev I., Ruchin A. 2014. The helminth fauna study of European common brown frog (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) in the Volga basin // Acta Parasitologica. V. 59. № 3. P. 459. <https://doi.org/10.2478/s11686-014-0268-5>
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. 2016. The Helminth fauna study of European common toad *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) in the Volga Basin // Nature Environ. Pollut. Technol. V. 15. № 3. P. 1103.
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Kirillov A.A. 2020. Ecological analysis of the helminth fauna in *Bufo bufo* (Amphibia: Anura) from various habitats // Nature Cons. Res. Заповедная наука. 5 (Suppl. 2). P. 1. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.026>
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. 2020. Helminths of amphibians (Amphibia) in beaver ponds in the Central Russia // AACL Bioflux. V. 13. № 6. P. 3810.
- Hartwich G. 1975. Die Tierwelt Deutschlands. I.: Rhabditi- da und Ascaridida // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Berlin: G. Fischer. P. 62.
- Hendrikx W.M.L. 1983. Observations on the routes of infection of *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostongylidae) in amphibian // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 69. № 1. P. 119. <https://doi.org/10.1007/BF00934016>
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A., Chikhlyayev I.V. 2021. Morphological variability of *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Molineidae) in amphibians from European Russia // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 818 012018. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/818/1/012018>
- Kirin D., Buchvarov G. 2002. Biodiversity of helminths communities of acaudates amphibians (Amphibia-Ecaudata) from Bistritsa riverside (Gotse Delchev Region) // Exp. Pathol. Parasitol. V. 5. № 8. P. 13.
- Rozsa L., Reczigel J., Majoros G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitol. V. 86. P. 228. <https://doi.org/10.2307/3284760>
- Silva C. De S., Ávila R.W., Morais D.H. 2018. Helminth community dynamics in a population of *Pseudopaludicola pocoto* (Leptodactylidae: Leiuperinae) from Northeast-Brazilian // Helminthologia. V. 55. № 4. P. 292. <https://doi.org/10.2478/helm-2018-0032>

Helminths of Gray Toad Fingerlings (*Bufo bufo*) of Protected Areas of the Urals and Analysis of Its Parasitofauna in Russia

A. V. Burakova¹, * and E. A. Malkova¹

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

*e-mail: annabios@list.ru

Helminths of gray toad fingerlings *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) have been studied in some specially protected natural areas (protected areas) the Urals. Four species of helminths belonging to the Nematoda type were found. Common to the studied amphibian populations are 2 species of nematodes – *Oswaldocruzia filiformis* and *Rhabdias bufonis*. The species composition of geohelminths does not differ in fingerlings and sexually mature amphibians, infection in adult toads is higher than in fingerlings. The analysis of the helminth fauna of the gray toad showed that the nematodes *Oswaldocruzia filiformis* and *Rhabdias bufonis* dominate in *Bufo bufo* in most regions of Russia. The richest species composition of trematodes is noted in gray toads of the fauna of Mordovia.

Keywords: helminths, fingerlings, gray toad, *Bufo bufo*, species diversity, protected areas, Urals