СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2021

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Два новых вида свободноживущих нематод (Nematoda, Monhysterida) из устья р. Кэм во Вьетнаме

В. Г. Гагарин 3

Особенности поведенческих реакций черноморской мидии *Mytilus galloprovicialis* в естественных условиях обитания

В. В. Трусевич, К. А. Кузьмин, В. Ж. Мишуров, В. Ю. Журавский, Е. В. Вышкваркова 12

Водная флора и фауна

Флора малых водохранилищ Европейского Северо-Востока России

Б. Ю. Тетерюк, Е. В. Князева, Л. В. Тетерюк, А. А. Панюков 23

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги

Н. М. Минеева, И. Э. Степанова, И. В. Семадени 24

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Эффективность переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к планктонным ракообразным в мезотрофных условиях

И. Ю. Фенева, Е. Г. Сахарова, Ж. Ф. Бусева, М. И. Гладышев, Н. Н. Сущик, З. И. Горелышева, М. Карпович, В. П. Семенченко 35

Ихтиология

Особенности строения чешуи байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* в условиях измененного гидрологического режима

И. В. Зуев, П. Ю. Андрущенко, С. М. Чупров, Т. А. Зотина 47

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Функциональные эффекты применения анестезирующих препаратов на костистых рыбах (обзор)

А. А. Солдатов 55

Эпендимины: новые сведения об участии в регуляции физиологических и поведенческих реакций у костистых рыб (обзор)

Д. В. Гарина 67

Особенности изменения функционального состояния осетровых рыб при половом созревании в установках замкнутого водоснабжения

Е. Н. Пономарева, П. П. Гераскин, Г. Ф. Металлов, А. Н. Неваленный, В. А. Григорьев, М. Н. Сорокина, Ю. В. Федоровых 77

Краткие сообщения

Особенности произрастания водяного ореха *Trapa natans* на северной границе ареала
Е. В. Михайлова, А. Е. Артюхин, М. А. Панфилова, Б. Р. Кулуев 85

Первая находка *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Copepoda) в бассейне р. Оки
В. И. Лазарева 91

Межгодовые изменения весеннего зоопланктона пелагиали оз. Севан (Армения) в ходе повышения ихтиомассы
А. В. Крылов, А. О. Айрапетян, А. А. Овсепян, Р. З. Сабитова, Б. К. Габриелян 95

Питание анабаса *Anabas testudineus* в темноте: наблюдения в инфракрасном свете
Е. Д. Павлов, Е. В. Ганжа, Д. С. Павлов 99

Высокая частота заражения эндопаразитами (гельминтами) жаб (Anurans) в Нижнем Дире, провинция Хайбер-Пахтунхва, Пакистан
А. Ю. Хан, М. Аттаулла, В. Хан, А. Варис, Ш. Халид, А. Басет 104

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 3–11

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

ДВА НОВЫХ ВИДА СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД (Nematoda, Monhysterida) ИЗ УСТЬЯ р. КЭМ ВО ВЬЕТНАМЕ

© 2021 г. В. Г. Гагарин*

Институт 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 14.02.2019 г.
После доработки 23.09.2019 г.
Принята к публикации 10.12.2019 г.

Приведены описание и рисунки двух видов свободноживущих нематод, обнаруженных в грунте устья р. Кэм во Вьетнаме. *Eumonhystera rivalis* sp. n. морфологически близка к *E. dispar* (Bastian, 1865), *E. sudanensis* Zeidan et al., 1989 и *E. maxima* Gagarin, 1996. Отличается от них наличием биокристаллов, более близким расположением к переднему концу тела фовеев амфидов и более длинными головными щетинками. *Daptonema borealis* sp. n. близка к *D. vicinus* (Riemann, 1966), *D. aquedulcis* (Gagarin, 1987) и *D. salinae* Gagarin, Gusakov, 2014. От всех трех видов отличается более коротким телом, более короткими головными щетинками и размерами спикул.

Ключевые слова: река Кэм, свободноживущие нематоды, новые виды, *Eumonhystera rivalis* sp. n., *Daptonema borealis* sp. n., Вьетнам

DOI: 10.31857/S0320965221010022

ВВЕДЕНИЕ

Изучение фауны свободноживущих нематод водоемов и водотоков Вьетнама началось примерно 15 лет назад в связи с составлением банка данных по фауне водоемов и водотоков Вьетнама. В настоящее время ведутся широкомасштабные исследования по фауне нематод. Данные по фауне свободноживущих червей в мангровых зарослях и устьях отдельных рек опубликованы в ряде работ (Гагарин, 1987; Tchesunov, Nguyen, 2010; Nguyen et al., 2011; Gagarin, 2018).

Цель работы – иллюстрированное описание двух новых для науки видов свободноживущих нематод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили 20 проб нематод, собранных в мае 2016 г. сотрудниками Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам) в устье р. Кэм (Cam River). Пробы отбирали с лодки трубчатым дночерпателем, нематод выделяли из осадка центрифугированием, используя солевой раствор LUDOX–TM 50. Определяли и измеряли червей с помощью микроскопа МББ-1 (Seinhorst, 1959). Для фотографирования и изготовления рисунков использовали световой микроскоп Nikon Eclipse 8oi, оборудованный принадлежностями для наблюдения методом ДИК-контраста, цифровой камерой Nikon DS–Fil и персонального компьютера с программой NIS–Elements D, 3.2 для анализа и документирования препаратов.

Сокращения: *L* – длина тела, *a* – отношение длины тела к ее наибольшей ширине, *b* – отношение длины тела к длине фаринкса, *c* – отношение длины тела к длине хвоста, *c'* – отношение длины хвоста к диаметру тела в области ануса или клоаки, *V* – отношение расстояния от переднего конца тела до вульвы к общей длине тела, %.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Описание видов. Отряд Monhysterida Filipjev, 1929. Семейство Monhysteridae de Man, 1876. Род *Eumonhystera* Andrassy, 1984.

Eumonhystera rivalis Gagarin sp. n. (рис. 1, 2).

Материал. Голотип ♂, инвентарный номер препарата Vu 2.2.16, паратипы: 3♂♂, 2♀♀. Препарат голотипа хранится в коллекции музея природы Вьетнамской Академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам), препараты паратипов – в коллекции нематод отдела нематологии Института экологии и биологических ресурсов (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Северный Вьетнам, провинция Хай Фонг (Hai Phong), устье р. Кэм (Cam River mouth), глубина 1 м, соленость воды

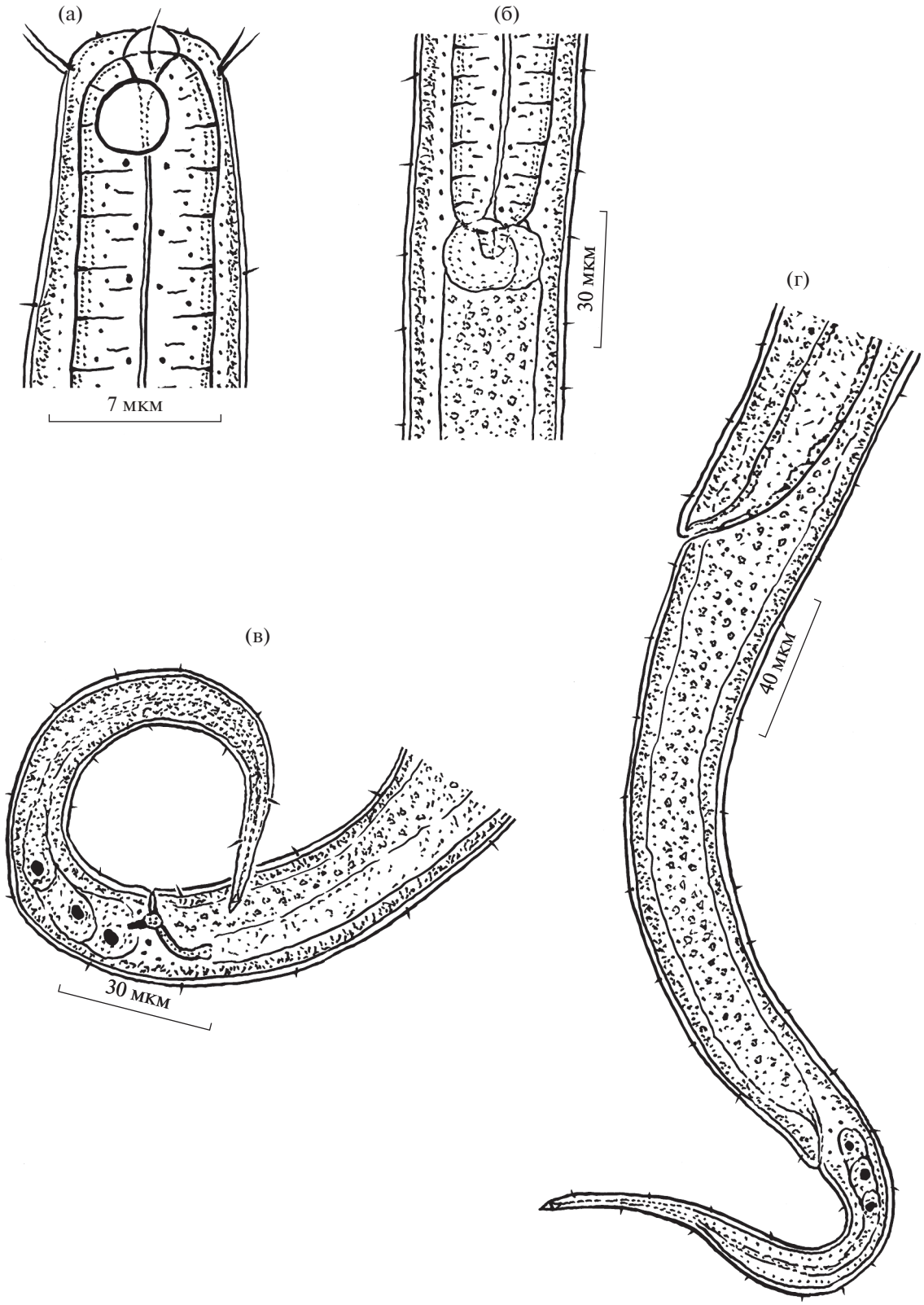

Рис. 1. Детали строения *Eumonhystera rivalis* sp. n.: а – голова самца; б – тело в области кардия; в – задний конец тела самца; г – задний конец тела самки.

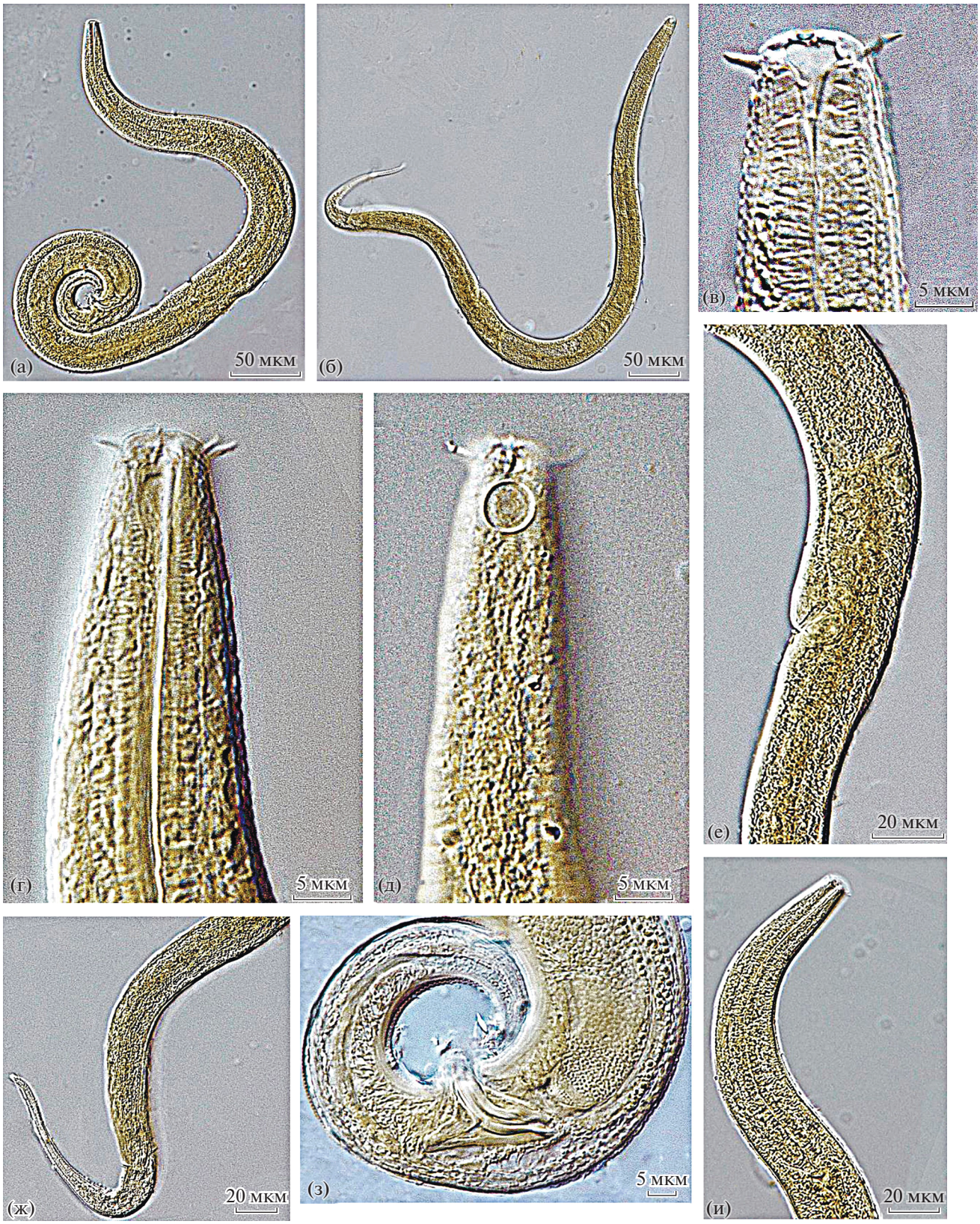

Рис. 2. Микрофотографии *Eumonhystera rivalis* sp. n. а – общий вид самца; б – общий вид самки; в – голова самца; г, и – передний конец самца; д – передний конец самки; е – тело в области вульвы; ж – задний конец самки; з – задний конец самца.

Таблица 1. Морфометрическая характеристика *Eumonhystera rivalis* sp. n.

Признак	Голотип ♂	Паратипы			
		3 ♂♂		2 ♀♀	
		min–max	среднее	♀	♀
L, мкм	650	666–717	680	768	619
a	19	23–27	25	23	28
b	5.4	4.7–5.0	4.9	6.5	5.4
c	8.7	7.2–8.1	7.6	6.7	6.4
c'	3.7	4.3–4.5	4.4	5.6	7.1
V, %	–	–	–	64.6	59.6
Ширина, мкм:					
области губ	8.5	8.0–9.0	8.5	10	9
тела в его среднем отделе	34	27–29	28	34	22
тела в области ануса или клоаки	20	20–22	21	20	14
Длина, мкм:					
головных щетинок	3.5	3.0-4.0	3.5	4.0	4.0
фаринкса	121	136–144	140	119	114
хвоста	75	88–92	89	114	97
спикул (по дуге)	26	26–29	27	–	–
дорсального отростка рулька	10	10–12	11	–	–
Расстояние, мкм:					
от фовеи амфидов до переднего конца тела	4.0	4.0–5.0	4.5	4.5	5.0
от конца фаринкса до вульвы	–	–	–	377	255
от вульвы до ануса	–	–	–	158	153
от конца фаринкса до клоаки	454	425–486	451	–	–

12–15‰, грунт – песок. Координаты: 20°40′22″–20°40′57″ с.ш., 106°42′48″–106°42′58″ в.д.

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

Самцы. Мелкие, довольно толстые черви. Передний конец тела сужен. Ширина области губ в 3–4 раза у́же диаметра тела в области кардия. Кутикула гладкая. Соматические щетинки короткие и редкие. Биокристаллы мелкие, многочисленные. Шесть внутренних сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок, причем, оба их круга сближены. Длина щетинок примерно равна половине ширины области губ. Фовеи амфидов в форме круга, диаметр которого в два раза меньше диаметра тела на данном уровне, расположены на расстоянии 4–5 мкм от переднего конца тела. Хейлостома маленькая, ее стенки гладкие. Фарингостома в форме мелкой воронки, ее стенки слабо кутикулизированы. Фаринкс мускулистый, одинаково утолщен по всей его длине. Кардий маленький, вдается в просвет средней кишки. Ренетта и ее экскреторная пора не обнаружены. Семенник один, прямой. Спикулы маленькие, сильно изогнуты, с головкой. Их длина в 1.3 раза превышает диаметр тела в области клоаки. Рулек с дорсальным отростком. Преклоакальные супплементарные органы отсутствуют. Хвост стройный, удлиненно-конический. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Кутикула гладкая. Биокристаллы мелкие. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл. Внешние губные сенсиллы и головные сенсиллы в форме тонких щетинок, их круги сильно сближены. Фовеи амфидов в форме круга, расположены на расстоянии 4.5–5.0 мкм от переднего конца тела. Фарингостома в форме мелкой воронки и стенки ее слабо кутикулизированы. Фаринкс мускулистый, равноутолщенный по всей длине. Кардий маленький, мускулистый. Реннета и ее экскреторная пора не обнаружены. Яичник один, передний, прямой, без загиба, расположен справа от средней кишки. Ооциты многочисленные. Вульва постэкваториальная, в форме поперечной щели, ее губы не склеротизированы. Матка обширная. Вульварные железы и

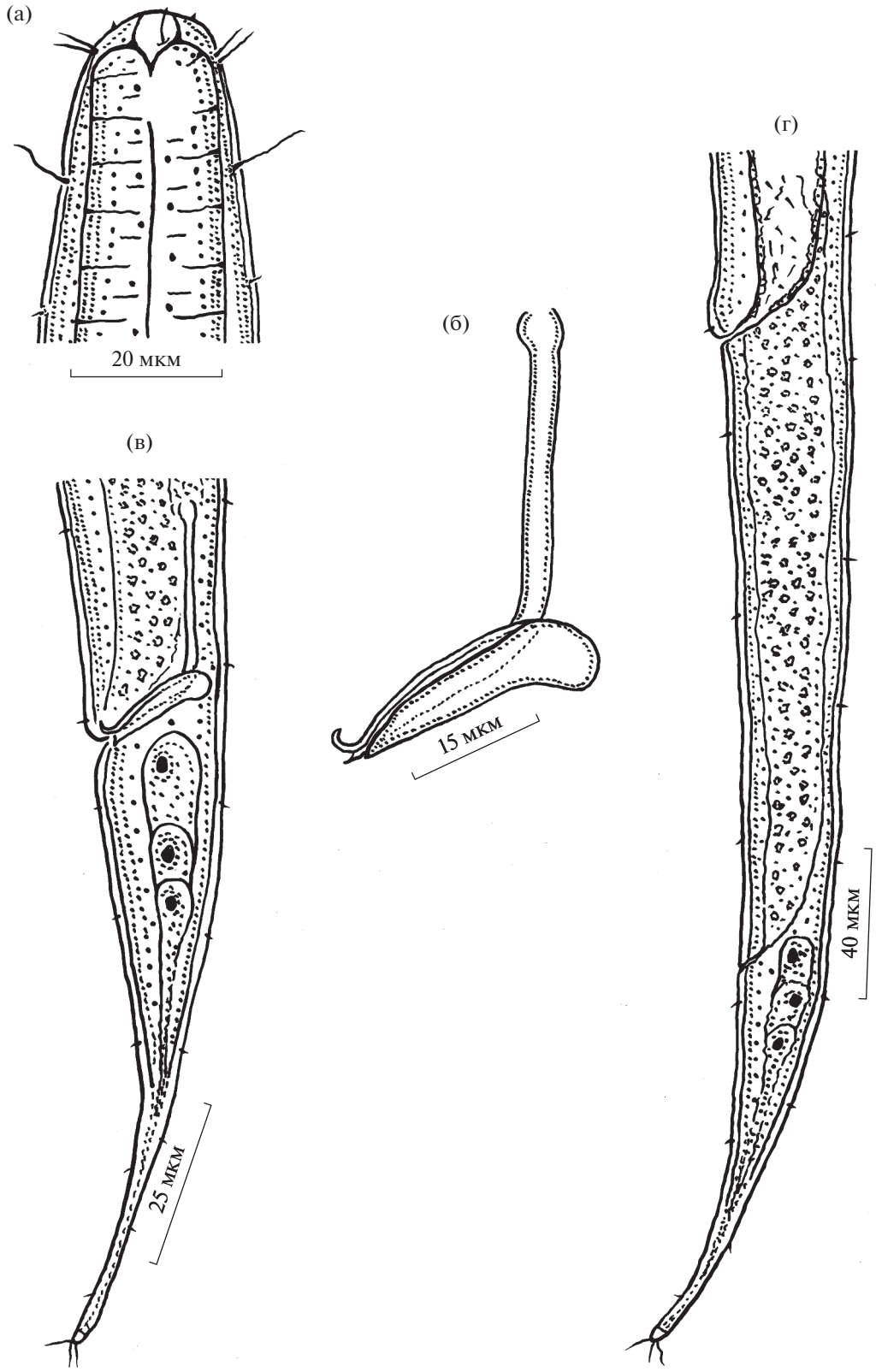

Рис. 3. Детали строения *Daptonema borealis* sp. n.: а – голова самца; б – спикулы и рулек; в – задний конец тела самца; г – задний конец тела самки.

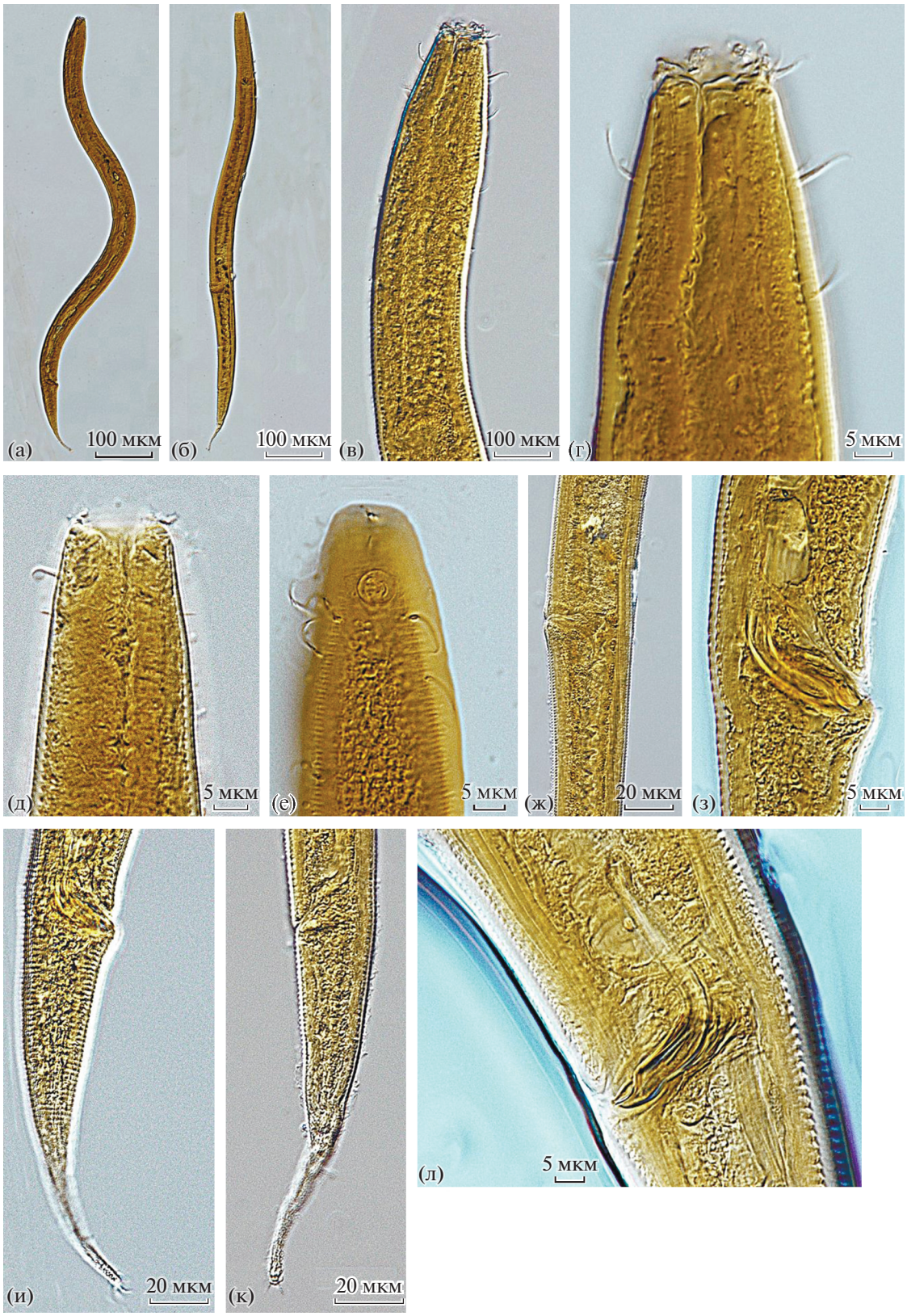

Рис. 4. Микрофотографии *Daptonema borealis* sp. n.: а – общий вид самца; б – общий вид самки; в – передний конец самца; г, е – передний конец самца; д – голова самки; ж – тело в области вульвы; з, л – тело в области клоаки; и – хвост самца; к – хвост самки.

задняя матка не обнаружены. Расстояние от вульвы до ануса в 1.4–1.6 раза больше длины хвоста. Хвост стройный, удлиненно-конический. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

Дифференциальный диагноз. В настоящее время в состав рода *Eumonhystera* входят 49 видов, из них шесть видов обнаружены во Вьетнаме (Gagarin, 2018; Bezerra et al., 2019).

У самок большинства видов данного рода расстояние от вульвы до ануса меньше, чем длина хвоста. Только у трех видов *E. dispar* (Bastian, 1865), *E. sudanensis* Zeidan et al., 1989 и *E. maxima* Gagarin, 1996 хвост короткий, его длина меньше, чем расстояние от вульвы до ануса. Самки *E. rivalis* sp. n. отличаются от этих трех видов наличием биокристаллов (у сравниваемых видов они отсутствуют) и более близким расположением к переднему концу тела фовей амфидов (на расстоянии ~0.5 ширины области губ, у сравниваемых видов – 1.5–2.5 ширины области губ); головные щетинки более длинные (их длина ~40–44% ширины области губ, у сравниваемых видов – 17–30% (Zeidan et al., 1989; Andrássy, 2005).

Самцы у видов рода *Eumonhystera* очень редки, известны лишь у семи видов. У самцов четырех видов рулек в форме короткой пластинки или желоба, у самцов *E. similis* (Bütschli, 1873), *E. borealis* Turpeenniemi, 1997 и *E. vulgaris* (de Man, 1889), как и у нового вида, рулек имеет дорсальный отросток. Самцы этих трех видов отличаются от самца *E. rivalis* sp. n. отсутствием биокристаллов. Кроме того, имеются различия в морфометрических характеристиках. От самцов *E. similis* новый вид отличается более длинным телом (L = 650–717 мкм против L = 400–600 мкм у *E. similis*), более коротким и менее стройным хвостом (c = 7.2–8.7, c' = = 3.7–4.5 против c = 4.5–5.5, c' = 7–9 у *E. similis*), более близким расположением к переднему концу тела фовей амфидов (на расстоянии ~0.5% ширины области губ против 2.0–2.6 ширины области губ у *E. similis*) и более длинными спикулами (их длина равна 26–29 мкм против 18–23 мкм у *E. similis*) (Andrássy, 2005). От самцов *E. vulgaris* самцы нового вида отличаются относительно более коротким хвостом (c = 7.2–8.7 против c = 5.9–6.0 у *E. vulgaris*), более близким расположением к переднему концу тела фовей амфидов (на расстоянии, равном ~0.5% ширины области губ против 1.1–1.3 ширины области губ у *E. vulgaris*) и более короткими спикулами (их длина 26–29 мкм против 43–45 мкм у *E. vulgaris*) (Hernandez, Jordana, 1988). От самцов *E. borealis* самцы *E. rivalis* отличаются более длинным телом (L = 650–717 мкм против L = 290–400 мкм у *E. borealis*), более коротким и менее стройным хвостом (c = 7.2–8.7, c' = 3.7–4.5 против c = 4.4–4.8, c' = 9.3–10.8 у *E. borealis*) и более длинными спикулами) (их длина равна 26–29 мкм против 13–14 мкм у *E. borealis*) (Turpeenniemi, 1997).

Этимология. Видовое название означает “речной”, “обитающий в реках”.

Семейство Xyalidae Chitwood, 1951

Род *Daptonema* Cobb, 1920

Daptonema borealis Gagarin sp. n.

Материал. Голотип ♂, инвентарный номер препарата PL 3.1.7, паратипы: 3 ♂♂, 1 ♂. Препарат голотипа и двух паратипов (1 ♂ и 1 ♀) хранятся в коллекции Музея природы Вьетнамской Академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам). Остальные препараты паратипов (2♂) хранятся в коллекции нематод отдела нематологии Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской Академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Северный Вьетнам, провинция Хай Фонг (Hai Phong), устье реки Кэм (Cam River mouth), глубина 1.5 м, соленость воды 1.5‰, грунт – песок Координаты: 20°48′84″ с.ш., 106°55′02″ в.д.

Описание. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 2.

Самцы. Сравнительно толстые черви средней длины. Передний конец сужен. Ширина области губ в ~2.5 раза меньше ширины тела в области кардия. Кутикула мелко-кольчатая.

Толщина кутикулы в среднем отделе тела 1.0–1.5 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 длиной 5.0–5.5 мкм, расположены в один круг. Субцефалические щетинки не выявлены. Шесть–восемь шейных щетинок длиной 7.0–8.5 мкм расположены в один круг и локализуются на расстоянии 20–22 мкм от переднего конца тела. Фовеи амфидов в форме круга диаметром 5.0–5.5 мкм, расположены на расстоянии 7.0–7.6 мкм от переднего конца тела. Хейлостома маленькая. Фарингостома также небольшого размера, в форме мелкой воронки. Фаринкс мускулистый, равноутолщенный по всей своей длине. Кардий короткий, вдается в просвет средней кишки и окружен тремя округлыми железами. Ренетта и ее экскреторная пора не обнаружены. Спикулы тонкие, с головками, изогнуты почти под прямым углом. Их длина в 1.5–1.6 раза больше диаметра тела в области клоаки. Рулек сложный, с небольшим каудальным отростком. Его основное тело, как муфта, охватывает апикальные концы спикул. Кроме того, основное тело рулька имеет два тонких вентральных отростка, оканчивающиеся когтевидными образованиями. Приклоакальные супплементарные органы не обнаружены. Хвост стройный, удлиненно-конический. Каудальные щетинки

Таблица 2. Морфометрическая характеристика *Daptonema borealis* sp.n.

Признак	Голотип ♂	Паратипы		
		3 ♂♂		1 ♀
		min–max	среднее	
L, мкм	801	796–887	842	724
a	20	18–24	20	19
b	6.2	6.8–7.1	6.9	6.9
c	6.3	6.7–7.3	6.9	6.9
c'	4.5	3.6–4.0	3.8	4.4
V, %	–	–	–	62.7
Ширина, мкм:				
области губ	17	16–19	18	17
тела в его среднем отделе	41	38–48	43	38
тела в области ануса или клоаки	32	29–34	32	24
Длина, мкм:				
головных щетинок	5	4.5–5.2	4.8	5.0
фаринкса	129	112–128	120	105
хвоста	128	116–122	119	105
спикул (по дуге)	50	50–52	51	–
рулька	18	18–21	20	–
Расстояние, мкм:				
от фовеи амфидов до переднего конца тела	7.5	7.0–7.6	7.3	7.0
от конца фаринкса до вульвы	–	–	–	349
от вульвы до ануса	–	–	–	165
от конца фаринкса до клоаки	547	568–637	603	–

короткие. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты. На кончике хвоста имеются три терминальные щетинки.

С а м к а. По общей морфологии подобна самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела, как у самцов. Кутикула мелко-кольчатая. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл. Внешние губные сенсиллы и головные сенсиллы в форме тонких щетинок длиной 5.0 мкм и расположены в один круг. Шейные шетинки длиной 8 мкм, расположены на расстоянии 18 мкм от переднего конца тела. Фовеи амфидов диаметром 5.0 мкм, локализуются на расстоянии 7.0 мкм от переднего конца тела. Хейлостома маленькая. Фарингостома в форме мелкой воронки. Фаринкс равноутолщенный по всей своей длине. Кардий окружен тремя округлыми железами. Яичник один, передний, прямой и расположен слева от средней кишки. Ооциты многочисленные. Вульва постэкваториальная, в форме поперечной щели. Губы вульвы не склеротизированы. Вагина короткая, с тонкими стенками. Матка обширная, заполнена многочисленными сперматозоидами. Задняя матка и вульварные железы не обнаружены. Хвост стройный, удлиненно-овальный, его длина в 1.6 раза меньше расстояния от вульвы до ануса. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты. Терминальные щетинки на хвосте имеются.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. В настоящее время в состав рода *Daptonema* Cobb, 1920 входят от 117 до 136 валидных видов. В водоемах Вьетнама обнаружено 22 вида рода (Riemann, 1966; Fonseca, Bezerra, 2014). Такое большое количество видов в роде объясняется разнообразием спикулярного аппарата у самцов. По строению спикулярного аппарата *D. borealis* sp. n. похож на *D. vicinus* (Riemann, 1966), *D. aquaedulcis* (Gagarin, 1987) и *D. salinae* Gagarin, Gusakov, 2014. От *D. vicinus* отличается более коротким телом (♂♂ *L* = 796–887 мкм против ♂♂ *L* = 1160–1180 мкм у *D. vicinus*), более короткими головными щетинками (их длина 5 мкм или 25–28% ширины области губ против 11 мкм и 70% ширины области губ у *D. vicinus*) и более длинными спикулами (их длина 50–52 мкм против 34–37.5 мкм у *D. vicinus*) (Riemann, 1966). От *D. aquaedulcis* новый вид отличается более коротким телом (*L* = 1400–1650 мкм у *D. aquaedul-*

cis), более короткими головными щетинками (5 мкм длины, 25–28% ширины области губ против 10.5–12.0 мкм и 50–52% ширины области губ у *D. aquaedulcis*) и более короткими спикулами (у *D. aquaedulcis* их длина 67 мкм) (Гагарин, 1987). От *D. salinae* новый вид отличается более стройным телом (a = 18–24 против a = 11–16 у *D. salinae*), относительно более коротким хвостом (c = 6.7–7.3 против c = 5.3–5.7 у *D. salinae*), более короткими головными щетинками (их длина 5 мкм или 25–28% ширины области губ против 8.8–10.0 мкм или 45–67% ширины области губ у *D. salinae*), более длинными спикулами (их длина 50–52 мкм против 41–42 мкм у *D. salinae*) (Gagarin, Gusakov, 2014).

Этимология. Видовое название означает “восточный”, “с востока”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность В.А. Гусакову за сделанные микрофотографии новых видов нематод.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА–А18–118012690105–0) и при частичной финансовой поддержке гранта ĐA–47, грант YAST.ĐA 47.12/16-19.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гагарин В.Г. 1987. Два новых вида свободноживущих нематод (Nematoda) семейства Monhysteridae // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 3. С. 454.

Andrássy I. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda Errantia). 2005. V. 1. Budapest Hungarian National History Museum and Systematic Zoology Recearch Group of the Hungarian Academy of Sciences.

Bezerra T.N., Decraemer W., Eisendle-Flöckner U. et al. 2019. Nemys: World Database of Nematodes. *Daptonema* Cobb, 1920; http: /www.marinespecies.org/aphia.php=taxdetails&id=2455 on 2019

Fonseca G., Bezerra T.N. 2014. Order Monhysterida Filipjev, 1929 // Handbook of Zoology. V. 2. Nematoda. Hamburg: De Gruyter. P. 435.

Gagarin V.G. 2018. An annotated checklist of the free-living nematodes from mangrove thickets of Vietnam // Zootaxa. V. 4403. № 2. P. 261. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4403.2.3

Gagarin V.G., Gusakov V.A. 2014. *Daptonema salinae* sp. n. (Nematoda, Monhysterida) from highly mineralized rivers of Lake El′ton basen, Russia // Int. J. Nematology. V. 24. № 1. P. 18.

Hernandez M.A., Jordana R. 1988. *Eumonhystera media* sp. n. and description of the male of *E. vulgaris* (de Man, 1880) Andrassy, 1981 (Nematoda, Monhysteridae) // Misc. Zool. V. 12. P. 27.

Nguyen D.T., Smol N., Vanrensel A., Nguyen V. Th. 2011. Six new species of the genus *Onyx* Cobb, 1891 (Nematoda, Desmodorida) from coastal areas of Vietnam // Russ. J. Marine Biol. V. 39. P. 143.

Riemann F. 1966. Die Verbreitung der interstitiellen fauna im Elbe Astuar // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven Sonderbd. Bd 2. S. 117.

Seinhorst J.V. 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // Nematologica. V. 4. P. 37. https://doi.org/10.1163/187529259X00381

Tchesunov A.V., Nguyen V.Th. 2010. A description of Anoplostoma nhatrangensis sp.n. from mangrove habitats of the Nha Thang, Central Vietnam, with a revise of the genus Anoplostoma (Nematoda, Eniplida) // Invertebrate Zoology. V. 7. P. 93. https://doi.org/10.15298/invertzool.07.2.02

Turpeenniemi T.A. 1997. Descriptions of *Eumonhystera borealis* n. sp. and *Sphaerolaimus occidentalis* n. sp. and a redescription of *S. gracilis* de Man, 1876 (Nematoda) from Bothnian Bay, Baltic Sea // J. Nematol. V. 29. № 1. P. 65.

Zeidan A.B., Jacobs L.J., Geraert E. 1989. Monhysteridae from Western Sudan with descriptions of two new species (Nematoda: Monhysterida) // Nematology. V. 35. P. 379.

Two New Species of Free-Living Nematodes (Nematodes, Monhysterida) from Cam River Mouth in Vietnam

V. G. Gagarin*

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 free-living nematodes, found in the Cam River mouth in Vietnam. *Eumonhystera rivalis* sp. n. morphologically similar to *E. dispar* (Bastian, 1865), *E. sudanensis* Zeidan et al., 1989 and *E. maxima* Gagarin, 1996, but from it’s by a presence of biocrystalls, more close to anterior body end disposed amphidial fovea and longer cephalic setae. *Daptonema borealis* sp. n. close to *D. vicinus* (Riemann, 1966), *D. aquedulcis* (Gagarin, 1987) and *D. salinae* Gagarin, Gusakov, 2014, but have shorter body, shorter cephalic setae and another spicule size.

Keywords: Cam River Mouth, free-living nematodes, new species, *Eumonhystera rivalis* sp. n., *Daptonema borealis* sp. n., Vietnam

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 12–22

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 591.524.16+594.124+574.24

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ *Mytilus galloprovicialis* В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

© 2021 г. В. В. Трусевич[a], *, К. А. Кузьмин[a], В. Ж. Мишуров[a], В. Ю. Журавский[a], Е. В. Вышкваркова[a]

[a] *Институт природно-технических систем, Севастополь, Россия*

**e-mail: trusev@list.ru*

Поступила в редакцию 30.10.2019 г.
После доработки 10.12.2019 г.
Принята к публикации 02.07.2020 г.

Впервые с использованием усовершенствованной модели разработанного нами комплекса автоматизированного биомониторинга водной среды исследованы фоновые характеристики поведенческих реакций черноморской мидии *Mytilus galloprovicialis* Lam, 1819 в естественных условиях обитания. Установлено, что в нормальных естественных условиях обитания во все сезоны года движение створок моллюсков подчинено ярко выраженному четкому солнечному суточному ритму: амплитуда раскрытия створок в ночное время максимальная, а в дневное время – минимальная. В суточном ритме активности черноморских мидий выделены две группы движений створок. Моллюски остро реагируют на резкие колебания физических факторов среды обитания мгновенным закрытием створок на непродолжительное время, что является проявлением защитных рефлексов. В поведенческих реакциях на аномальные резкие понижения температуры и длительное воздействие высокой температуры воды наблюдается развитие признаков, характерных для стрессовой ситуации.

Ключевые слова: черноморские мидии, суточный ритм, движение створок, аддукции, факторы среды, температура, поведенческие реакции

DOI: 10.31857/S0320965221010150

ВВЕДЕНИЕ

В современных условиях интенсивно прогрессирующего загрязнения водной среды с возрастающей частотой техногенных аварий, сопровождающихся быстрым развитием негативных последствий для крупных регионов, стала очевидной настоятельная необходимость разработки автоматизированных методов и средств непрерывного оперативного обнаружения поллютантов любого происхождения и оценки степени их опасности для водных экосистем и человека.

Объективная оценка состояния водных экосистем невозможна без использования биологических методов экологического мониторинга. В настоящее время в ряде стран Европы для контроля вод во всех сферах современного водопользования широко и успешно используются биоэлектронные системы Musselmonitor и Driessenamonitor. Их действие основано на регистрации поведенческих реакций двустворчатых моллюсков (морских и пресноводных), т.е. способности их закрывать створки на продолжительное время или изменять ритмику движений при воздействии неблагоприятных факторов (Kramer, Foekema, 2001). Эти так называемые системы раннего реагирования (BEWS – Biological Early Warning Systems), успешно используемые в ведущих странах мира, в отличие от физико-химических методов мониторинга, позволяют в реальном времени непрерывно получать интегральную токсикологическую характеристику среды и оценивать качество воды, как среды обитания гидробионтов (Borcherding, 2006; Kramer, Foekema, 2001).

Поведенческие реакции моллюсков (интегральная реакция животных на изменения факторов окружающей среды) ярко и достоверно отражают общий уровень жизнедеятельности организма при проведении биотестирования (Kramer, Foekema, 2001). Величина раскрытия створок, особенности ритмики их движений характеризуют фильтрационную активность двустворчатых моллюсков, следовательно и уровень их жизнедеятельности в нормальной и токсической средах (Riisgard et al., 2011; Robson, de Leaniz, 2010).

Ранее нами разработан комплекс автоматического биомониторинга водной среды для проведения исследований в Черном море, являющийся аналогом системы Musselmonitor (Трусевич и др., 2010, 2015). Необходимым условием успешного функционирования такой системы является ис-

следование фоновых характеристик поведенческих реакций аборигенных видов моллюсков в нормальных условиях естественной среды обитания. Долговременные наблюдения за поведенческими реакциями черноморской мидии в естественных условиях обитания отсутствуют.

Цель работы – изучить особенности движения створок черноморской мидии *Mytilus galloprovicialis* Lam, 1819 в естественных условиях обитания, а также адаптивные поведенческие реакции в условиях колебаний ряда определяющих физических факторов среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования поведенческих реакций *M. galloprovicialis* был использован разработанный авторами экспериментальный образец комплекса автоматической регистрации движений створок моллюсков. Комплекс предназначен для проведения исследований в натурных условиях водоемов с глубиной погружения до 30 м (Трусевич и др., 2010, 2015). Созданная аппаратура комплекса и пакет управляющих компьютерных программ позволяют в режиме реального времени автоматически регистрировать одновременно динамику движений створок 16 мидий, температуру и уровень освещенности в водной среде, а также проводить первичную статистическую обработку данных, автоматически формировать сигнал тревоги, сохранять и передавать информацию в online-режиме. Дискретность записи может устанавливаться в масштабе времени от 0.1 с до 1 мин. Относительная погрешность измерений – ≤1%.

С помощью разработанного комплекса впервые были зарегистрированы фоновые характеристики поведенческих реакций 16 черноморских мидий в естественных условиях обитания за трехлетний период (2012–2014 гг.) во все сезоны года. Непрерывные наблюдения в каждом сезоне велись 1–2 мес. Наблюдения проводили в окрестностях г. Севастополь с наиболее чистой по гидрохимическим показателям водой (Рябушко и др., 2002) (рис. 1). Полученные ряды данных анализировали с помощью кластерного и спектрального анализов. Перед проведением расчетов в рядах исходных данных (величина раскрытия створок мидий) был выделен и удален тренд с использованием метода наименьших квадратов.

Для работы использовали мидии длиной 55–60 мм, собранные в акватории бухты со стен волнолома на глубине 1.5–2.0 м. Перед экспериментом мидий выдерживали в аквариуме с проточной морской водой из района сбора моллюсков в течение двух суток. Моллюсков, которые за это время не прикрепились биссусом к стенкам аквариума, отбраковывали как животных с неудовлетворительным физиологическим состоянием.

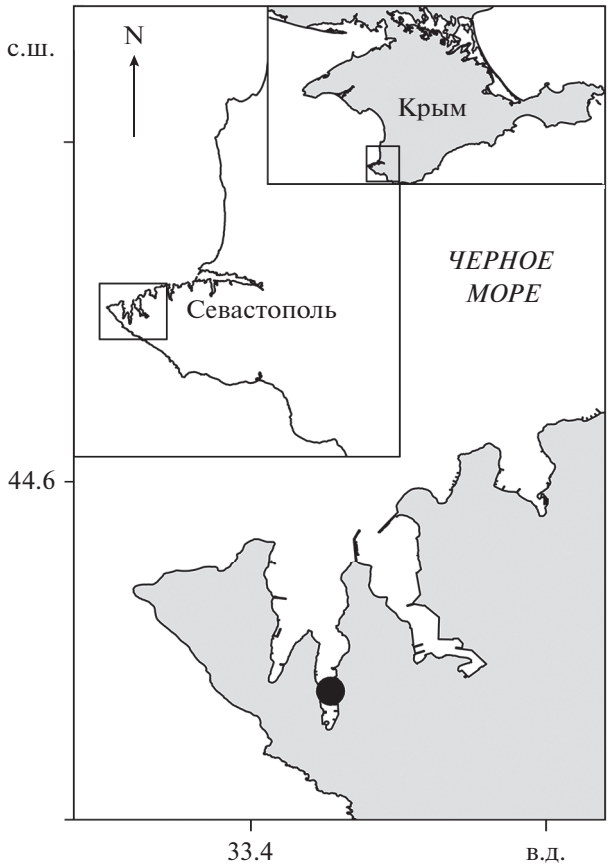

Рис. 1. Расположение приборного комплекса (●).

В условиях *in situ* погружная часть модуля с прикрепленными мидиями опускалась на глубину 2.0–2.5 м с борта неработающей баржи, ошвартованной к молу у входа в бухту. Схема и способ крепления моллюсков в приборе представлены в работе В.В. Трусевич и др. (2015).

Помимо этого проводили лабораторные исследования в аквариуме объемом 100 л с непрерывным протоком воды, закачиваемой из зоны моря на удалении 50 м от берега с глубины 2 м, со скоростью 6 л/мин. В лабораторных условиях исследовали реакции моллюсков на изменение интенсивности освещения (затенение, быстро упавшая тень на экспериментальный аквариум, включение и выключения света), а также на механические воздействия (вибрации от работы насосов в экспериментальных аквариумах и непосредственной близости к ним, резкие звуки, легкие постукивания по аквариуму, использование электроинструментов, удары молотками по корпусу при проведении ремонтных работ на судне).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования показали, что на протяжении всего периода наблюдений движения створок ми-

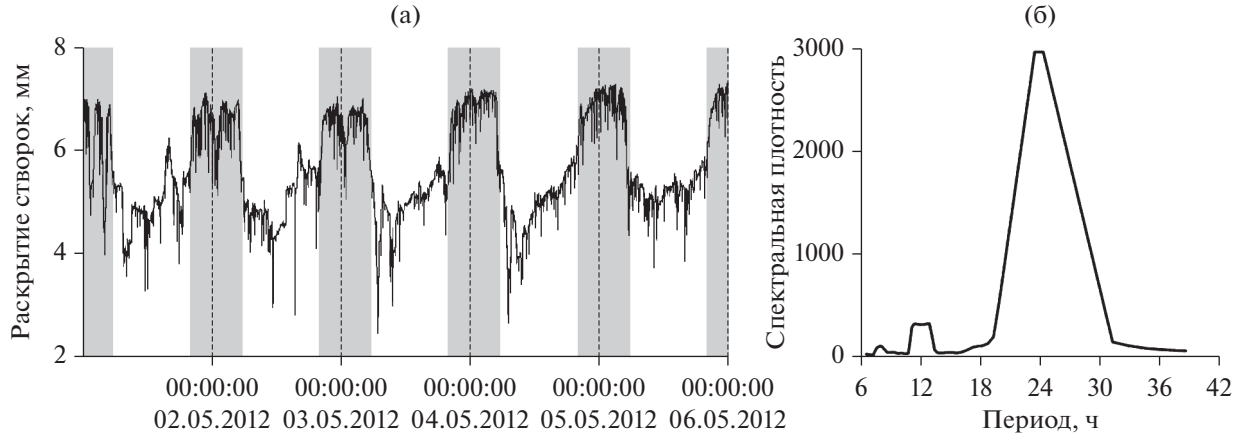

Рис. 2. Движения створок 16 мидий, подчиненное солнечному суточному ритму: а – средняя величина раскрытия створок (серые участки соответствуют ночному времени для периода 01.05–05.05.2015 г.); б – периодограмма ритма моллюсков.

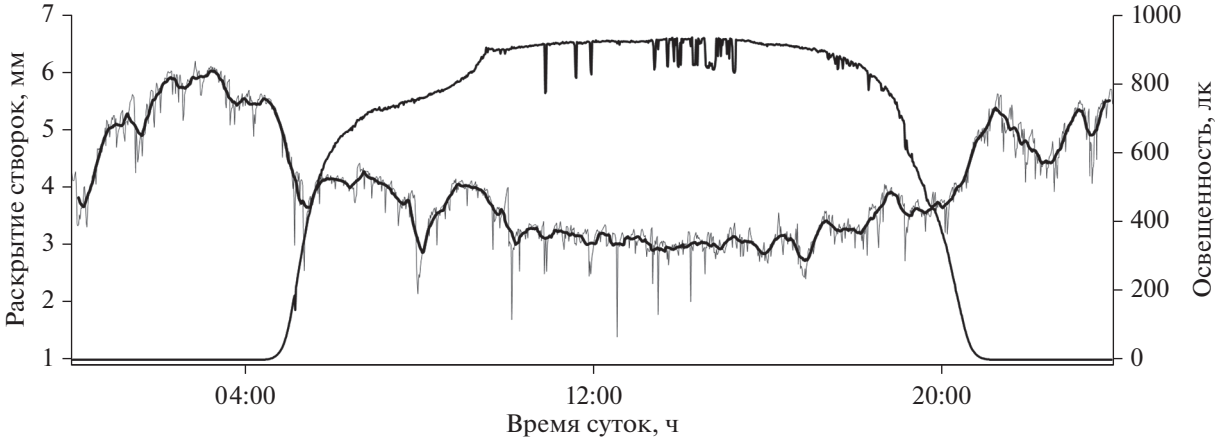

Рис. 3. Величина раскрытия створок мидий (тонкая серая линия) при переходе от ночной части суточного ритма к дневной и обратно. Жирная черная линия – скользящее среднее; тонкая черная линия – освещенность 02.07.2012 г.

дий подчинены ярко выраженному четкому солнечному суточному ритму – с максимальным раскрытием створок в ночное время и минимальным – в дневное (рис. 2а). Анализ периодограммы показал наличие статистически значимого ($p < 0.001$) пика с периодом 24 ч (рис. 2б).

Переход от ночной части суточного ритма к дневной и обратно происходит в точном соответствии с восходом и заходом солнца в данный период года и осуществляется в течение 20–30 мин по мере развития и угасания гражданских сумерек (рис. 3).

Один из важнейших показателей перехода от ночного режима к дневному – амплитуда раскрытия створок. По результатам наших наблюдений, средняя величина раскрытия створок у группы мидий для ночного периода суточного цикла колеблется в пределах 6–8 мм (6.38 ± 0.61), для дневного – 4–6 мм (4.67 ± 0.54), у некоторых моллюсков максимальная величина раскрытия может достигать 10–12 мм. Амплитуда раскрытия створок у мидий – величина индивидуальная и колеблется в значительных пределах, что может быть обусловлено как физиологическим состоянием моллюсков, так и колебаниями определяющих факторов среды (Newell et al., 2001; Robson, de Leaniz, 2010). Наиболее часто встречающаяся амплитуда раскрытия створок (осредненная для 16 мидий) варьируется на уровне близком к максимально возможному для дневного и ночного времени суток: днем в пределах 60–70% и ночью – 90–100% от максимального раскрытия створок (рис. 4).

В суточном ритме черноморских мидий можно выделить две группы движений (рис. 5). Первая группа – длинные аддукции (амплитудой 4–8 мм), представляющие собой кратковременные быстрые схлопывания створок, обеспечивающие, в

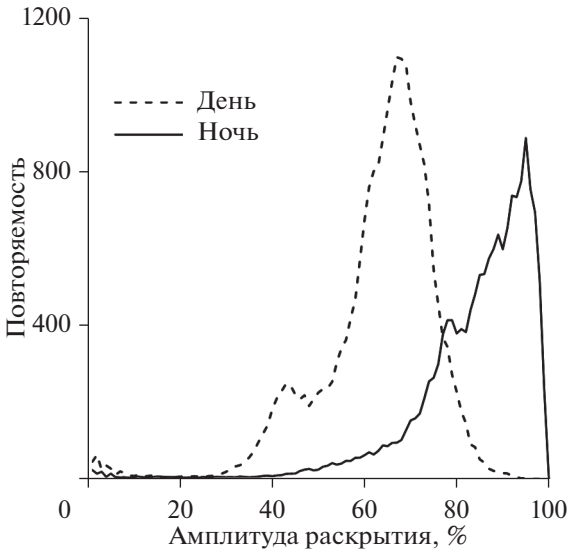

Рис. 4. Амплитуда раскрытия створок моллюсков в дневное и ночное время.

основном, процессы выведения из организма продуктов метаболизма и псевдофекалий, и короткие аддукции (амплитудой 1–2 мм), которые, очевидно, принимают участие в выведении жидких продуктов метаболизма и фекалий. Вторая группа – медленные, очень короткие, неглубокие колебания, занимающие основную часть дневного периода, участвующие в процессах фильтрации и дыхания (Barnes, 1955). Медленные колебания присутствуют и в ночном периоде в виде коротких временных отрезков между схлопываниями.

В ночное время мидии несинхронно в индивидуальном режиме совершают длинные аддукции (схлопывания) гораздо чаще (от 1 раза в 2–3 ч до нескольких раз в течение часа), чем в дневное (1–2 раза за весь дневной период) (рис. 5), что свидетельствует о большей активности питания мидий, как и большинства других морских моллюсков, в ночной период (Comeau et al., 2018; Riisgard et al., 2011; Robson, de Leaniz, 2010). Промежутки времени между схлопываниями у мидий, по нашим данным, могут существенно варьировать от нескольких часов до нескольких минут, что обусловлено, в первую очередь, вариациями концентрации и структуры пищевых и минеральных компонентов в составе взвеси в водной среде, а также колебаниями лимитирующих факторов окружающей среды (Newell et al., 2001; Saurel et al., 2007; Robson, de Leaniz, 2010; Riisgard et al., 2011; Tran et al., 2011; Comeau et al., 2018).

В нормальных условиях обитания у всех мидий продолжительность схлопываний составляет от 4–5 до >10 мин (рис. 6). Расстояние, которое проходит створка у отдельных моллюсков существенно различается и колеблется от 1–3 мм (короткие аддукции) до 5–8 мм (длинные аддукции). В длинных аддукциях начальная фаза (сведение створок), осуществляемая мускулами-аддукторами, достигает 40–60 с, в то время как фаза расслабления, осуществляемая за счет действия силы упругости лигамента, длится 4–7 мин. При

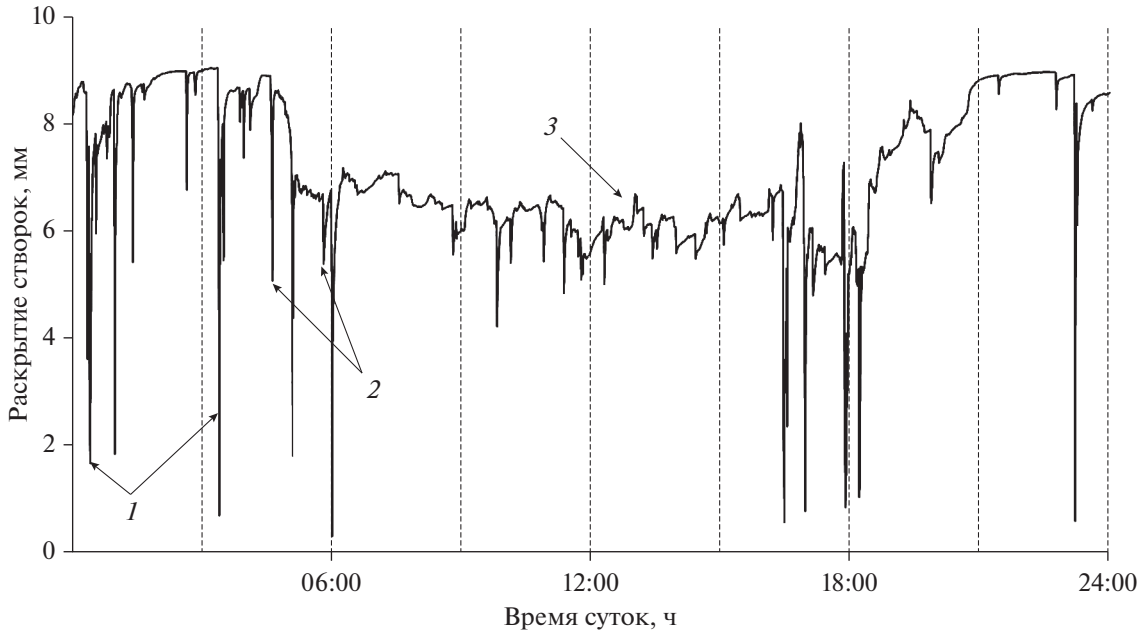

Рис. 5. Основные типы движений створок моллюсков на протяжении суточного цикла 15.05.2013 г.: *1* – длинные аддукции, *2* – короткие аддукции, *3* – медленный ритм.

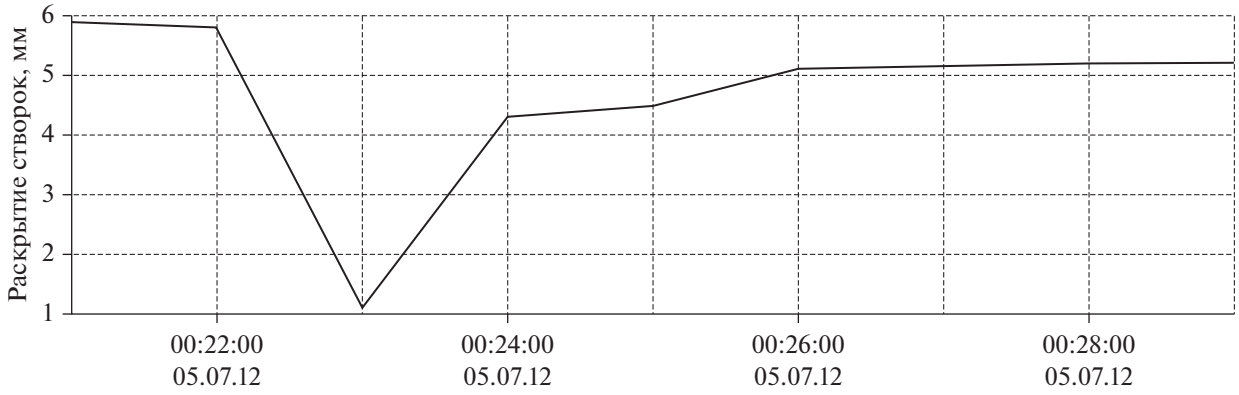

Рис. 6. Одиночное схлопывание створок мидии.

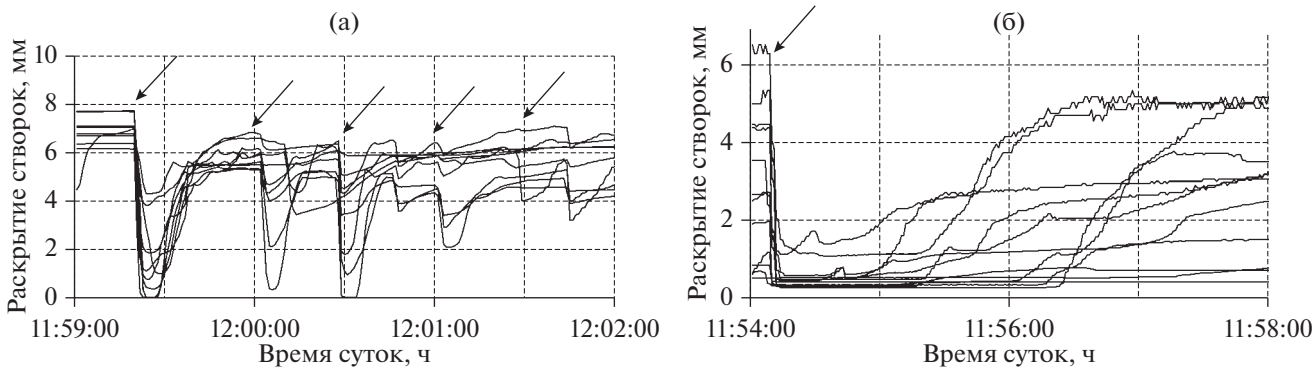

Рис. 7. Реакция мидий на постукивания по аквариуму (а) и кратковременное выключение света (б). Стрелками отмечены моменты постукиваний (~ через 30 с) и момент выключения света.

этом, начальная быстрая фаза расслабления, составляющая ~80% всего пути движения створок, длится 1–1.5 мин, в то время как окончательная фаза возвращения створки в исходное состояние может продолжаться 3–5 мин. При ухудшении условий обитания мидий продолжительность этой фазы расслабления может существенно увеличиваться. Продолжительность коротких аддукций не превышает 2–3 мин (рис. 6). Литературные данные об их функциональной роли не встречаются.

Исследования показали, что моллюски остро реагируют на многие резкие изменения физических факторов окружающей среды. Например, резкие изменения светового потока (резко упавшая тень на аквариум, момент выключения света) и механические воздействия (легкие постукивания по аквариуму, резкие звуки и т.п.) вызывают у моллюсков мгновенное (через 2–3 с) синхронное закрывание створок на непродолжительное время (от 30–40 с до 2–3 мин), в зависимости от интенсивности воздействия (рис. 7), что, очевидно, является проявлением защитных рефлексов (Гнюбкин, 2015; Barnes, 1955; Curtis et al., 2000).

При частом повторении таких неповреждающих монотонных воздействий величина реакции мидий быстро снижается и уже через 4–5 повторений она исчезает (рис. 7а, 7б). Это четко проявляется при помещении в аквариум или размещении рядом с ним вибрирующего насоса. Через 15–20 мин у мидий полностью восстанавливается нормальный ритм движения створок. Такие кратковременные синхронные реакции моллюсков почти не отражаются на общей суточной ритмике и при настройке автоматизированных систем мониторинга водной среды должны исключаться управляющими компьютерными программами как ложные сигналы.

Температура воды – один из важнейших факторов среды, определяющих особенности метаболизма у экзотермных и тем самым обусловливающих границы их распространения (Anestis et al., 2007; Somero, 2002; de Zwaan, Wijsman, 1976). В Черном море в условиях марихозяйств в зимний период при низкой температуре воды и наиболее низком уровне фитопланктона в море, отмечают низкий уровень активности моллюсков (Холодов и др., 2010). В то же время, многолетние наблюдения за

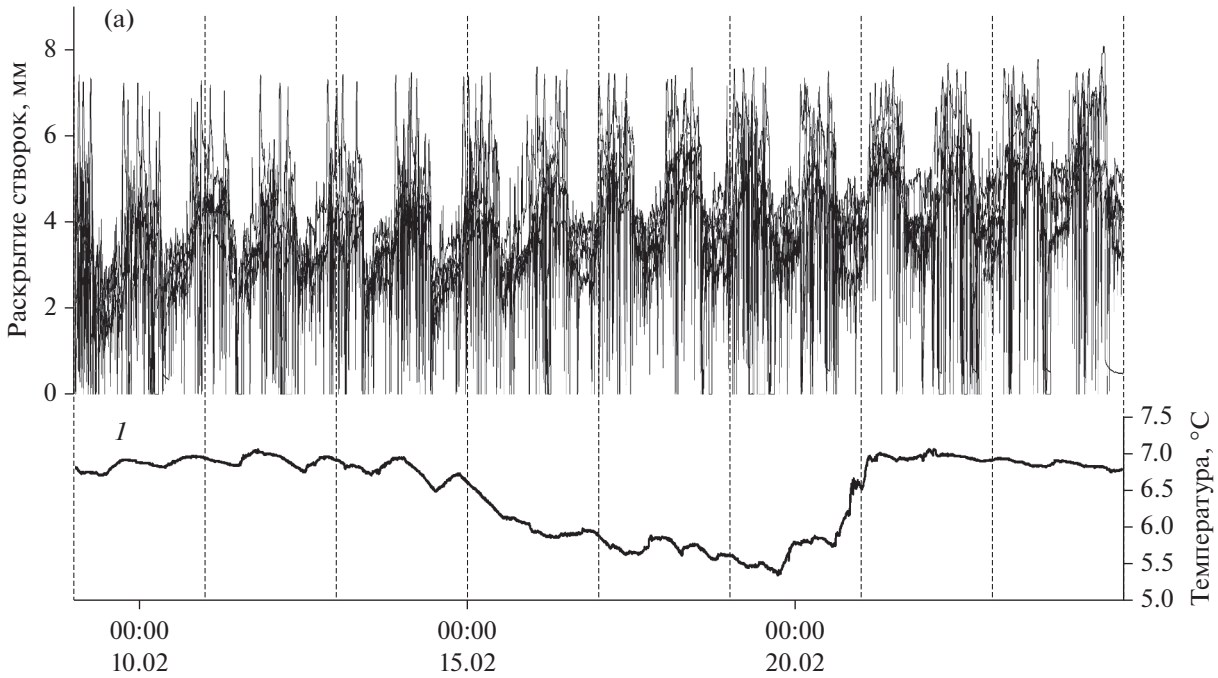

Рис. 8. Суммарный график движения створок 16 мидий в феврале 2013 г. Здесь и на рис. 9 и 10 *1* – соответствующая температура воды в море.

поведением мидий не обнаружили выраженных сезонных проявлений изменения суточного ритма движения створок даже в зимнее время. Напротив, на протяжении зимнего периода, несмотря на низкую температуру воды (7–9°С), в феврале в отдельные дни снижавшуюся до 4–5°С, у мидий сохраняется четкая суточная ритмика движений створок, что указывает на активное питание моллюсков (рис. 8).

В летний период в Черном море в отдельные годы наблюдается аномально высокое повышение температуры воды, достигающее 27.5°С. Такая высокая температура (>26°С) сохраняется продолжительное время, ~2 мес. (в июле–августе). С началом этого периода мидии периодически, несинхронно, с увеличивающейся частотой и продолжительностью находятся в закрытом состоянии. Продолжительность нахождения моллюсков в закрытом состоянии быстро нарастает по мере увеличения периода аномальной температуры воды, и это сопровождается постепенным разрушением суточного ритма (рис. 9). При этом происходит быстрое уменьшение амплитуды раскрытия створок. В укорачивающиеся моменты активности мидии, вместо правильно чередующихся аддукций, совершают беспорядочные кратковременные открывания створок (рис. 9б), которые скорее напоминают “обратную аддукцию” (flapping activity) по определению Кертиса и др. (Curtis et al., 2000). Это является явным признаком развития стрессовой ситуации и свидетельствует о нарушении процессов фильтрации, дыхания и питания.

С возвращением температуры воды к 22–23°С, при изменениях направления течений в бухте в этот период, суточная ритмика движения створок на протяжении полусуток восстанавливается.

Нами установлено, что резкое понижение температуры воды в летний период на 7, 10 и даже 14°С в течение 4–6 ч (краткосрочные локальные апвеллинги, часто возникающее при ветровых сгонно-нагонных течениях у берегов Крыма), также вызывало изменение характера ритмики движений створок у большинства участвующих в эксперименте мидий (рис. 10). Мидии реагировали несинхронно чередованием частого резкого закрывания створок на 20–30 мин с последующим кратковременными раскрытиями и схлопываниями, быстрым уменьшением амплитуды раскрытия створок. Такой характер поведения моллюсков свидетельствует о стрессовой реакции и обычно отмечается многими исследователями при ухудшении условий среды обитания (Connor, Robles, 2015; Curtis et al., 2000; Lesser et al., 2010; Riisgard et al., 2011). С повышением температуры до 20°С мидии возвращались к нормальной ритмике движений уже через 3–5 ч. Следует отметить, что в случаях, когда такие резкие понижения температуры и последующие повышения температуры в течение суток, наблюдаемые в бухте при ветровых сгонных течениях, повторялись в небольших временных интервалах (через сутки–

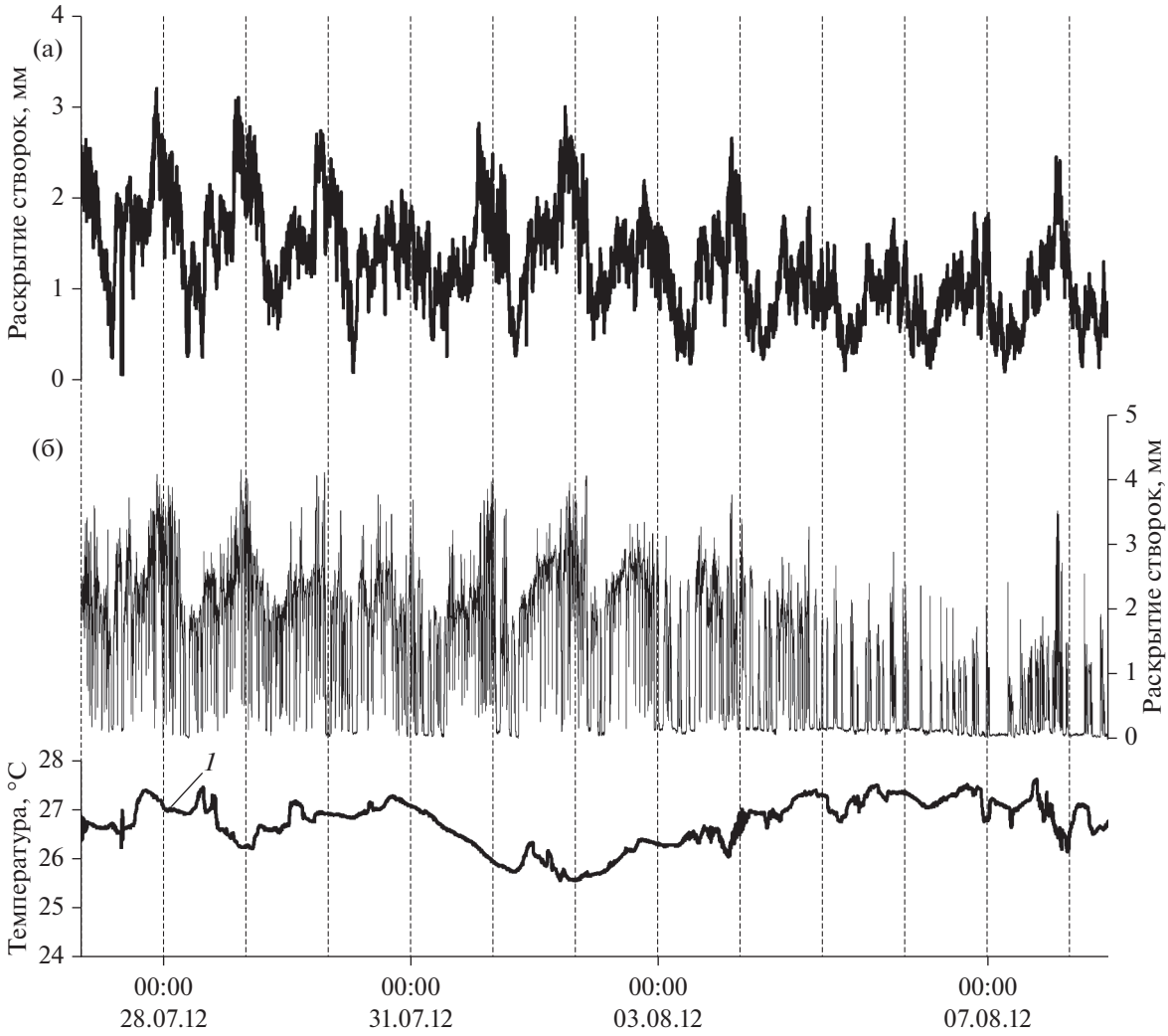

Рис. 9. График движения створок мидий в условиях аномально высокой температуры воды в летний период (26–31.07.2012 г.): а – среднее для 16 мидий; б – для одиночной мидии.

двое или даже нескольких суток) мидии на эти новые понижения температуры почти не реагировали. Очевидно, запускающим моментом закрывания створок служат не столько сами изменения температуры, сколько скорость изменений параметров среды (Hopkins, 1931). В наших лабораторных экспериментах быстрое изменение температуры воды в аквариумах на 3–5°C в сторону повышения или понижения вызывало резкое (за 3–5 мин) синхронное захлопывание створок всех 16 моллюсков, сохранявшееся на протяжении 20–30 мин, что, по-видимому, является проявлением признаков защитной реакции (Трусевич и др., 2015).

Такие резкие изменения температуры воды в море, хотя и связаны с определенным сезоном года, скорее следует отнести к разряду температурных аномалий. Кратковременные реакции мидий на такие аномальные всплески параметров окружающей среды – форма защитных рефлексов и должны учитываться при разработке управляющих компьютерных программ в системах автоматизированного мониторинга водной среды как ложные сигналы, не связанные с изменением химизма воды.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Суточная ритмика в активности систем и органов – одна из важнейших характеристик функционального состояния организма. Ее наличие свидетельствует об удовлетворительном функциональном состоянии животного, а нарушение или отсутствие – о возможном развитии патологических процессов (Connor, Robles, 2015; Curtis et al., 2000; Mat et al., 2014). Большинство исследователей отмечают у моллюсков наличие циркадиан-

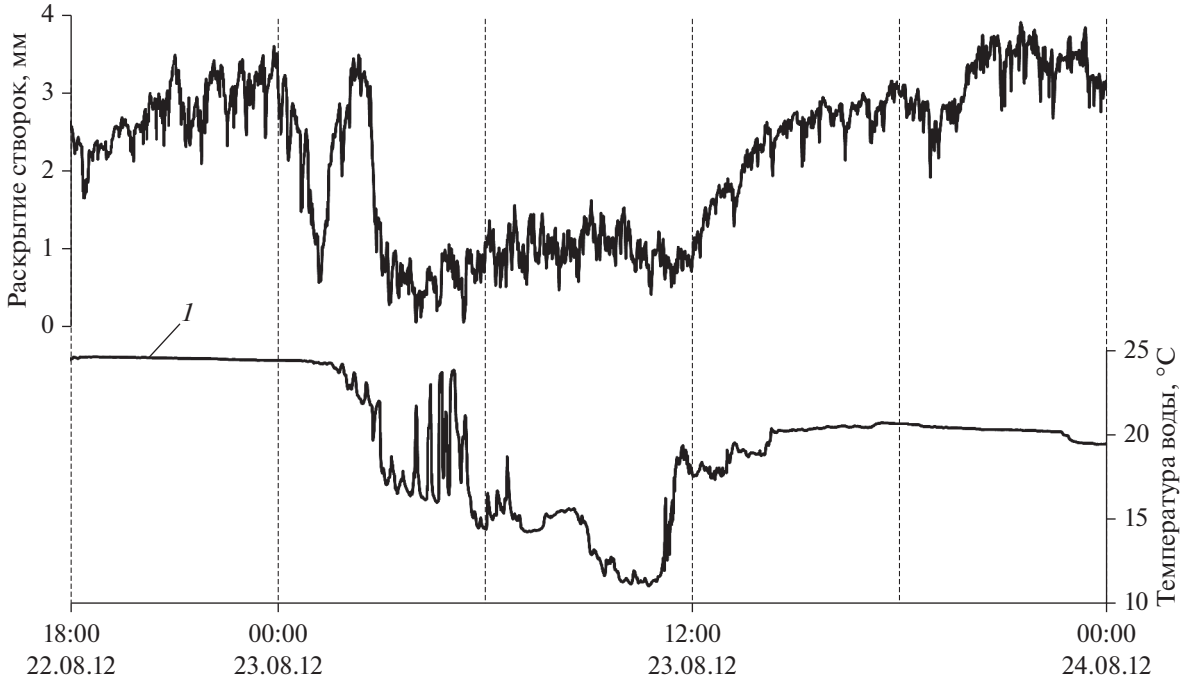

Рис. 10. Изменение ритмики движений створок мидий при резком понижении температуры воды в летний период (22.08–23.08.2012 г.).

ной (околосуточной) ритмики в движении створок. В ряде исследований показана генетически обусловленная циркадианная ритмика активности двустворчатых моллюсков (Anestis et al., 2007; Gracey, Connor, 2016; Kim et al., 2003; Mat et al., 2014; Naylor, 2010). Взаимосвязь момента активации ритмической деятельности створок полярных мидий с периодом развития гражданских сумерек отмечена в их поведенческих реакциях в условиях смены полярного дня и ночи Траном (Tran et al., 2016). Вместе с тем, в числе факторов, обусловливающих характер ритмики моллюсков, все большую роль отводят физиологической составляющей, т.е. изменению суточного ритма моллюсков в соответствии с изменениями условий питания, дыхания и характеристиками метаболических процессов, связанных с колебаниями параметров среды обитания. К определяющим факторам относят в первую очередь наличие кислорода и пищи (Mat et al., 2014; Newell et al., 2001; Robson, de Leaniz, 2010). Так, при длительном лабораторном содержании моллюсков с искусственно задаваемыми ритмами подачи пищи и освещения, отличающимися от природных, суточный ритм постепенно разрушается и угасает (Newell et al., 2001; Riisgard et al., 2011; Robson, de Leaniz, 2010). По возвращении таких моллюсков в естественную среду обитания утраченный ритм движения створок быстро восстанавливается (Robson, de Leaniz, 2010; Saurel et al., 2007).

Для существования моллюсков литорали и даже сублиторали в районах океанических побережий чередование приливов и отливов, сопровождающихся резкими ритмичными колебаниями гидрофизических и гидрохимических параметров воды, а также фитопланктона, оказывается более важным фактором, чем смена дня и ночи (Mat et al., 2014; Tran et al., 2011).

Очевидно, “истинный” ритм может маскироваться эффектами колебаний факторов среды, что является прямым ответом организмов на флуктуации экологический обстановки в среде обитания (Mat et al., 2014; Ortmann, Grieshaber, 2003; Riisgard et al., 2011; Robson, de Leaniz, 2010; Saurel et al., 2007). Животные приспосабливают свою генетически обусловленную схему поведения, связанную со временем суток и условиями освещения. Восход–заход солнца служит запускающим моментом для цепи физиологических приспособительных механизмов (Naylor, 2010; Saurel et al., 2007; Tran et al., 2011).

По нашим наблюдениям, для черноморских мидий, не подверженных воздействию приливов и отливов, наиболее значимым остается суточный (солнечный) ритм, а вариации поведения связаны с колебаниями характеристик воды в море. Как показали наши исследования, в нормальных условиях естественной среды обитания створки мидий находятся в открытом состоянии в среднем до 92–95% времени суток, что согласуется

с величинами, приведенными для мидий и устриц в работах других исследователей (Comeau et al., 2018; Kramer, Foekema, 2001; Saurel et al., 2007; Tran et al., 2016).

В исследованиях, посвященных изучению питания моллюсков, выявлена некоторая корреляция между скоростью фильтрации, концентрацией фитопланктона и уровнем раскрытия створок моллюсков. Содержание двустворчатых моллюсков на диете низких водорослевых концентраций приводит к быстрому уменьшению амплитуды раскрытия створок и в дальнейшем к их полному смыканию. И, напротив, максимальный уровень открытия створок мидий наблюдается в условиях высокого уровня содержания фитопланктона (Newell et al., 2001; Riisgard et al., 2011; Robson, de Leaniz, 2010). В естественных условиях обитания *Mytilus edulis* L., 1758 установлены вариации интенсивности питания и поведенческих реакций в соответствии с сезонными колебаниями продукции фитопланктона и температуры воды (Connor, Robles, 2015; Kramer, Foekema, 2001; Lesser et al., 2010). Таким образом, наблюдаемые амплитуды раскрытия и частота аддукций створок в месте проведения наших наблюдений свидетельствуют о наличии оптимальных условий питания для мидий, что позволяет им поддерживать четкую суточную ритмику движений створок на протяжении всего года, что свидетельствует об их хорошем функциональном состоянии.

Влияние температуры воды и ее изменений на моллюсков в естественной среде обитания описано многими авторами. Исследуемые нами моллюски при низкой температуре воды в Черном море своей ритмики не меняли. Очевидно, что не сама низкая температура, а уровень наличия фитопланктона определяет интенсивность питания моллюсков, что проявляется в величинах раскрытия створок и поддержании суточной ритмики (Saurel et al., 2007; Tran et al., 2016). Этот вывод поддерживается еще и тем фактом, что в период февраль–март в Черном море наблюдается зимне-весенний максимум развития фитопланктона, и у моллюсков отмечается начало интенсивного формирования половых продуктов и связанная с этим необходимость усиленного питания (Холодов и др., 2010).

Снижение активности и даже массовой гибели мидий регулярно отмечают в летний период в Средиземном море при повышении температуры воды до 27–28°C (Anestis et al., 2007). Известно, что мидии по своему происхождению относятся к бореальным формам и температуры >24°C для них – экстремальны. При повышении температуры поверхностного слоя моря до 28–29°C 30–55% мидий в течение 10 сут умирают. Подобно *M. galloprovincialis*, для *M. edulis* верхний температурный максимум толерантности находится между 26 и 28°C (Anestis et al., 2007; Kramer, Foekema, 2001; Lesser et al., 2010).

В этом температурном диапазоне в тканях мидий наблюдается весь спектр биохимических изменений метаболизма, характерных для температурного стресса: в тканях отмечается накопление белков теплового шока – Hs70, Hs90 (Gracey, Connor, 2016; Li et al., 2007); активация пируваткиназы, а также других ферментов гликолиза (гексакиназы и альдолазы) (Anestis et al., 2007); блокируются процессы окислительного фосфорилирования и соответственно дыхания (Anestis et al., 2007; Gracey, Connor, 2016; Kramer, Foekema, 2001; Lesser et al., 2010; Somero, 2002); наблюдается нарушение функционирования ресничного эпителия, фильтрующего и пищеварительного аппарата моллюсков, сопровождающееся частичной или полной его деградацией (Anestis et al., 2007; Gonzalez, Yevich, 1976); прекращается производство биссуса (Холодов и др., 2010; Martella, 1974). Снижение интенсивности питания и дыхания на фоне развития возрастающих энерготрат на процессы адаптации к высоким температурам резко снижает энергетический баланс тканей моллюсков, уже сильно истощенных предшествующим нерестом (Lesser et al., 2010). Ограниченные возможности компенсации возросших энерготрат на метаболические процессы адаптации усугубляет особенно низкий уровень фитопланктона в море, характерный для этого периода (Холодов и др., 2010; Anestis et al., 2007; Kramer, Foekema, 2001). Весь комплекс перечисленных причин, приводящих к истощению энергетических ресурсов тканей моллюсков, вызывает массовую так называемую “летнюю” смертность моллюсков, часто наблюдаемую в марихозяйствах по культивированию моллюсков (Anestis et al., 2007; Gonzalez, Yevich, 1976; Kramer, Foekema, 2001). Вместе с тем за весь трехлетний период проведенных исследований не было отмечено “летней” смертности экспериментальных моллюсков. Это, по-видимому, объясняется тем, что температурная аномалия не превышала критических уровней слагающих факторов.

Способность к восстановлению функционирования после изменения качества среды обеспечивает моллюскам сохранение относительно стабильного уровня функциональной активности всего организма и является проявлением их адаптивных возможностей. По мнению ряда авторов (Newell et al., 2001; Riisgard et al., 2011; Saurel et al., 2007; Somero, 2002), переходы мидий даже на продолжительное время в состояние “покоя” – часть нормального поведения моллюсков, и длительные периоды закрытия створок проходят без ущерба для организма моллюсков. Это явление объясняется особенностями организации метаболизма моллюсков, проявляющееся в способности снижать уровень обмена до 10% от нормы, ис-

пользуя анаэробные пути производства энергии, что позволяет им экономить энергию и сравнительно легко переносить неблагоприятный период, находясь длительное время с закрытыми створками (Newell et al., 2001; Somero, 2002).

Выводы. Впервые исследованы особенности поведенческих реакций черноморской мидии в естественных условиях обитания. Установлено, что движения створок мидий Черного моря, не подверженных воздействию приливов и отливов, в нормальных условиях обитания подчинены ярко выраженному четкому суточному (солнечному) ритму, с максимальным раскрытием створок в ночное время и минимальным – в дневное. Переход от ночной части суточного ритма к дневной и обратно у моллюсков осуществляется на протяжении развития и угасания гражданских сумерек. Важнейшими показателями благополучия водной среды и адаптивных возможностей моллюсков являются способность их поддерживать нормальный суточный ритм. Моллюски остро реагируют на резкие колебания факторов среды обитания мгновенным закрыванием (захлопыванием) створок на непродолжительное время, что является проявлением защитных рефлексов. При монотонном повторении неповреждающих воздействий величина реакций моллюсков быстро снижается и даже угасает. В суточной ритмике движения и амплитудах раскрытия створок черноморской мидии не были отмечены сезонные различия. Резкие кратковременные понижения температуры воды на 6–10°С от сезонной нормы вызывают у моллюсков защитные рефлексы. Продолжительное воздействие аномально высоких температур (26–28°С) в летний период является для черноморской мидии тяжелой стрессовой ситуацией. С возвращением температуры к норме суточный ритм восстанавливается в течение нескольких часов. Отмеченные поведенческие реакции моллюсков на резкие колебания температуры и других факторов среды должны учитываться при проведении экспериментальных работ и при формировании управляющих компьютерных программ в системах автоматизированного биосенсорного мониторинга водной среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Севастополя в рамках научного проекта № 18-45-920061.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гнюбкин В.Ф. 2015. Модель движения створок раковины черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae) // Биология моря. Т. 41. № 1. С. 36–45.

Трусевич В.В., Гайский П.В., Кузьмин К.А. 2010. Автоматизированный биомониторинг водной среды с использованием реакций двустворчатых моллюсков // Морской гидрофизический журнал. Вып. 3. С. 75–83.

Трусевич В.В., Гайский П.В., Кузьмин К.А., Мишуров В.Ж. 2015. Биомаркеры поведенческих реакций черноморской мидии для автоматизированного мониторинга водной среды // Системы контроля окружающей среды. Вып. 1(21). С. 13–18.

Рябушко В.И., Козинцев А.Ф., Макарчук Т.Л., Шинкаренко В.К. 2002. Содержание тяжелых металлов в мидии *Mytilus galloprovincialis* из бухты Казачья Черного моря // Морські біотехнічні системи. Вип. 2. С. 215–221.

Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. 2010. Выращивание мидий и устриц в Черном море. Севастополь: ИнБЮМ. 424 с.

Anestis A., Lazou A., Portner H.O., Michaelidis B. 2007. Behavioral, metabolic, and molecular stress responses of marine bivalve *Mytilus galloprovincialis* during long-term acclimation at increasing ambient temperature // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 293. P. R911–R921. https://doi.org/10.1152/ajpregu.00124.2007

Barnes G.E. 1955. The behaviour of *Anodonta cygnea* L., and its neurophysiological basis // J. Experimental Biol. V. 32. P. 158–174.

Borcherding J. 2006. Ten years of practical experience with the Dreissena-Monitor, a biological early warning system for continuous water quality monitoring // Hydrobiologia. V. 556. P. 417–426. https://doi.org/10.1007/s10750-005-1203-4

Comeau L.A., Babarro J.M.F., Longa A., Padin X.A. 2018. Valve-gaping behavior of raft-cultivated mussels in the Ría de Arousa, Spain // Aquaculture Reports. V. 9. P. 68–73. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2017.12.005

Connor K.M., Robles C.D. 2015. Within-site variation of growth rates and terminal sizes in *Mytilus californianus* along wave exposure and tidal gradients // Biology Bulletin. V. 228. P. 39–51.

Curtis T.M., Williamson R., Depledge M.H. 2000. Simultaneous, long-term monitoring of valve and cardiac activity in the blue mussel *Mytilus edulis* exposed to copper // Marine Biol. V. 136. P. 837–846.

Gonzalez J.G., Yevich P. 1976. Responses of an estuarine population of the blue mussel *Mytilus edulis* to heated water from a steam generating plant // Marine Biol. V. 34. № 2. P. 177–189. https://doi.org/10.1007/BF00390760

Gracey A.Y., Connor K. 2016. Transcriptional and metabolomic characterization of spontaneous metabolic cycles in *Mytilus californianus* under subtidal conditions // Marine Genomics. V. 30. P. 35–41. https://doi.org/10.1016/j.margen.2016.07.004

Hopkins A.E., Galtsoff P.S., McMillin H.C. 1931. Effects of pulp mill pollution on oysters [U.S.] // Bureau of Fisheries. № 6. V. 47. P. 125–186.

Kim W.-S., Huh H.-T., Je J.-G., Han K.-N. 2003. Evidence of two-clock control of endogenous rhythmin the

Washington clam, *Saxidomus purpuratus* // Marine Biology. V. 142. P. 305–309.

Kramer K.J.M., Foekema E.M. 2001. The "Musselmonitor®" as Biological Early Warning System // Biomonitors and Biomarkers as Indicators of Environmental Change 2. Environmental Science Research. V. 56. P. 59–87.

Lesser M.P., Bailey M., Merselis D., Morrison J.R. 2010. Physiological response of the blue mussel *Mytilus edulis* to differences in food and temperature in the Gulf of Maine // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 156. P. 541–551.

Li Y., Qin J.G., Abbott C.A., Li X., Benkendorff K. 2007. Synergistic impacts of heat shock and spawning on the physiology and immune health of *Crassostrea gigas*: an explanation for summer mortality in Pacific oysters // American J. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 293. № 6. P. 2353–2362.

Martella T. 1974. Some factors influencing the byssus readproduction in *Mytilus edulis* (Mollusca: Bivalvia) Linnaeus, 1758 // Water, Air and Soil Pollution. V. 3. P. 171–177.

Mat A.M., Massabuau J.-C., Ciret P., Tran D. 2014. Looking for the clock mechanism responsible for circatidal behavior in the oyster *Crassostrea gigas* // Marine Biology. V. 161. № 1. P. 89–99.

Naylor E. 2010. Chronobiology of marine organisms. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 242 p.

Newell C.R., Wildish D.J., MacDonald B.A. 2001. The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of the mussel *Mytilus edulis* // J. Experimental Marine Biol. Ecol. V. 262. P. 91–111.

Ortmann C., Grieshaber M. 2003. Energy metabolism and valve closure behaviour in the Asian clam *Corbicula fluminea* // J. Experimental Biol. V. 206. P. 4167–4178.

Riisgard H.U., Egede P.P., SaavedraI B. 2011. Feeding Behaviour of the Mussel, *Mytilus edulis*: New Observations, with a Minireview of Current Knowledge // J. Marine Biol. V. 2011. ID 312459.

Robson A., de Leaniz C.G. 2010. Effect of anthropogenic feeding regimes on activity rhythms of laboratory mussels exposed to natural light // Hydrobiologia. V. 655. P. 197–204.
https://doi.org/10.1007/s10750-010-0449-7

Saurel C., Gascoigne J.C., Palmer M.R., Kaiser M.J. 2007. In situ mussel feeding behavior in relation to multiple environmental factors: Regulation through food concentration and tidal conditions // Am. Soc. Limnol. Oceanography. V. 52(5). P. 1919–1929.

Somero G.N. 2002. Thermal Physiology and Vertical Zonation of Intertidal Animals: Optima, Limits, and Costs of Living Integrative and Comparative // Biology. V. 42. № 4. P. 780–789.

Tran D., Nadau A., Durrieu G. et al. 2011. Field Chronobiology of a Molluscan Bivalve: How the Moon and Sun Cycles Interact to Drive Oyster Activity Rhythms // Chronobiol. Int. V. 28(4). P. 307–317.

Tran D., Sow M., Camus L. et al. 2016. In the darkness of the polar night, scallops keep on a steady rhythm // Sci. Reports. V. 6. 32435.
https://doi.org/10.1038/srep32435

de Zwaan A., Wijsman T.C.M. 1976. A. Review: Anaerobic metabolism in Bivalvia (Mollusca) // Characteristics of anaerobic metabolism. V. 56B. P. 313–324.

Features of Behavioral Reactions of the Black Sea Mussels in Natural Habitat

V. V. Trusevich[1, *], K. A. Kuz'min[1], V. Zh. Mishurov[1], V. Yu. Zhuravsky[1], and E. V. Vyshkvarkova[1]

[1]*Institute of Natural and Technical Systems, Sevastopol, Russia*

**e-mail: trusev@list.ru*

Using the automated biomonitoring complex of the aquatic environment, developed by us, typical characteristics of the behavioral reactions of the Black Sea mussels *Mytilus galloprovicialis* Lam, 1897 in natural habitat were investigated. It has found that in normal natural conditions of living during all seasons of the year the valve movement are exhibit a pronounced, clear solar diurnal rhythm, with maximum valve opening amplitude at night and minimum in the daytime. Two groups of valve movements in the diurnal rhythm of the Black Sea mussel's activity are distinguished. Mollusks sharply react to abrupt fluctuations in the physical factors of the environment by instantly closing the valves for a short time. The magnitude of the mussels reactions rapidly decreases and fades with a monotonous reiteration of such non-damaging effects. In behavioral reactions to abnormal decreasing of temperature and prolonged impact of high water temperatures symptoms of stress are observed. Marked mussels reactions should be taken into account during experimental works and the formation of control computer programs in automated biomonitoring systems.

Keywords: Black Sea mussels, circadian rhythm, valve movement, adduction, environmental factors, temperature, behavioral reactions

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 23

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 581.9:556.55-022.51(282.247.133)

ФЛОРА МАЛЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ[1]

© 2021 г. Б. Ю. Тетерюк[a], *, Е. В. Князева[a], Л. В. Тетерюк[a], А. А. Панюков[a]

[a] *Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия*

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

Поступила в редакцию 03.12.2019 г.
После доработки 01.06.2020 г.
Принята к публикации 15.06.2020 г.

Представлены результаты анализа таксономической и типологической структур флоры малых водохранилищ бассейна р. Вычегда (Республика Коми). Установлено, что в состав объединенной флоры водохранилищ входят 160 видов и гибридов (включая 28 видов мохообразных и 3 вида харовых водорослей). При наличии общих черт, флора каждого из обследованных водохранилищ обладает определенным своеобразием. Имеющиеся различия обусловлены особенностями морфологического строения водохранилищ и недавними изменениями акватории. Во флорах изученных водохранилищ соотношение “водных” и “береговых” видов почти равное. Географическая структура флоры водохранилищ отражает их зональное положение. В составе флоры отмечено 14 синантропных видов.

Ключевые слова: флора, водохранилища, Европейский Северо-Восток России

DOI: 10.31857/S0320965221010137

Flora of Small Reservoirs of European North-East of Russia

B. Yu. Teteryuk[1], * , E. V. Knyazeva[1], L. V. Teteryuk[1], and A. A. Panyukov[1]

[1] *Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

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

The results of the analysis of the taxonomic and typological structure of the flora of small reservoirs of the Vychegda River basin (Komi Republic) are presented. It has been established that the composition of the combined flora of the reservoirs includes 160 species and hybrids (including 28 species of bryophytes and 3 species of char algae). In the presence of common features, the flora of each of the examined reservoirs has a certain peculiarity. The differences are due to the peculiarities of the morphological structure of reservoirs and recent changes in the water area. In the flora of the studied reservoirs, the ratio of “water” and “coastal” species is almost equal. The geographical structure of the flora of the reservoirs reflects their zonal position. In the flora of reservoirs, 14 synanthropic species were noted.

Keywords: flora, reservoirs, Vychegda River

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 1.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 24–34

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.583(28):581+556.551.4

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ И ИХ РОЛЬ В РАЗВИТИИ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2021 г. Н. М. Минеева[a], *, И. Э. Степанова[a], И. В. Семадени[a]

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

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

Поступила в редакцию 20.11.2019 г.
После доработки 24.12.2019 г.
Принята к публикации 28.01.2020 г.

Исследовано содержание Хл *a* и биогенные элементы в водохранилищах Верхней Волги в летний период 2015–2018 гг. При типичном для летнего максимума фитопланктона содержании Хл *a* (от 19.9 ± 3.9 до 48.0 ± 12.0 мкг/л) водохранилища относятся к водоемам эвтрофного типа, только в прохладном 2017 г. Рыбинское водохранилище характеризовалось как мезотрофное (10.3 ± 4.7 мкг/л). Содержание биогенных элементов (БЭ) (0.71 ± 0.06–1.54 ± 0.07 мг/л $N_{общ}$ и 51 ± 12–106 ± 3 мкг/л $P_{общ}$) также отражает эвтрофный статус водохранилищ Верхней Волги. Средние величины $N_{общ}/P_{общ}$ (11–16) указывают на отсутствие биогенного лимитирования фитопланктона, лишь в Рыбинском (2015, 2016 гг.) и Иваньковском (2015 г.) водохранилищах отмечен дефицит БЭ. В большинстве случаев между содержанием Хл *a* и БЭ получены невысокие коэффициенты корреляции (r <0.7), свидетельствующие о сложном и многокомпонентном влиянии БЭ на фитопланктон. Множественный корреляционный анализ подтверждает высокую значимость гидрологических условий для развития автотрофного планктона водохранилищ Верхней Волги.

Ключевые слова: хлорофилл, факторы среды, биогенные элементы, водохранилища Верхней Волги

DOI: 10.31857/S0320965221010095

ВВЕДЕНИЕ

Водохранилища Верхней Волги относятся к объектам многолетних экологических исследований, успешное проведение которых обеспечивается использованием интегральных количественных биологических характеристик, обладающих индикаторными свойствами. Фотосинтетические пигменты служат таким индикатором для фитопланктона – основного продуцента автохтонного органического вещества в экосистеме волжских водохранилищ, играющего ключевую роль в трансформации вещества и энергии. К основным факторам развития и функционирования фитопланктона относится обеспеченность клеток элементами минерального питания. Изучение влияния БЭ на развитие водорослей стало центральной темой лимнологии в последней четверти XX в. в связи с усилившимся вниманием к эвтрофированию водоемов. Многочисленные исследования на разнотипных озерах позволили получить эмпирические связи содержания Хл *a* (биомассы фитопланктона) с концентрациями фосфора и азота. Ставшие классическими работы этого направления (Eutrophication..., 1982; Vollenweider, 1979 и др.) широко цитируются в современных публикациях (Минеева, 2004; Palsson, Graneli, 2004; Søndergaard et al., 2017 и др.). Содержание БЭ служит фактором, определяющим трофию водоема, и вместе с содержанием Хл *a* относится к маркерам трофического статуса (см. сводку: Китаев, 2007). Новая волна интереса к влиянию БЭ на развитие водорослей возникла при анализе изменений, происходящих в водных экосистемах в условиях глобального потепления, которое проявляется в увеличении приземной температуры воздуха и температуры воды водоемов (Второй..., 2014). Само повышение температуры считается эвтрофирующим фактором, способствующим росту внутренней фосфорной нагрузки, а также более обильной и продолжительной вегетации цианопрокариот (Jeppesen et al., 2005). С потеплением связывают изменения структуры сообществ и скоро-

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*; $Хл_{Cyan}$ – хлорофилл *a* цианопрокариот; $Хл_{Bac}$ – хлорофилл *a* диатомовых водорослей; $Хл_{Chl}$ – хлорофилл *a* зеленых водорослей; БЭ – биогенные элементы; $N_{общ}$ – общий азот; $P_{общ}$ – общий фосфор; $N\text{-}NO_3^-$ – азот нитратов; $P\text{-}PO_4^{3-}$ – фосфор фосфатов; $h_{ср}$ – средняя глубина водохранилища; S_1 – площадь водохранилища; S_2 – площадь водосборного бассейна; $K_{вод}$ – коэффициент водообмена; r – коэффициент корреляции; R^2 – коэффициент детерминации; C_v – коэффициент вариации; t – критерий Стьюдента.

сти метаболизма планктона, изменение режима стратификации и потока питательных веществ, расширение бескислородной зоны (Hallstan et al., 2013; Lewandowska et al., 2014; Xiao et al., 2018). Вариации трофического статуса под влиянием глобальных и региональных факторов выявлены для водоемов, на которых проводят многолетние наблюдения: Нарочанские озера (Zhukova, 2013), Рыбинское водохранилище (Минеева, 2016; Структура..., 2018). Изучение фотосинтетических пигментов и содержания БЭ в воде водохранилищ Верхней Волги ведется на протяжении нескольких десятилетий (Пырина, 2000; Экологические..., 2001; Минеева, 2004, 2016; Stepanova, Bikbulatova, 2016; Степанова, 2018; Структура..., 2018; Mineeva, 2019). К настоящему времени накоплены обширные материалы, которые дают представление о состоянии и развитии их экосистем и демонстрируют стабильный трофический статус Иваньковского водохранилища, повышение трофии Угличского и ее циклические изменения в Рыбинском. Однако исследования связи продуктивности фитопланктона с БЭ единичны (Минеева, Разгулин, 1995; Минеева, 2004; Степанова и др., 2012; Структура..., 2018). Данное обстоятельство определило цель настоящей работы как анализ взаимосвязи между содержанием Хл *a* и БЭ в крупных перемешиваемых водохранилищах Верхней Волги в современных условиях глобальных климатических изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы материалы полевых наблюдений на 26 станциях Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ в августе 2015–2018 гг. (рис. 1). Хл *a* определяли в интегральных (0 м–дно) пробах воды флуоресцентным методом (Гольд и др., 1986), который позволяет оценивать суммарное количество Хл (ΣХл) по его содержанию у основных представителей пресноводного фитопланктона – синезеленых (цианопрокариот), диатомовых и зеленых водорослей ($Хл_{Cyan}$, $Хл_{Bac}$, $Хл_{Chl}$ соответственно). Анализ БЭ выполняли в пробах воды из верхнего 0.5-метрового слоя. Определение неорганических форм азота и фосфора проводили стандартными методами (Семенов, 1977), $N_{общ}$ и $P_{общ}$ – после предварительного окисления органических фракций персульфатом калия соответственно до нитратов и ортофосфатов (Бикбулатов, 1974; Гапеева и др., 1984). При статистической обработке данных – расчете средних показателей, их погрешностей, C_v, r и R^2, уравнений регрессии, проведения факторного анализа и построения графиков использовали стандартные программные пакеты для персонального компьютера.

Водохранилища Верхней Волги – крупные относительно мелководные водоемы, расположенные между 56°51′ и 58°22′ с.ш., 35°55′ и 38°25′ в.д. в лесной зоне в подзонах от хвойно-широколиственных лесов до южной тайги, представляют собой головную часть волжского каскада. Русловые Иваньковское и Угличское водохранилища характеризуются сезонным регулированием стока и высокой интенсивностью водообмена (10.6 и 10.1 $год^{-1}$), озеровидное Рыбинское – многолетним регулированием стока и замедленным водообменном (1.9 $год^{-1}$) (Экологические..., 2001). Водохранилища различаются по морфометрическим и гидрологическим параметрам (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Годы наблюдения, которые в многолетнем ряду характеризовались как теплые, различались региональными погодными условиями с количеством осадков от ~97% нормы в 2015 г. до 135% нормы в 2017 г. В августе 2015 и 2018 гг. преобладали ясные и малооблачные дни, в 2016 и 2017 гг. – пасмурная погода (Доклад..., 2016, 2017, 2018, 2019). Уровень двух верхних водохранилищах менялся незначительно, а в Рыбинском водохранилище был минимальным в 2015 г., высоким в 2016 и 2017 гг. и более низким в 2018 г. (соответственно 100.32, 101.15, 101.63 и 100.93 м БС в среднем за май-октябрь)[1]. Средняя за эти месяцы температура воздуха в районе Рыбинского водохранилища в 2017 г. (12.1°C) была значительно ниже по сравнению с тремя остальными годами (13.5–14.6°C)[2]. Однако в августе 2017 г. прогрев водной толщи достиг обычных значений, а более низкая температура отмечена в 2015 г. В целом температура воды была выше средних многолетних показателей для августа (Экологические..., 2001) Прозрачность и цветность воды характеризовались типичными для водохранилищ величинами, лишь в дождливом 2017 г. цветность была высокой (табл. 1). Коэффициенты вариации не превышали 23% для температуры, 35% для прозрачности воды и 46% для цветности. Эти показатели наиболее изменчивы в Иваньковском водохранилище.

Концентрации БЭ в водохранилищах Верхней Волги изменялись в близких пределах. Среднее содержание $N\text{-}NO_3^-$ составляло 0.01–0.14 мг/л, было минимальным в 2015 г. и лишь в Рыбинском водохранилище в 2018 г. увеличивалась до 0.30 мг/л. Пониженное количество $N_{общ}$ повсеместно отмечено в 2017 г., самое высокое – в Иваньковском и Угличском водохранилищах в 2018 г. (табл. 1). В двух верхних водохранилищах ~90% значений рав-

[1] Данные сайта РусГидро http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date.
[2] Данные архива погоды с сайта https://rp5.ru.

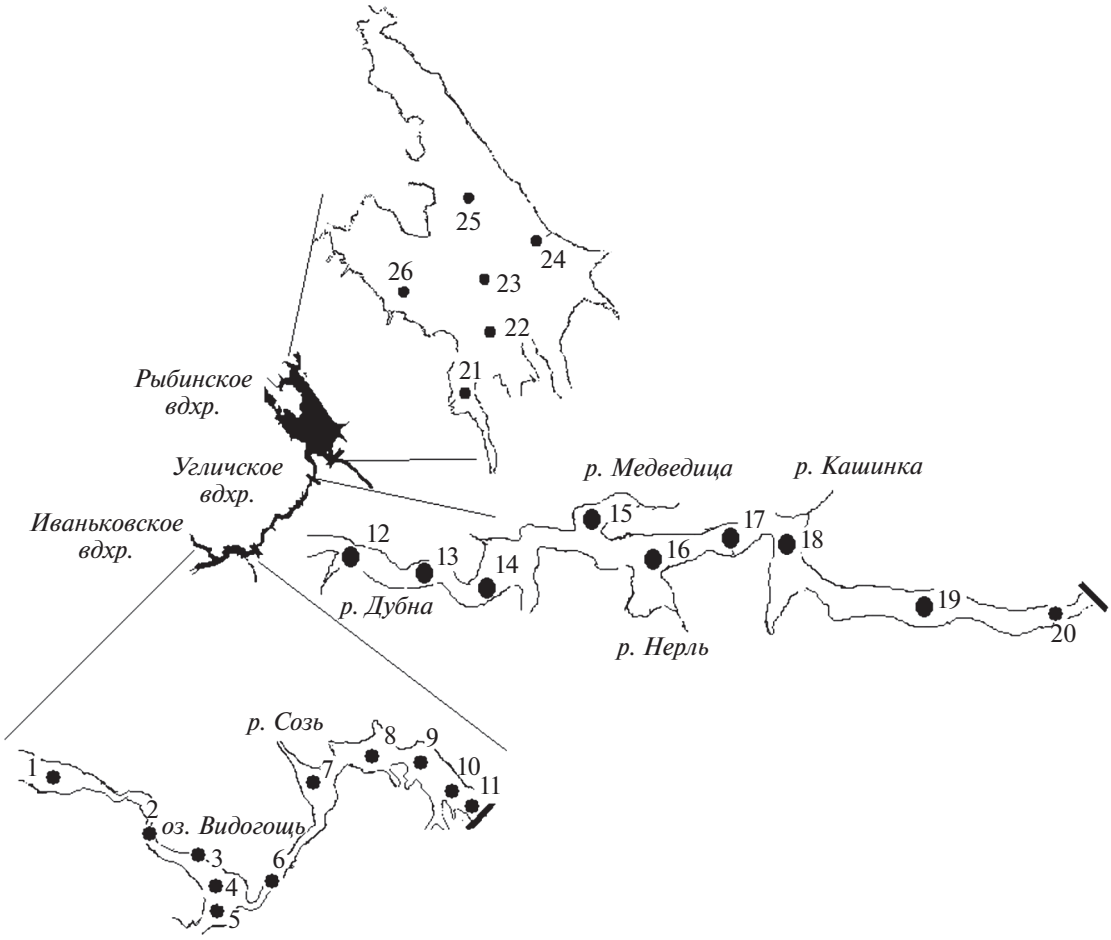

Рис. 1. Карта-схема водохранилищ Верхней Волги. 1–26 (●) – номера станций.

нялись 1–2 мг/л, в Рыбинском в одинаковых пропорциях представлены величины 0.5–1 и 1–2 мг/л (рис. 2). В отдельные периоды по акватории каждого водохранилища концентрации $N_{общ}$ различались не более чем вдвое. Лишь за счет максимальной величины 4.1 мг/л в Волжском плесе Иваньковского водохранилища в 2015 г. и минимальной 0.59 мг/л в устье р. Дубна (Угличское водохранилище в 2017 г.) различия возрастали. Среднее содержание $N_{общ}$, которое незначительно менялось в двух верхних водохранилищах, снижалось от Иваньковского водохранилища к Рыбинскому, причем в 2017 и 2018 гг. существенно, в 1.6–1.9 раза (табл. 1). Средняя концентрация $P\text{-}PO_4^{3-}$ в Иваньковском и Угличском водохранилищах увеличивалась от 27 мкг/л в 2015 г. до 40–63 мкг/л в остальные годы, а в Рыбинском во все сроки составляла 30–40 мкг/л. Предельные концентрации $P_{общ}$ в каждом водохранилище в основном различались в 1.2–2.5 раза. Лишь в двух случаях (2016 г. в Рыбинском и 2017 г. в Иваньковском) при низкой (~30 мкг/л) концентрации на одной из станций разница увеличивалась до 3–5-кратной. Более 60% величин $P_{общ}$ в Иваньковском и Угличском и 45% в Рыбинском водохранилище ограничены диапазоном 50–100 мкг/л, треть величин превышает 100 мкг/л. В Рыбинском водохранилище часто встречаются и более низкие значения (рис. 2). Средняя концентрация $P_{общ}$ в Иваньковском и Угличском водохранилищах во все года изменялась от 80 до 110 мкг/л, в Рыбинском она увеличивалась в 2015 г. и снижалась в августе остальных лет, причем в 2016 г. существенно (табл. 1). Отношение $N_{общ}/P_{общ}$ в каждом водохранилище колебалось от минимальных величин 5–8 (по массе) до максимальных 30–57. В Иваньковском и Угличском водохранилищах преобладали величины 10–15, в Рыбинском равными пропорциями представлен весь их диапазон от <10 до >15. Среднее отношение $N_{общ}/P_{общ}$ в основном менялось в пределах 11–18, а в Рыбинском водохранилище снижалось до 8 в 2015 г. и возрастало до 25 в 2016 г. (табл. 1). Судя по коэффициентам вариации (16–29%), изменчивость

Таблица 1. Морфометрические характеристики водохранилищ Верхней Волги ($h_{ср}$ – средняя глубина, S_1 – площадь акватории, S_2 – площадь водосборного бассейна по: (Экологические..., 2001)) и абиотические условия в период исследования

Год	Температура, °C	Прозрачность, м	Цветность, град	$N_{общ}$, мг/л	$P_{общ}$, мкг/л	$N_{общ}/P_{общ}$, мг/мг
Иваньковское вдхр. ($h_{ср}$ 3.4 м, S_1 327 км^2, S_2 41000 км^2)						
2015	21.5 ± 1.4 (12)	1.1 ± 0.02 (17)	39 ± 4 (34)	1.35 ± 0.31 (68)	76 ± 7 (27)	18 ± 4
2016	22.8 ± 1.4 (11)	0.8 ± 0.02 (35)	60 ± 6 (33)	1.33 ± 0.08 (17)	95 ± 5 (16)	14 ± 1
2017	22.3 ± 0.6 (22)	0.9 ± 0.02 (21)	70 ± 4 (18)	1.11 ± 0.12 (33)	90 ± 10 (34)	14 ± 2
2018	22.6 ± 0.2 (23)	0.9 ± 0.03 (33)	55 ± 8 (46)	1.54 ± 0.07 (17)	95 ± 6 (23)	16 ± 1
Угличское вдхр. ($h_{ср}$ 5.0 м, S_1 249 км^2, S_2 60022 км^2)						
2015	20.9 ± 0.3 (4)	0.8 ± 0.02 (18)	43 ± 1 (6)	1.15 ± 0.07 (16)	92 ± 5 (17)	13 ± 1
2016	23.7 ± 0.2 (2)	0.8 ± 0.01 (13)	43 ± 1 (6)	1.26 ± 0.04 (8)	106 ± 3 (7)	12 ± 1
2017	21.7 ± 0.2 (2)	0.9 ± 0.01 (8)	69 ± 3 (13)	1.11 ± 0.12 (29)	85 ± 3 (10)	13 ± 2
2018	23.1 ± 0.1 (2)	0.9 ± 0.02 (18)	48 ± 3 (14)	1.50 ± 0.10 (19)	90 ± 6 (19)	17 ± 2
Рыбинское вдхр. ($h_{ср}$ 5.6 м, S_1 4550 км^2, S_2 150500 км^2)						
2015	16.6 ± 0.4 (5)	0.8 ± 0.01 (5)	43 ± 2 (10)	1.08 ± 0.06 (12)	146 ± 9 (14)	8 ± 1
2016	20.2 ± 0.2 (1)	0.8 ± 0.02 (11)	46 ± 4 (17)	1.15 ± 0.09 (17)	51 ± 12 (50)	26 ± 5
2017	17.7 ± 0.2 (2)	1.1 ± 0.02 (9)	77 ± 4 (11)	0.71 ± 0.06 (20)	71 ± 9 (28)	11 ± 2
2018	19.9 ± 0.1 (1)	1.1 ± 0.01 (7)	57 ± 2 (9)	0.82 ± 0.07 (18)	68 ± 9 (28)	13 ± 3

Примечание. $N_{общ}$ – общий азот; $P_{общ}$ – общий фосфор. Здесь и в табл. 2 даны средние величины со стандартной ошибкой, в скобках коэффициент вариации, %.

концентраций $N_{общ}$, $P_{общ}$ и их соотношения в водохранилищах Верхней Волги невелика. Лишь для $P_{общ}$ в Рыбинском водохранилище, а также $N_{общ}/P_{общ}$ в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах она увеличивается до умеренной (C_v 50–66%).

Содержание Хл *a* в Иваньковском водохранилище в разные годы варьировало от минимальных 7–9 мкг/л до максимальных 49–172 мкг/л, в Угличском водохранилище от 10–16 до 31–72 мкг/л, в Рыбинском водохранилище – от 2 до 30 мкг/л в 2017 г. и от 9–19 до 29–37 мкг/л в остальные годы (рис. 2). Распределение фитопланктона (Хл *a*) по акватории водохранилищ в большинстве случаев характеризовалось умеренной степенью неоднородности (C_v < 70%), лишь в Иваньковском (2016, 2018 гг.) и в Рыбинском (2017 г.) водохранилищах оно было более дискретным (C_v = 87–100%). Во всех водохранилищах прослеживались межгодовые различия Хл *a*, среднее содержание которого менялось от минимальных 10.3–19.9 мкг/л до максимальных 27.7–48.0 мкг/л. Самая низкая величина, полученная в 2015 г. в Иваньковском водохранилище и в 2017 г. в двух других, достоверно отличалась от показателей остальных лет (t = 1.9–6.3). Различия были незначимы для величин, полученных в 2016 и 2018 гг. в Угличском водохранилище, а также в 2015 и 2018 гг. в Рыбинском. В суммарном фонде Хл *a* в основном преобладал $Хл_{Cyan}$ (рис. 2, табл. 2), средний вклад которого составлял 53–92% в Рыбинском водохранилище, 40–85% в Угличском и 28–67% в Иваньковском. Минимальные величины повсеместно отмечены летом прохладного 2017 г. Средняя доля $Хл_{bac}$ изменялась в пределах 6–40, 10–55 и 25–60% соответственно при максимальной в августе 2017 г. Доля $Хл_{Chl}$ составляла 1–6% ΣХл в Рыбинском и Угличском водохранилищах и увеличивается до 9–10% в Иваньковском.

Теснота и направленность связи содержания Хл *a* и БЭ менялась в разные годы (рис. 3). Парный корреляционный анализ показывает, что чаще всего Хл *a* достоверно коррелировал с $P_{общ}$ и $P\text{-}PO_4^{3-}$ (в 9 случаях из 12), $N_{общ}$, $N\text{-}NO_3^-$, и отношением $N_{общ}/P_{общ}$ (по 6 случаев). Наиболее тесно (r > 0.70) в Иваньковском водохранилище он связан с цветностью, $N_{общ}$ и отношением $N_{общ}/P_{общ}$ (2016 г.), в Угличском – с $N_{общ}/P_{общ}$ (2016 г.), $P\text{-}PO_4^{3-}$ (2017 г.) и цветностью (2018 г.), в Рыбинском – с содержанием $N\text{-}NO_3^-$, $P\text{-}PO_4^{3-}$ (2017 г.) и прозрачностью (2018 г.). По совокупности четырехлетних данных в каждом водохранилище выявлена лишь умеренная связь содержания Хл *a* с абиотическими факторами, включая БЭ (r = 0.30–0.70), а корреляционный граф выглядит сходным (рис. 3д). Во всех водохранилищах фитопланктон оказывает отрицательное влияние на прозрачность воды. В Рыбинском и Угличском водохранилищах содержание Хл *a* прямо зависит от температуры и отношения $N_{общ}/P_{общ}$, в Рыбинском – от концентрации $N_{общ}$, в Иваньковском отмечена обратная зависимость от глубины станции.

Множественный корреляционный анализ показывает, что влияние БЭ объясняет невысокую

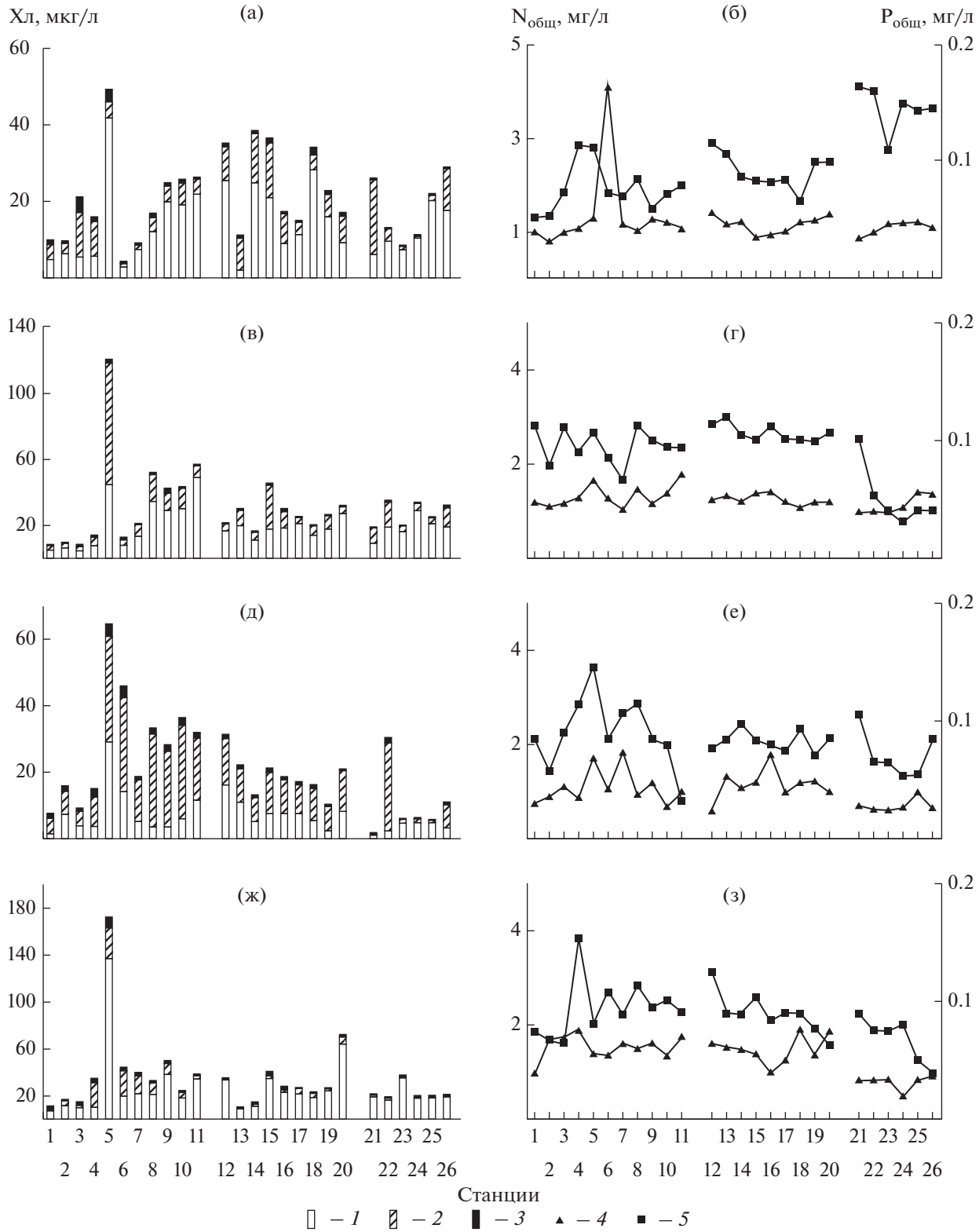

Рис. 2. Содержание Хл *a* (а, в, д, ж) и БЭ (б, г, е, з) в Иваньковском (ст. 1–11), Угличском (ст. 12–20) и Рыбинском (ст. 21–26) водохранилищах в 2015 (а, б) , 2016 (в, г), 2017 (д, е), 2018 (ж, з) годах. *1* – $Хл_{Cyan}$, *2* – $Хл_{Bac}$, *3* – $Хл_{Chl}$, *4* – $N_{общ}$, *5* – $P_{общ}$.

Таблица 2. Содержание суммарного Хл *a* и хлорофилла основных отделов водорослей в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Год	Суммарный Хл *a*, мкг/л	$Хл_{Cyan}$		$Хл_{Bac}$		$Хл_{Chl}$	
			мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%
Иваньковское	2015	19.9 ± 3.9 (69)	15.9 ± 4.6	59.0 ± 7.4	7.6 ± 3.4	27.3 ± 5.2	4.7 ± 3.8	9.3 ± 3.4
	2016	32.2 ± 8.8 (95)	19.7 ± 4.5	51.8 ± 6.9	17.2 ± 7.3	30.0 ± 4.1	5.3 ± 4.5	6.9 ± 3.1
	2017	28.1 ± 4.7 (58)	11.6 ± 4.1	27.6 ± 3.6	18.2 ± 2.9	59.6 ± 5.5	4.7 ± 2.8	10.1 ± 2.3
	2018	48.0 ± 12.0 (87)	34.1 ± 10.2	66.8 ± 5.0	10.9 ± 2.4	25.1 ± 4.8	2.9 ± 0.5	9.3 ± 2.5
Угличское	2015	25.3 ± 4.1 (42)	16.6 ± 3.5	61.8 ± 7.2	8.0 ± 1.4	34.9 ± 6.9	0.8 ± 0.1	3.4 ± 0.6
	2016	27.6 ± 3.3 (30)	18.2 ± 1.7	68.3 ± 5.1	8.6 ± 2.7	29.0 ± 4.9	0.8 ± 0.2	2.8 ± 0.5
	2017	19.0 ± 2.3 (32)	7.9 ± 1.5	39.9 ± 3.4	10.2 ± 0.9	55.3 ± 3.2	0.9 ± 0.1	4.8 ± 0.6
	2018	30.3 ± 7.0 (60)	26.5 ± 6.4	85.1 ± 3.0	2.6 ± 0.6	9.5 ± 2.1	1.5 ± 0.3	6.1 ± 1.2
Рыбинское	2015	18.4 ± 3.9 (46)	12.1 ± 2.6	72.0 ± 11.6	6.2 ± 3.4	27.4 ± 11.5	0.1 ± 0.1	0.6 ± 0.2
	2016	27.7 ± 3.2 (25)	19.0 ± 2.9	68.0 ± 7.7	8.1 ± 2.2	29.7 ± 7.4	0.7 ± 0.2	2.3 ± 0.5
	2017	10.3 ± 4.7 (100)	3.5 ± 0.7	53.4 ± 13.7	6.2 ± 4.7	40.0 ± 13.7	0.6 ± 0.2	6.6 ± 0.9
	2018	22.6 ± 3.2 (31)	21.1 ± 3.3	92.4 ± 2.7	1.3 ± 0.4	6.4 ± 2.4	0.3 ± 0.0	1.6 ± 0.3

долю вариации суммарного Хл *a*: 14% в Иваньковском водохранилище, 34% в Угличском и 25% в Рыбинском, а также соответственно 21, 12 и 46% вариации $Хл_{Cyan}$, 13, 27 и 23% вариации $Хл_{Bac}$. Значимые коэффициенты регрессии ($t > 1.96$) получены только для $N_{общ}$, $P_{общ}$ и их соотношения в Угличском водохранилище. При введении в регрессионную модель температуры, прозрачности, цветности воды и глубины станции коэффициенты детерминации увеличиваются. С совокупностью всех рассматриваемых переменных связан 48% вариации суммарного Хл *a* в Иваньковском водохранилище, 57% в Угличском и 59% в Рыбинском, а также соответственно 54, 63 и 69% вариации $Хл_{Cyan}$, 30, 26 и 52% вариации $Хл_{Bac}$. Коэффициенты регрессии значимы для температуры и прозрачности воды в Угличском водохранилище,

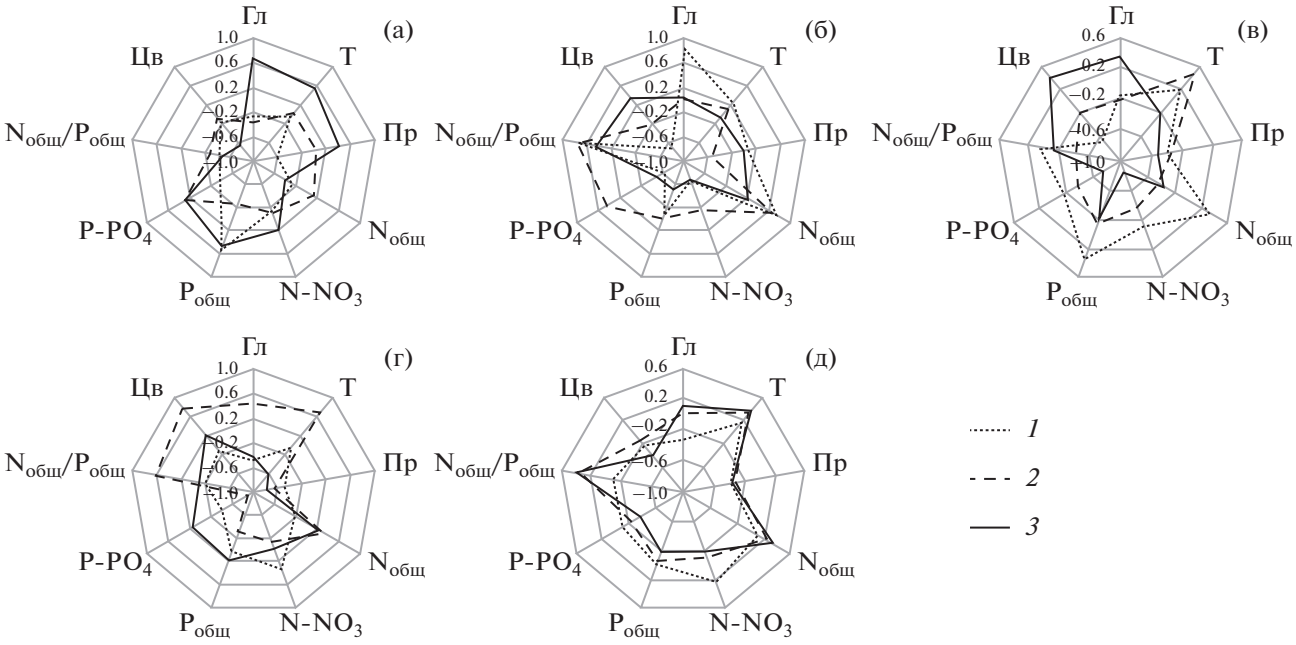

Рис. 3. Коэффициенты корреляции Хл *a* с факторами среды в Иваньковском (*1*), Угличском (*2*) и Рыбинском (*3*) водохранилищах в 2015–2018 гг. (а–г, соответственно) и за весь период наблюдения (д). (Гл – глубина станций, Т – температура воды, Пр – прозрачность, Цв – цветность).

Таблица 3. Факторные нагрузки (абсолютные величины) содержания хлорофилла и абиотических параметров водохранилищ Верхней Волги по данным факторного анализа

Показатель	Суммарный Хл *a*			$Хл_{Cyan}$			$Хл_{Bac}$		
	фактор 1	фактор 2	фактор 3	фактор 1	фактор 2	фактор 3	фактор 1	фактор 2	фактор 3
Хлорофилл	0.39	0.22	0.72	0.21	0.21	0.83	0.57	0.04	0.53
S_1	0.98	0.00	0.19	0.99	0.02	0.13	0.98	0.01	0.03
S_2	0.95	0.03	0.22	0.97	0.00	0.15	0.98	0.03	0.08
$S_1/h_{ср}$	0.98	0.01	0.18	0.99	0.02	0.13	0.98	0.01	0.02
S_2/S_1	0.85	0.09	0.06	0.84	0.08	0.04	0.78	0.04	0.10
$K_{вод}$	0.97	0.01	0.20	0.98	0.01	0.14	0.98	0.02	0.05
Глубина станции	0.57	0.35	0.57	0.59	0.40	0.51	0.70	0.41	0.21
Температура воды	0.66	0.63	0.20	0.67	0.61	0.21	0.69	0.62	0.02
Прозрачность	0.51	0.31	0.61	0.56	0.38	0.46	0.72	0.35	0.19
Цветность	0.10	0.00	0.73	0.05	0.06	0.78	0.12	0.02	0.94
$N_{общ}$	0.58	0.15	0.74	0.62	0.07	0.72	0.78	0.10	0.50
$P_{общ}$	0.08	0.90	0.37	0.11	0.93	0.26	0.20	0.92	0.23
$N_{общ}/P_{общ}$	0.07	0.91	0.32	0.03	0.87	0.38	0.05	0.88	0.30

Примечание. Отбор факторов проведен с помощью критерия Кайзера (Kaiser, 1960).

прозрачности, цветности, содержания минеральных форм азота и фосфора в Иваньковском.

Если рассматривать три водохранилища как единую систему, то, используя многомерную статистику, можно выделить три ведущих фактора, которые объединяют разные характеристики водохранилищ и включают >80% общей дисперсии. Величины факторных нагрузок >0.70 свидетельствуют о том, что с фактором 1 тесно связаны показатели открытости, площади водоемов и водосборных бассейна, показатели удельного водосбора и коэффициенты условного водообмена. Для $Хл_{Bac}$ в этот перечень добавляется прозрачность и $N_{общ}$. Фактор 2 отражает влияние $P_{общ}$ и отношения $N_{общ}/P_{общ}$. С фактором 3 тесно коррелируют цветность, содержание суммарного Хл *a* и $Хл_{Cyan}$, а для всего автотрофного планктона и цианопрокариот – $N_{общ}$ (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Водохранилища Верхней Волги расположены в пределах одной географической зоны, что определяет сходство климатических условиях и природные особенностей водосборного бассейна. Исходя из этого, можно предполагать, что существенное влияние на динамику фитопланктона и режим БЭ оказывают региональные факторы и внутриводоемные процессы, которые, вероятно, должны различаться вследствие различной антропогенной нагрузки, морфометрических и гидрологических особенностей водохранилищ, а также в зависимости от погодных условий в годы исследования. Судя по невысоким коэффициентам вариации температуры, прозрачности, цветности воды и содержания БЭ, в периоды наблюдения фитопланктон водохранилищ развивался при стабильных термических и гидрооптических и гидрохимических условиях. Межгодовые изменения температуры обусловлены региональными климатическими особенностями. Повышенная цветность в 2017 г. связана с максимальным за годы наблюдения летним количеством осадков, составившим 135% нормы (Доклад..., 2018) и повлекшим вынос с водосборной площади окрашенных органических веществ.

Содержание Хл *a*, которое меняется в широком диапазоне, в целом типично для летнего максимума фитопланктона Верхней Волги (Минеева, 2016; Экологические..., 2001; Mineeva, 2019). Неравномерное распределение по акватории водоемов обусловлено повышенными концентрациями пигмента на локальных участках: в Иваньковском водохранилище – в Шошинском плесе и нижней части; в Угличском водохранилище – на среднем участке, принимающем воды притоков – рек Медведица, Нерль, Кашинка и/или в верхней части, куда поступают воды из Иваньковского водохранилища; в Рыбинском водохранилище в штилевую погоду – на центральных станциях Главного плеса. По среднему содержанию Хл *a* водохранилища относятся к водоемам эвтрофного типа и только Рыбинское водохранилище в прохладном 2017 г. характеризовалось как мезотрофное.

В годы с разными температурными условиями отмечены существенные различия таксономического состава фитопланктона, косвенное представление о котором дают данные по содержанию Хл *a* основных отделов водорослей. При смешанном составе альгоценозов, типичном для волжских водохранилищ, в летнем планктоне обычно преобладают цианопрокариоты. В последние годы в условиях глобального потепления наблюдается увеличение их обилия и продолжительности вегетации в Рыбинском водохранилище (Корнева, 2015; Минеева, 2016). Хлорофилл этой группы водорослей преобладал в фонде Хл *a* в 2015, 2016 и 2018 гг., уступив лидирующее положение $Хл_{Bac}$ в прохладном 2017 г.

Содержание основных БЭ в водохранилищах Верхней Волги, как и в предыдущие годы (Экологические..., 2001; Структура..., 2018), характеризуется высокими величинами, которые типичны для эвтрофных водоемов. Концентрации минеральных форм азота и фосфора превосходят порог, необходимый для развития водорослей (Reynolds, 2012). При небольшой вариабельности общих и минеральных форм БЭ в отдельные сроки наблюдения, фитопланктон на всей акватории водохранилищ в достаточной степени должен быть обеспечен минеральным питанием.

При анализе связи между содержанием Хл *a* и БЭ в полимиктических водоемах используют эмпирические уравнения, рассчитанные для летних показателей в исходном или логарифмическом виде (см. сводку: Китаев, 2007) и отражающие стохастические связи между основными параметрами качества воды. Однако универсальные зависимости, которые, как правило, получены при крупномасштабных обобщениях (Eutrophication..., 1982), в конкретных случаях могут не проявляться. Последнее обусловлено спецификой водоемов, определяющим влиянием других факторов, наличием “шумов” и помех, вероятной сменой лимитирующего БЭ в течение сезона, сезонной сукцессией фитопланктона (Жукова, 2001). Такие связи менее выражены и редко значимы для водохранилищ – переходных от речного к озерному типу экосистем, которые, как и реки (Vannote et al., 1980), не испытывают дефицита БЭ.

Характер зависимости Хл *a* от содержания БЭ может меняться в течение вегетационного сезона (Hao et al., 2014). Согласно предыдущим исследованиям на Рыбинском водохранилище, связь между ними прослеживалась лишь в отдельные периоды наблюдения и чаще всего была лишь умеренной (Минеева, Разгулин, 1995; Степанова и др., 2012; Структура..., 2018). В настоящей работе для водохранилищ Верхней Волги также получены невысокие коэффициенты корреляции между содержанием Хл *a* и БЭ. После логарифмического преобразования данных теснота связи лишь незначительно увеличилась в Иваньковском водохранилище, стала ниже в Угличском и не изменилась в Рыбинском (во всех случаях $R^2 \leq 0.1$).

Характер связи Хл *a* с содержанием БЭ менялся в разные годы. Отрицательная корреляция, свидетельствующая о потреблении минеральных форм азота и фосфора, выявлена в 2016 и 2017 гг. в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах, минерального фосфора – в 2018 г. в Угличском. Предположительный дефицит фосфора (положительная корреляция с Хл *a*) отмечен в 2015 г. в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах, дефицит азота – в 2016 г. в Угличском и Иваньковском. В период максимального прогрева водной толщи содержание Хл *a* слабо зависит от температуры воды. Фитопланктон оказывает умеренное отрицательное влияние на формирование подводного светового режима всех водохранилищ, где взвешенное вещество содержит планктонную и терригенную компоненты.

Влияние БЭ на содержание Хл *a* чаще всего обсуждают на фоне отношения $N_{общ}/P_{общ}$, которое считают показателем обеспеченности фитопланктона минеральным питанием. Низкие величины $N_{общ}/P_{общ}$ свидетельствуют о дефиците азота, высокие – о дефиците фосфора, промежуточные, близкие к соотношению элементов в клетках, – об отсутствии биогенного лимитирования. В литературе для этих ситуаций приводят различные пограничные значения $N_{общ}/P_{общ}$ (Downing, 1992; Guildford, Hecky, 2000; Søndergaard et al., 2017), при анализе настоящих данных за основу взяты $N_{общ}/P_{общ}$ <10 и >15 (по массе) (Sakamoto, 1966). Средние для водохранилищ величины $N_{общ}/P_{общ}$ указывают на отсутствие лимитирования фитопланктона Верхней Волги БЭ, что согласуется с высокими концентрациями последних. Лишь в Рыбинском водохранилище в августе 2015 г. отмечен возможный дефицит азота и в 2016 г. – дефицит фосфора, который также выявлен в 2015 г. в Иваньковском водохранилище.

Отсутствие тесной статистической зависимости Хл *a* от БЭ свидетельствует о сложном и многокомпонентном характере биогенного контроля за развитием водорослей. Маскировать прямое влияние БЭ может различная потребность в минеральном питании видов, входящих в состав альгоценозов (Suttle, Harrison, 1988); совместное влияние (ко-лимитирование) азота и фосфора (Müller, Mitrovic, 2015; Pearl et al., 2011); конкуренция за БЭ между водорослями и бактериями (Brett et al., 1999); изменяющийся в течение вегетационного сезона пресс растительноядного зоопланктона (Kalff, 2002). Доступность фосфора снижается в окрашенных водах в присутствии гуминовых веществ, связывающих фосфат-ионы (Palsson, Graneli, 2004), а также в присутствии железа (Tang et al., 2019), содержание которого в природных во-

дах увеличивается с увеличением цветности (Китаев, 2007). При высоком содержании БЭ и/или при низкой прозрачности воды рост водорослей может быть лимитирован не БЭ, а светом (Burson et al., 2018; Kalff, 2002). Причиной слабой связи между Хл *a* и БЭ может быть небольшой диапазон их концентраций, в пределах которого зависимость не прослеживается (Huszar et al., 2006). Все перечисленные аспекты присущи водохранилищам Верхней Волги.

Общий запас БЭ в водоеме формируется за счет притока с водосборной территории (внешняя нагрузка) и разнонаправленных внутриводоемных процессов, включающих поступление из донных осадков (внутренняя нагрузка), рециклинг и др. Роль биотического рециклинга БЭ в водохранилищах Верхней Волги, вероятно, сопоставима. Внешним источником БЭ во всех трех водохранилищах служит речной сток – основная составляющая водного баланса (Экологические..., 2001). Показателем внешней биогенной нагрузки может быть коэффициент удельного водосбора (S_2/S_1), величина которого в Угличском водохранилище (241) в 1.9 раза выше, чем в Иваньковском, в 7.3 раза выше, чем в Рыбинском. По аналогии с Нарочанскими озерами (Zhukova, 2013), можно предположить, что Угличское водохранилище испытывает максимальную внешнюю нагрузку, повлекшую повышение его трофического статуса в последние годы (Mineeva, 2019). Внутренняя нагрузка определяется выделением БЭ тонкодисперсными донными отложениями, площадь которых занимает 34% общей в Иваньковском водохранилище, 26% в Угличскоми и 28% в Рыбинском (Законнов и др., 2018; Степанова, Литвинов, 2019). В Рыбинском водохранилище взмучивание седиментов, обеспечивающее дополнительно поступление БЭ, происходит при частом ветровом перемешивании мелководной открытой акватории. Следовательно, погодные условия (ветровое воздействие) могут быть одним из факторов, влияющих на развитие фитопланктона и, соответственно, – вариации трофического статуса водохранилища. Показатель открытости $S_1/h_{ср}$ для Рыбинского водохранилища равен 812 и в 9–16 раз выше, чем в двух русловых водохранилищах, в которых, по-видимому, фитопланктон развивается при более стабильной внутренней нагрузке.

Теснота и направленность связи Хл *a* с параметрами среды меняется в зависимости от конкретных условий в период наблюдения. В 2015 г. при минимальном количестве осадков и самом низком уровне получены лишь невысокие коэффициенты корреляции Хл *a* со всеми факторами, в 2016 г. – тесная связь с отношением $N_{общ}/P_{общ}$, в наиболее влажном 2017 г. при высоком уровне воды – с минеральными формами азота и фосфора, в 2018 г. – с цветностью и прозрачностью. Множественный корреляционный анализ подтверждает высокую значимость гидрологических показателей как для развития всего автотрофного планктона водохранилищ Верхней Волги, так и его основных представителей – диатомовых водорослей и цианопрокариот. Тот факт, что по совокупности четырехлетних данных в каждом водохранилище выявлена лишь умеренная связь содержания Хл *a* с абиотическими показателями, включая БЭ, свидетельствует о существенном влиянии на развитие фитопланктона климата, гидрологических условий, динамики вод, интенсивности водообмена, особенностей водосборной территории. Последнее, в частности, подтверждается результатами факторного анализа.

Выводы. В летний период 2015–2018 гг. содержание Хл *a* было типичным для летнего максимума фитопланктона Верхней Волги. По среднему содержанию Хл *a* водохранилища относятся к водоемам эвтрофного типа и только Рыбинское водохранилище в прохладном 2017 г. характеризовалось как мезотрофное. $Хл_{Cyan}$ преобладал в фонде Хл *a* в 2015, 2016 и 2018 гг., уступив лидирующее положение $Хл_{Bac}$ в прохладном 2017 г. Фитопланктон водохранилищ развивался при стабильных термических и гидрооптических условиях.

Содержание основных БЭ также отражают эвтрофный статус водохранилищ. Концентрации минеральных форм азота и фосфора превосходят порог, необходимый для развития водорослей. При небольшой вариабельности общих и минеральных форм БЭ в отдельные сроки наблюдения, фитопланктон на всей акватории водохранилищ в достаточной степени обеспечен минеральным питанием. Средние величины $N_{общ}/P_{общ}$ указывают на отсутствие биогенного лимитирования фитопланктона, лишь в Рыбинском водохранилище в августе 2015 г. отмечен возможный дефицит азота и в 2016 г. – дефицит фосфора, который также выявлен в 2015 г. в Иваньковском водохранилище.

Невысокие коэффициенты корреляции между содержанием Хл *a* и БЭ свидетельствуют о сложном и многокомпонентном характере их влияния на водоросли. Множественный корреляционный анализ подтверждает значимость гидрологических показателей для развития автотрофного планктона водохранилищ Верхней Волги.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий АААА-А18-118012690096-1 и АААА-А18-118012690104-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бикбулатов Э.С. 1974. О методе определения общего фосфора в природных водах // Гидрохимические материалы. Т. 60 С. 167.

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

Гапеева М.В., Разгулин С.М., Скопинцев Б.А. 1984. Ампульный персульфатный метод определения общего азота в природных водах // Гидрохимические материалы. Т. 87. С. 67.

Гольд В.М., Гаевский Н.А. Шатров И.Ю. и др. 1986. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. Т. 22. № 3. С. 80.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 год. 2016. Москва: Росгидромет.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. 2017. Москва: Росгидромет.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. 2018. Москва: Росгидромет.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. 2019. Москва: Росгидромет.

Жукова Т.В. 2001. Потоки фосфора и азота в пограничном слое “дно–вода” и их роль в функционировании полимиктических озер (на примере Нарочанских озер). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Минск.

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 ИБВВ РАН. Вып. 81(84). С. 35.

Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН.

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

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

Минеева Н.М. 2016. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Систематика, морфология и экология водных растений. Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 76(79). Ярославль: Филигрань. С. 75.

Минеева Н.М., Разгулин С.М. 1995. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. Т. 22. № 2. С. 218.

Пырина И.Л. 2000. Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. международ. науч. конф. Минск: Белорусский гос. ун-т. С. 375.

Семенов А.Д. 1977. Практическое руководство по химическому анализу вод суши. Ленинград: Гидрометеоиздат.

Степанова И.Э. 2018. Гидрохимические показатели воды Угличского и Иваньковского водохранилищ // Экологическая химия. Т. 27. № 3. С. 156.

Степанова И.Э., Литвинов А.С. 2019. Водный и химический балансы в Рыбинском водохранилище // Экологическая химия. Т. 28. № 5. С. 280.

Степанова И.Э., Пырина И.Л., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. 2012. Анализ связи развития фитопланктона с содержанием биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах. Петрозаводск: КарНЦ. С. 129.

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

Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Ярослав. гос. техн. ун-т.

Brett M.T., Lubnow F.S., Villar-Argaiz M. et al. 1999. Nutrient control of bacterioplankton and phytoplankton dynamics // Aquatic Ecology V. 33. № 2. P. 135. https://doi.org/10.1023/A:1009998915078

Burson A., Stomp M., Greenwell E. et al. 2018. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community // Ecology. V. 99. № 5. P. 1108. https://doi.org/10.1002/ecy.2187

Downing J.A. 1992. The nitrogen: phosphorus relationship in lakes // Limnol., Oceanogr. V. 37. № 5. P. 936. https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.5.0936

Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. 1982. Paris: OECD.

Guildford S.J., Hecky R.E. 2000. Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship? // Limnol., Oceanogr. V. 45. № 6. P. 1213. https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.6.1213

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

Hao Y., Yu R., Zhang U., Yanget H. 2014. The relationship of chlorophyll-a, total nitrogen and total phosphorus in Wuliangsuhai Lake // Advanced Materials Research. V. 955–959. P. 1393. https://doi.org/10.1186/s13750-017-0097-8

Huszar V.L.M., Caraco N.F., Roland F., Cole J. 2006. Nutrient-chlorophyll relationships in tropical–subtropical lakes: do temperate models fit? // Biogeochemistry. V. 79. Issue 1–2. P. 239. https://doi.org/10.1007/s10533-006-9007-9

Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J.P. et al. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // Freshwater Biol. V. 50. № 9. P. 1747. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x

Kaiser H.F. 1960. The application of electronic computers to factor analysis // Educational and Psychological Measurement. V. 20. № 1. P. 141. https://doi.org/10.1177/001316446002000116

Kalff J. 2002. Limnology. Inland Water Ecosystems. Upper Saddle River, N. J. : Prentice Hall.

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

Mineeva N.M. 2019. Content of photosynthetic pigments in the Upper Volga Reservoirs (2005–2016) // Inland Water Biology. V. 12. № 2. P. 161. https://doi.org/10.1134/S199508291902010X

Müller S., Mitrovic S.M. 2015. Phytoplankton co-limitation by nitrogen and phosphorus in a shallow reservoir: progressing from the phosphorus limitation paradigm // Hydrobiologia. V. 744. P. 255. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2082-3

Palsson C., Graneli W. 2004. Nutrient limitation of autotrophic and mixotrophic phytoplankton in a temperate and tropical humic lake gradient // J. Plankton Research. V. 26. № 9. P. 1005. https://doi.org/10.1093/plankt/fbh089

Paerl H.W., Xu H., McCarthy M.J. et al. 2011. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a hyper-eutrophic lake (Lake Taihu, China): the need for a dual nutrient (N and P) management strategy // Water Research. V. 45. № 5. P. 1973. https://doi.org/10.1016/j.watres.2010.09.018

Pridmore R.D., Vant W.N., Rutherford J.C. 1985. Chlorophyll-nutrient relationships in North Island lakes (New Zealand) // Hydrobiologia. V. 121. № 2. P. 181. https://doi.org/10.1007/BF00008722

Reynolds C.S. 2012. Environmental requirements and habitat preferences of phytoplankton: chance and certainty in species selection // Botanica Marina. V. 55. № 1. P. 1. https://doi.org/10.1515/bot.2011.121

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

Søndergaard M., Lauridsen T.L., Johansson L.S., Jeppesen E. 2017. Nitrogen or phosphorus limitation in lakes and its impact on phytoplankton biomass and submerged macrophyte cover // Hydrobiologia. V. 795. P. 35. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3110-x

Stepanova I.E., Bikbulatova E.M. 2016. Impotance of the ratios of the forms of nutrients for assessment of the modern state of Rybinsk reservoir // Byology Bulletin. V. 43. № 10. P. 1401. https://doi.org/10.1134/S1062359016100198

Suttle C.A., Harrison P.J. 1988. Ammonium and phosphate uptake rates, N : P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes // Limnol., Oceanogr. V. 33. № 2. P. 186. https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.2.0186

Tang Q., Peng L., Yang Y. et al. 2019. Total phosphorus-precipitation and chlorophyll *a* – phosphorus relationship of lakes and reservoirs mediated by soil iron at regional scale // Water Research. V. 154. P. 136. https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.01.038

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish. Auqat. Sci. V. 37. № 1. P. 130. https://doi.org/10.1139/f80-017

Vollenweider R.A. 1979. Das Nachrstoffbelastungskonzept als Grundlage fur den externen in den Eutrophierungsprozess stehender Gewasser und Talsperren // Z. Wasser und Abwasser Forsch. Bd 12. № 2. S. 46.

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

Zhukova T.V. 2013. Long-term dynamics of phosphorus in the Narochanskie Lakes and factors determining it // Water Resourses. V. 40. № 5. P. 510. https://doi.org/10.1134/S0097807813050072

Biogenic Elements and Their Significance in the Development of Phytoplankton in Reservoirs of the Upper Volga

N. M. Mineeva[1, *], I. E. Stepanova[1], and I. V. Semadeni[1]

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

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

The content of Chl *a* and nutrients in the Upper Volga reservoirs in the summer of 2015–2018 was studied. At Chl *a* content typical of the summer phytoplankton maximum (from 19.9 ± 3.9 to 48.0 ± 12.0 μg/L), the reservoirs belong to eutrophic types, only in cool 2017 the Rybinsk Reservoir was characterized as mesotrophic (10.3 ± 4.7 μg/L). Content of nutrients (from 0.71 ± 0.06 to 1.54 ± 0.07 mg/L N_{tot} and from 51 ± 12 to 106 ± 3 μg/L P_{tot}) also corresponds to the eutrophic status of the Upper Volga reservoirs. The average values of N_{tot}/P_{tot} ratio (11–16) indicate the absence of biogenic limitation of phytoplankton, and only in isolated cases (Rybinsk Reservoir in August 2015 and 2016, Ivankovo Reservoir in 2015) there was a deficiency of nutrients. In most cases, low correlation coefficients ($r < 0.7$) were obtained between the Chl *a* and nutrients, indicating their complex and multicomponent effect on phytoplankton. Multiple correlation analysis confirms the high importance of hydrological conditions for the development of autotrophic plankton of the Upper Volga reservoirs.

Keywords: chlorophyll, environmental factors, nutrients, reservoirs of the Upper Volga

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 35–46

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583:574.34

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕРЕНОСА БИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕННЫХ ВЕЩЕСТВ ОТ ФИТОПЛАНКТОНА К ПЛАНКТОННЫМ РАКООБРАЗНЫМ В МЕЗОТРОФНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2021 г. И. Ю. Фенева[a, *], Е. Г. Сахарова[b], Ж. Ф. Бусева[c], М. И. Гладышев[d], Н. Н. Сущик[d, e], З. И. Горелышева[c], М. Карпович[f], В. П. Семенченко[c]

[a]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия*

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

[c]*Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь*

[d]*Федеральный исследовательский центр Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, Россия*

[e]*Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия*

[f]*Белостокский университет, Институт биологии, отделение гидробиологии, Белосток, Польша*

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

Поступила в редакцию 27.01.2020 г.
После доработки 03.02.2020 г.
Принята к публикации 13.03.2020 г.

Дана оценка эффективности переноса биологически ценных веществ (углерода, фосфора, азота, жирных кислот, включая полиненасыщенные жирные кислоты), от фитопланктона к планктонным ракообразным в экспериментальных мезокосмах в присутствии/в отсутствие рыб. Опыты проводили в мезотрофных условиях в 300-литровых мезокосмах. Получено, что разные вещества передаются от продуцентов к консументам с разной эффективностью. ЖК, включая ПНЖК, передавались менее эффективно, чем углерод. Эффективность переноса биогенных элементов, особенно фосфора, напротив, была выше, чем углерода. Это свидетельствует о способности планктонных ракообразных накапливать биогенные элементы, что повышает их качество как ресурса для последующих звеньев трофической сети. Рыбы значительно снижали эффективность переноса углерода от фитопланктона к планктонным ракообразным в единице объема, но не влияли на перенос веществ на единицу биомассы. Таким образом, качество планктонных ракообразных как пищевого ресурса для вышестоящих трофических уровней не снижалось в присутствии рыб, несмотря на сокращение эффективности переноса биологически ценных веществ в единице объема под их влиянием. Поскольку эффективность передачи биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону определяет функционирование всей трофической цепи, то следует искать способы ее повышения.

Ключевые слова: первичная и вторичная продукция, углерод, азот, фосфор, фитопланктон, планктонные ракообразные, рыбы, мезотрофные условия, эффективность передачи веществ, мезокосмы

DOI: 10.31857/S0320965220050034

ВВЕДЕНИЕ

Планктонные сообщества представляют собой основу трофической пирамиды в пресноводных экосистемах. От того насколько эффективно передаются от фито- к зоопланктону биологически ценные вещества, к которым относятся, помимо углерода, фосфор, азот и ЖК, включая ПНЖК, зависит качество биологических ресурсов. Считается, что в среднем эффективность переноса углерода от одного трофического уровня к последующему составляет 10% (Lindeman, 1942). Эффективность передачи веществ может колебаться от 2–3 до 20% в зависимости от условий среды (Slobodkin, 1972). Показано, что в пресноводных озерах эффективность переноса углерода от фитопланктона к зоопланктону варьирует в широком диапазоне – от 5 до 30% (Lacroix, 1999).

Долгое время поток вещества и энергии рассматривался как одно целое, без разделения его на отдельные компоненты (Pauly, Christensen,

Сокращения: $Б_{crust}$ – биомасса ракообразных; $Б_{phyto}$ – биомасса фитопланктона; ВП – вторичная продукция (продукция ракообразных); ДГК – докозагексаеновая кислота; ЖК – жирные кислоты; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; ПП – первичная продукция; ЭПК – эйкозапентаеновая кислота.

1995; Schulz et al., 2004). Однако показано, что разные вещества могут передаваться с разной эффективностью (Gladyshev et al., 2011). Сложность механизмов регуляции связана еще и с необходимостью поддержания гомеостаза у зоопланктонных организмов (Sterner, Hessen, 1994). Поэтому зоопланктон для поддержания постоянства вынужден накапливать вещества, находящиеся в недостатке и выделять вещества, содержащиеся в избытке, что отражается на скорости роста и репродукции зоопланктона (Schoo et al., 2013).

Один из факторов, влияющих на эффективность переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к планктонным ракообразным, – планктоноядные рыбы. Они могут оказывать непрямое влияние на фитопланктон. Поскольку планктоноядные рыбы снижают численность ракообразных-фильтраторов, то повышается концентрация водорослей (Semenchenko et al., 2007). Кроме того, ракообразные потребляют узкий диапазон пищевых частиц, как правило <30 мкм (Sommer U., Sommer F., 2006), поэтому рыбы, снижая численность ракообразных, могут способствовать повышению доли мелких видов водорослей. Также они способны стимулировать развитие цианобактерий в результате своей жизнедеятельности, как показано на примере эвтрофного озера (Kolmakov, Gladyshev, 2003; Kolmakov, 2014) и в экспериментах (Feniova et al., 2019). Следует отметить, что содержание биологически ценных веществ неодинаково в разных видах водорослей (Gulati, DeMott, 1997; Muller-Navarra, 1995). Таким образом, в результате изменения видовой и размерной структуры фитопланктона под влиянием рыб, может изменяться их содержание в пищевых ресурсах планктонных ракообразных, что в свою очередь повлечет за собой изменение в эффективности переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону, оцениваемой как отношение вторичной продукции к первичной.

Цель работы – определить эффективность переноса биологически ценных веществ (углерода, фосфора, азота, ЖК, включая ПНЖК) от фитопланктона к планктонным ракообразным в мезотрофных условиях. Исследования проведены в экспериментальных мезокосмах, где мы манипулировали фактором присутствие/отсутствие рыб для определения их влияния на структуру фитопланктона и, как следствие, на эффективность переноса биологически ценных веществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наблюдения проводили в аквариумах объемом 300 л (0.94 × 0.64 × 0.50 м), заполняя их водой из мезотрофного оз. Майч (северо-восточная Польша, площадь 163.5 га, максимальная глубина 16.4 м, средняя 6 м) (Gliwicz et al., 1981). Эксперимент включал два варианта в трехкратной повторности каждый – мезотрофные условия без рыб (контроль (*K*)) и мезотрофные условия с рыбами (*P*). В мезокосмах с рыбами содержали по одной особи ерша *Gymnocephalus cernuus* (L., 1758) размером 7.5–11 см. Рыб помещали в 5-литровые контейнеры, подвешенные в аквариумах. Стенки контейнеров имели отверстия, которые не препятствовали свободному перемещению зоопланктона, но препятствовали выходу рыб. Один раз в сутки рыб выпускали на 1 ч из контейнеров для свободного поиска пищи. Таким образом, мы ограничивали влияние рыб на планктонных ракообразных, чтобы не происходила их избыточная эксплуатация рыбами. Эксперимент проводили в течение 30 сут.

Концентрацию хлорофилла *a* измеряли каждые 10 сут с помощью спектрофотометра FluoroProbe, который оценивал концентрацию суммарного хлорофилла и хлорофилла зеленых, криптофитовых, диатомовых водорослей и цианобактерий. Биомассу фитопланктона, выраженную в единицах углерода на литр (мг С/л), определяли расчетным методом по концентрации общего хлорофилла *a* (мкг/л), используя уравнения, предложенные Якоби и Зохари (Yacobi, Zohary, 2010).

Для более детального анализа таксономической структуры фитопланктона в эксперименте применяли микроскопический метод. Фитопланктон концентрировали с помощью осадочного метода и фиксировали раствором Утермеля с добавлением формалина (Кузьмин, 1975). Клетки водорослей подсчитывали под световым микроскопом (Nikon Optiphot 2). Биомассу отдельных видов или родов (мг/л) определяли с помощью счетно-объемного метода, приравнивая клетки водорослей к соответствующим геометрическим фигурам (Vinberg, Lavrenteva, 1982; Mikheeva, 1989). Размеры клеток водорослей измеряли окуляр-микрометром, размерная структура фитопланктона была представлена тремя фракциями (диапазонами): <30, 30–60 и >60 мкм.

Пробы планктонных ракообразных отбирали с интервалом в 10 сут 2.6-литровым батометром и фиксировали 4%-ным формалином (Błędzki, Rybak, 2016). Для оценки сырого веса зоопланктона использовали зависимость массы особей планктонных ракообразных от их средней длины. Для расчета биомассы планктонных ракообразных в единицах углерода использовали коэффициент, предложенный А.Ф. Алимовым (Alimov, 1989).

Содержание общих ЖК, ПНЖК (ЭПК (20:5n-3) и ДГК (22:6n-3)), углерода, азота и фосфора в сестоне и ракообразных определяли в начале и конце опыта, чтобы не нарушить ход эксперимента, поскольку для проведения биохимического и элементного анализа требуется до 100 л воды. Для подготовки проб на содержание общих ЖК, ПНЖК, углерода, азота и фосфора в сестоне воду

фильтровали через газ с размером ячеи 110 мкм, чтобы удалить крупный зоопланктон и другие частицы, далее – через стекловолоконные фильтры GF/F (Whatman) до их интенсивного окрашивания. Затем фильтры на ЖК подсушивали, помещали в раствор хлороформа с метанолом (2 : 1 объемных частей) и хранили при температуре –20°С. Фильтры на углерод, азот и фосфор сушили при комнатной температуре в течение суток и помещали в эксикатор для дальнейшего анализа.

Для определения общего содержания ЖК, ПНЖК, углерода, азота и фосфора в планктонных ракообразных воду пропускали через газ с размером ячеи 110 мкм. Оставшийся на сетке зоопланктон высушивали с помощью фильтровальной бумаги и взвешивали. Пробы на ЖК хранили в растворе хлороформа с метанолом при температуре –20°С. Пробы на углерод, фосфор и азот выдерживали при температуре 75°С в течение суток, затем помещали в эксикатор для последующего анализа.

Общие ЖК и ПНЖК измеряли на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, Agilent, США) (Kalachova, 2011). Содержание углерода, азота и фосфора определяли на элементном анализаторе Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200 elemental analyzer (ThermoQuest, Italy) (Gladyshev et al., 2007). Содержание фосфора измеряли фотоколориметрическим методом (Murphy, Riley, 1962).

Для определения ПП фитопланктона использовали концентрацию хлорофилла *a* и потенциальную фотосинтетическую активность водорослей планктона, измеренную методом полихроматической диурон-индуцированной флуоресценции (DCMU-fluorescence, 3-(3,4-дихлорфенил)-1,1-диметилмочевина) с использованием спектрофотометра FluoroProbe. Подробно этот метод описан Н.А. Гаевским (Gaevsky et al., 2005) и В.И. Колмаковым (Kolmakov et al., 2008).

ВП определяли, используя регрессионные модели Стоквелла и Йоханссона (Stockwell, Johannsson, 1997):

$$P = 10^{(-0.23\lg(M) - 0.73)} \times 1.12\, MN,$$

где P – суточная продукция (мкг сухой массы на 1 л в сутки), M – средняя масса особи (мкг), N – численность особей в 1 л.

Эффективность переноса углерода от продуцентов к консументам в единице объема воды определяли как отношение вторичной продукции к первичной, выраженное в % (Gladyshev et al., 2011). Поскольку в этом отношении использовали величины продукций, выраженных на единицу объема (1 л), то оно характеризовало эффективность переноса вещества в единице объема воды, т.е. в мезокосме. Продукцию на единицу биомассы оценивали как отношения $ПП/Б_{phyto}$ и $ВП/Б_{crust}$, а эффективность передачи углерода от фитопланктона к планктонным ракообразным на единицу биомассы определяли по формуле $ВП/Б_{crust} : ПП/Б_{phyto}$ (%). Это отношение характеризовало эффективность переноса веществ на единицу биомассы, т.е. оно не зависело от концентраций планктонных организмов в воде.

Скорость аккумуляции азота (N) и фосфора (P) в фитопланктоне и планктонных ракообразных на единицу объема воды и на единицу биомассы рассчитывали по формулам:

$$AP/N_{phyto} = (P/N_{phyto} : C) \times ПП$$

$$A'P/N_{phyto} = (P/N_{phyto} : C) \times (ПП/Б_{phyto})$$

$$AP/N_{crust} = (P/N_{crust} : C) \times ВП$$

$$A'P/N_{crust} = (P/N_{crust} : C) \times (ВП/Б_{crust}),$$

где A – скорость аккумуляции на единицу объема, A' – скорость аккумуляции на единицу биомассы, P/N – фосфор или азот, phyto – фитопланктон, crust – ракообразные; единицы измерения P/N : C – мг/мг, ВП и ПП – мг С/(л · сут), $Б_{phyto}$ и $Б_{crust}$ – мг С/л.

Эффективность передачи азота и фосфора от сестона к планктонным ракообразным в литре и на единицу биомассы рассчитывали как отношение:

$$(AP/N_{crust}/A\,P/N_{phyto}) \times 100\%$$

$$(A'P/N_{crust}/A'P/N_{phyto}) \times 100\%.$$

Продукцию ПНЖК (ЭПК, ДГК) и общих ЖК в фитопланктоне и планктонных ракообразных, а также эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и общих ЖК от фитопланктона к планктонным ракообразным на единицу объема и на единицу биомассы определяли с использованием таких же отношений, как и для биогенных элементов. Для удобства уравнения расчета продукции и эффективности передачи каждого вещества и элемента, а также их единицы измерения приведены в табл. 1 и 2.

Статистический анализ данных проводили в программе Past 3.20. Для проверки данных на нормальность распределения использовали тест Шапиро–Уилка. Концентрацию хлорофилла *a*, размерные группы водорослей, биомассу планктонных ракообразных, ПП, ВП, П/Б-коэффициенты и их соотношения сравнивали между вариантами опыта с помощью *t*-теста Стьюдента, в случае отсутствия нормального распределения данных использовали непараметрический *U*-тест Манна–Уитни. Для сравнения аккумуляции азота или фосфора, а также эффективности передачи ПНЖК и суммы ЖК между вариантами опыта применяли однофакторный дисперсионный анализ (Тьюки-тест). Начальные условия опытов были исключены из сравнительных анализов вследствие отсутствия какого-либо влияния рыб на параметры планктонных сообществ.

Таблица 1. Скорость аккумуляции азота и фосфора в фитопланктоне и планктонных ракообразных, эффективность передачи азота и фосфора от фитопланктона к планктонным ракообразным ($M \pm SE$)

Показатель	Формула вычисления, размерность	Контроль		Вариант с рыбами в конце эксперимента	F	p
		в начале эксперимента	в конце эксперимента			
Скорость аккумуляции в фитопланктоне:						
азота	$\frac{N:C\left(мг \cdot мг^{-1}\right) \times ПП\left(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}\right)}{N:C\left(мг \cdot мг^{-1}\right) \times ПП/Б_{phyto}\left(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1}\right)}$	$\frac{0.099 \pm 0.001}{0.280 \pm 0.036}$	$\frac{0.062 \pm 0.018}{0.058 \pm 0.005}$	$\frac{0.063 \pm 0.029}{0.041 \pm 0.007}$	$\frac{1.01}{4.75}$	$\frac{0.42}{0.97}$
фосфора	$\frac{P:C\left(мг \cdot мг^{-1}\right) \times ПП\left(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}\right)}{P:C\left(мг \cdot мг^{-1}\right) \times ПП/Б_{phyto}\left(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1}\right)}$	$\frac{0.005 \pm 0.001}{0.015 \pm 0.003}$	$\frac{0.004 \pm 0.002}{0.013 \pm 0.007}$	$\frac{0.004 \pm 0.003}{0.019 \pm 0.015}$	$\frac{0.16}{0.11}$	$\frac{0.85}{0.89}$
Скорость аккумуляции планктонными ракообразными:						
азота	$\frac{N:C\left(мг \cdot мг^{-1}\right) \times ВП\left(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}\right)}{N:C\left(мг \cdot мг^{-1}\right) \times ВП/Б_{crust}\left(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1}\right)}$	$\frac{0.001 \pm 0.00^{а}}{0.045 \pm 0.006}$	$\frac{0.002 \pm 0.00^{б}}{0.049 \pm 0.020}$	$\frac{0.001 \pm 0.00^{а}}{0.041 \pm 0.006}$	$\frac{7.61}{0.12}$	$\frac{0.02}{0.89}$
фосфора	$\frac{P:C\left(мг \cdot мг^{-1}\right) \times ВП\left(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}\right)}{P:C\left(мг \cdot мг^{-1}\right) \times ВП/Б_{crust}\left(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1}\right)}$	$\frac{0.001 \pm 0.000}{0.005 \pm 0.000}$	$\frac{0.0002 \pm 0.00}{0.005 \pm 0.02}$	$\frac{0.0002 \pm 0.00}{0.006 \pm 0.002}$	$\frac{3.17}{0.11}$	$\frac{0.12}{0.90}$
Эффективность передачи от фитопланктона к зоопланктону:	Скорость аккумуляции планктонными ракообразными/скорость аккумуляции в фитопланктоне					
азота	%	$\frac{1.174 \pm 0.195}{16.013 \pm 1.391}$	$\frac{3.648 \pm 0.811}{48.404 \pm 33.872}$	$\frac{4.618 \pm 3.399}{31.384 \pm 17.298}$	$\frac{0.77}{0.54}$	$\frac{0.50}{0.61}$
фосфора	%	$\frac{2.801 \pm 0628}{38.070 \pm 5.813}$	$\frac{8.655 \pm 4.445}{68.277 \pm 28.076}$	$\frac{16.954 \pm 13.220}{113.820 \pm 69.093}$	$\frac{0.78}{0.78}$	$\frac{0.50}{0.50}$

Примечание. Над чертой – показатель рассчитан на единицу объема воды, под чертой – на единицу биомассы. Разными буквами в верхнем индексе обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, Тьюки-тест).

Таблица 2. Продукция ПНЖК (ЭПК, ДГК) и ЖК в фитопланктоне и зоопланктоне, эффективность их едачи от фитопланктона к планктонным ракообразным ($M \pm SE$)

Показатель	Формула вычисления, размерность	Контроль		Вариант с рыбами в конце эксперимента	F	p
		в начале эксперимента	в конце эксперимента			
П $ЭПК_{phyto}$	$\frac{ЭПК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ПП(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1})}{ЭПК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ПП/Б_{phyto}(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1})}$	5.527 ± 1.041 / 15.77 ± 3.38	2.056 ± 0.688 / 5.73 ± 1.16	2.869 ± 1.352 / 12.63 ± 7.60	2.92 / 1.12	0.13 / 0.39
П $ДГК_{phyto}$	$\frac{ДГК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ПП(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1})}{ДГК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ПП/Б_{phyto}(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1})}$	5.933 ± 1.375^{а} / 16.97 ± 4.36^{а}	0.417 ± 0.275^{б} / 0.99 ± 0.52^{б}	$0.563 \pm 0.519б^{б}$ / 1.65 ± 1.47^{б}	13.25 / 11.47	0.01 / 0.01
П $ЖК_{phyto}$	$\frac{ЖК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ПП(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1})}{ЖК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ПП/Б_{phyto}(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1})}$	82.64 ± 23.40 / 236.34 ± 72.41	48.80 ± 13.02 / 181.57 ± 103.32	68.31 ± 42.61 / 324.31 ± 243.11	0.34 / 0.21	0.72 / 0.82
П $ЭПК_{crust}$	$\frac{ЭПК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ВП(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1})}{ЭПК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ВП/Б_{crust}(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1})}$	0.006 ± 0.000 / 0.212 ± 0.013	0.004 ± 0.001 / 0.117 ± 0.064	0.005 ± 0.001 / 0.193 ± 0.045	1.50 / 1.21	0.30 / 0.36
П $ДГК_{crust}$	$\frac{ДГК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ВП(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1})}{ДГК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ВП/Б_{crust}(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1})}$	0.006 ± 0.000 / 0.212 ± 0.013	0.004 ± 0.001 / 0.117 ± 0.064	0.004 ± 0.000 / 0.140 ± 0.032	3.95 / 2.97	0.08 / 0.13
П $ЖК_{crust}$	$\frac{ЖК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ВП(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1})}{ЖК : C(мг \cdot г^{-1}) \times ВП/Б_{crust}(мгС\ л^{-1} \cdot сут^{-1}/мгС \cdot л^{-1})}$	0.067 ± 0.008^{а} / 2.594 ± 0.199^{а}	0.033 ± 0.006^{б} / 0.857 ± 0.410^{б}	0.043 ± 0.002^{аб} / 1.603 ± 0346^{аб}	8.62 / 6.96	0.02 / 0.03
П $ЭПК_{crust}$/П $ЭПК_{phyto}$	%	0.103 ± 0.013 / 1.442 ± 0.244	0.218 ± 0.017 / 2.436 ± 1.538	0.542 ± 0.419 / 3.567 ± 2.173	1.22 / 0.47	0.36 / 0.64
П $ДГК_{crust}$/П $ДГК_{phyto}$	%	0.068 ± 0.006^{а} / 0.953 ± 0.129	0.474 ± 0.076^{аб} / 4.766 ± 2.607	2.007 ± 0.988^{б} / 12.664 ± 4.973	11.02 / 3.39	0.01 / 0.10
П $ЖК_{crust}$/ П $ЖК_{phyto}$	%	0.092 ± 0.023 / 1.263 ± 0.275	0.076 ± 0.017 / 1.022 ± 0.721	0.210 ± 0.159 / 1.484 ± 0.765	0.70 / 0.14	0.53 / 0.88

Примечание. П $ЭПК_{phyto}$, П $ДГК_{phyto}$, П $ЖК_{phyto}$, П $ЭПК_{crust}$, П $ДГК_{crust}$, П $ЖК_{crust}$ – продукция ПНЖК и ЖК в фитопланктоне и зоопланктоне соответственно. Разными надстрочными буквами в верхнем индексе обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (t-тест Стьюдента).

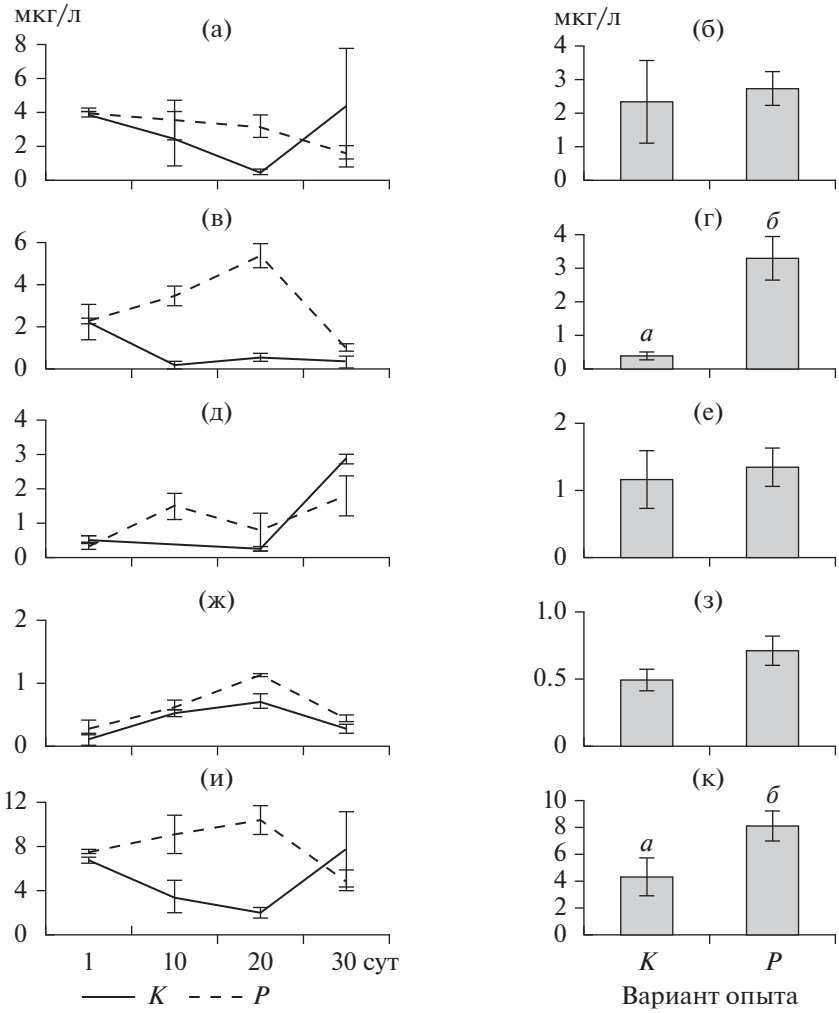

Рис. 1. Динамика хлорофилла зеленых (а), диатомовых (в) и криптофитовых (д) водорослей, цианобактерий (ж) и общего хлорофилла (и), (±*SE*), и сравнение средних между вариантами опыта (б, г, е, з, к). Здесь и на рис. 2–6 *K* – контроль без рыб, *P* – вариант с рыбами. Литерами (*а*, *б*) здесь и на рис. 4, 5 обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (*t*-тест Стьюдента).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Концентрация общего хлорофилла и хлорофилла диатомовых водорослей была достоверно выше в варианте с рыбами по сравнению с контролем ($t = 2.8$, $p = 0.01$; $t = 4.4$, $p < 0.01$ соответственно) (рис. 1). В начале эксперимента в мезокосмах доминировали динофитовые *Peridinium cinctum* (O.F. Müller) Ehrenberg и золотистые водоросли *Dinobryon bavaricum* Imhof и *Chrysidalis peritaphrena* J. Schiller (рис. 2). На 10-е сут эксперимента в обоих вариантах опыта помимо золотистых и динофитовых водорослей обильно развивались диатомовые *Fragilaria* sp. На 20-е и 30-е сут в обоих вариантах стали преобладать зеленые (*Oedogonium* sp., *Mougeotia* sp.) и диатомовые водоросли (*Ulnaria acus* (Kützing) Aboal, *Fragilaria crotonensis* Kitton, *Cyclotella* sp.). Достоверных различий в биомассе отдельных таксономических групп фитопланктона между контролем и вариантом с рыбами не обнаружено (*t*-тест, $p > 0.05$). В обоих вариантах наблюдался сдвиг структуры фитопланктона от золотистых и динофитовых водорослей в сторону зеленых и диатомовых водорослей в процессе эксперимента. Биомасса каждой из трех размерных фракций не различалась между вариантом с рыбами и контролем (*t*-тест, $p > 0.05$). В обоих вариантах опыта преобладала размерная группа фитопланктона >60 мкм, в конце эксперимента группа 30–60 мкм отсутствовала (рис. 3).

Биомасса ветвистоусых ракообразных была достоверно выше в контроле, чем в варианте с рыбами ($t = 3.3$, $p < 0.01$) (рис. 4). Статистически значимых различий в средней биомассе веслоногих ракообразных между вариантами опыта не найдено ($p > 0.05$).

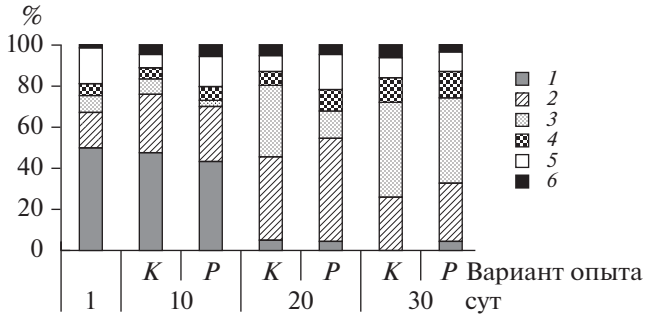

Рис. 2. Соотношение биомасс таксономических групп фитопланктона (%). *1* – золотистые, *2* – диатомовые, *3* – зеленые, *4* – криптофитовые, *5* – динофитовые, *6* – другие (цианобактерии, эвгленовые, желто-зеленые) водоросли.

Рыбы не влияли на величину ПП ($p > 0.05$) (рис. 5). ВП была значимо ниже в варианте с рыбами, чем в контроле ($t = 3.2$, $p = 0.01$). Как результат этого, углерод передавался от фитопланктона к ракообразным в варианте с рыбами менее эффективно, чем в контроле и эффективность его передачи в среднем на единицу объема достигала 4 и 14% соответственно ($t = 2.6$, $p = 0.02$).

В варианте с рыбами отношение продукции ракообразных к биомассе повышалось относительно контроля ($U = 18$, $p = 0.05$) (рис. 6). Эффективность передачи углерода от фитопланктона к ракообразным на единицу биомассы достоверно не различалась между вариантами и составляла в среднем в контроле и в присутствии рыб 27 и 35% соответственно.

Скорости аккумуляции азота и фосфора в сестоне и ракообразных были сходными в обоих вариантах опыта (табл. 1). Соответственно эффективности передачи азота и фосфора от фитопланктона к планктонным ракообразным не различались между вариантами, как в единице объема воды, так и на единицу биомассы. Эффективность передачи азота на единицу объема в среднем составляла 4 и 5%, эффективность его переноса на единицу биомассы – 48 и 31% в контроле и в варианте с рыбами соответственно. Эффективность передачи фосфора была выше – 9 и 17% на единицу объема, и 68 и 114% на единицу биомассы в контроле и в присутствии рыб соответственно. Таким образом, фосфор на единицу биомассы передавался от фитопланктона к планктонным ракообразным с большей эффективностью, чем углерод.

Биологически ценные ПНЖК и ЖК от фитопланктона к планктонным ракообразным передавались менее эффективно, чем углерод, азот и фосфор (табл. 2). Эффективность переноса ЭПК на единицу объема была <1%, а на единицу био-

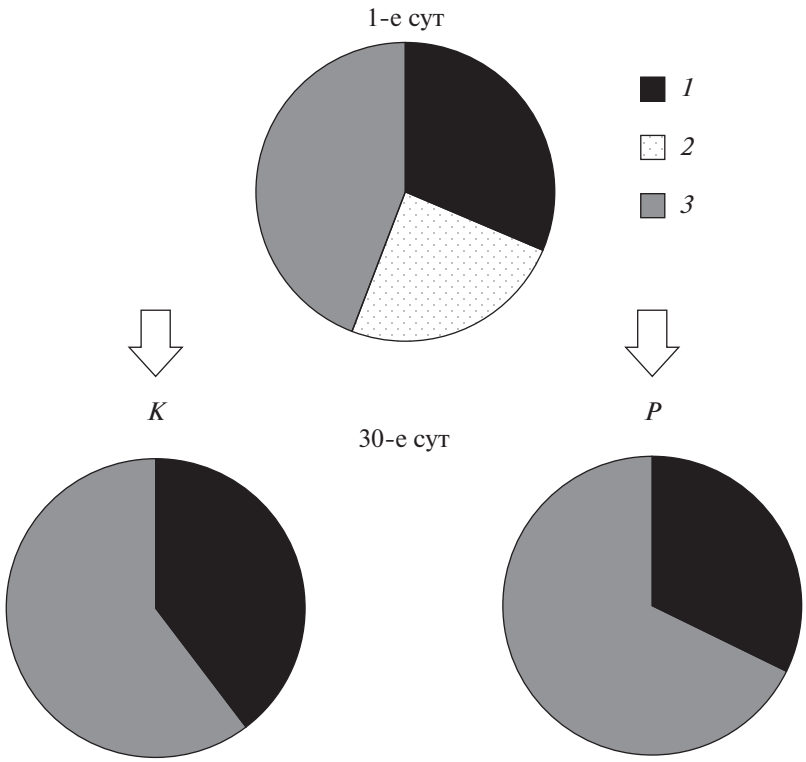

Рис. 3. Соотношение биомасс размерных групп фитопланктона (%) в эксперименте. *1* – <30 мкм, *2* – 30–60 мкм, *3* – >60 мкм.

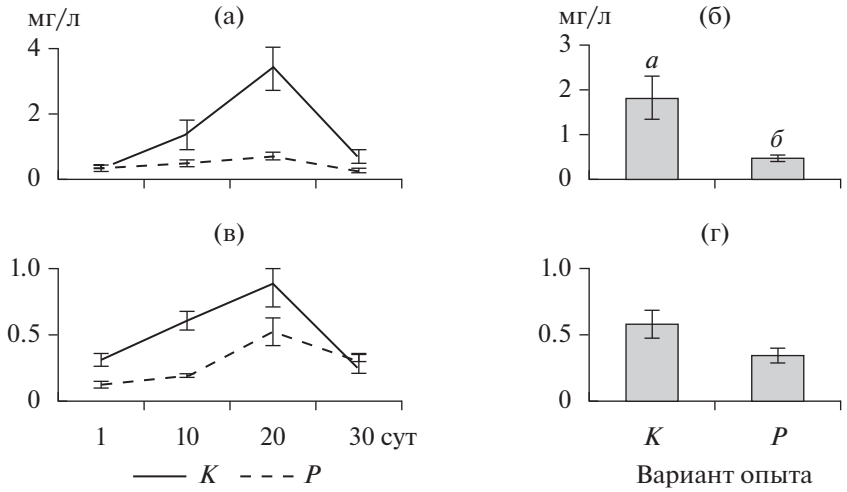

Рис. 4. Динамика биомассы ветвистоусых (а) и веслоногих (в) ракообразных и сравнение средних между вариантами опыта (б, г), (±*SE*).

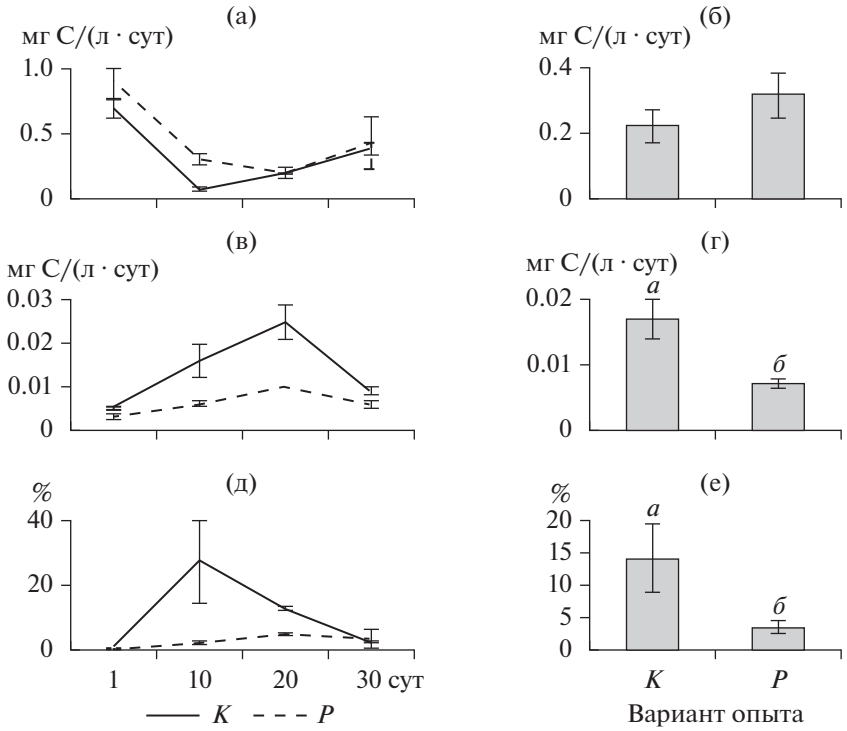

Рис. 5. Динамика ПП (а), ВП (в), соотношения ВП и ПП (д) и сравнение средних величин этих показателей между вариантами опыта (б, г, е), (±*SE*).

массы 2–3%. Эффективность переноса ДГК составляла 1–2% на единицу объема и 5–12% на единицу биомассы, а ЖК – <1% и немного >1% соответственно. Разницы между эффективностью переноса в контроле и варианте с рыбами не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фитопланктон продуцирует не только органический углерод, но и биологически ценные полиненасыщенные жирные кислоты, к которым относятся ЭПК и ДГК. Производятся эти ценные

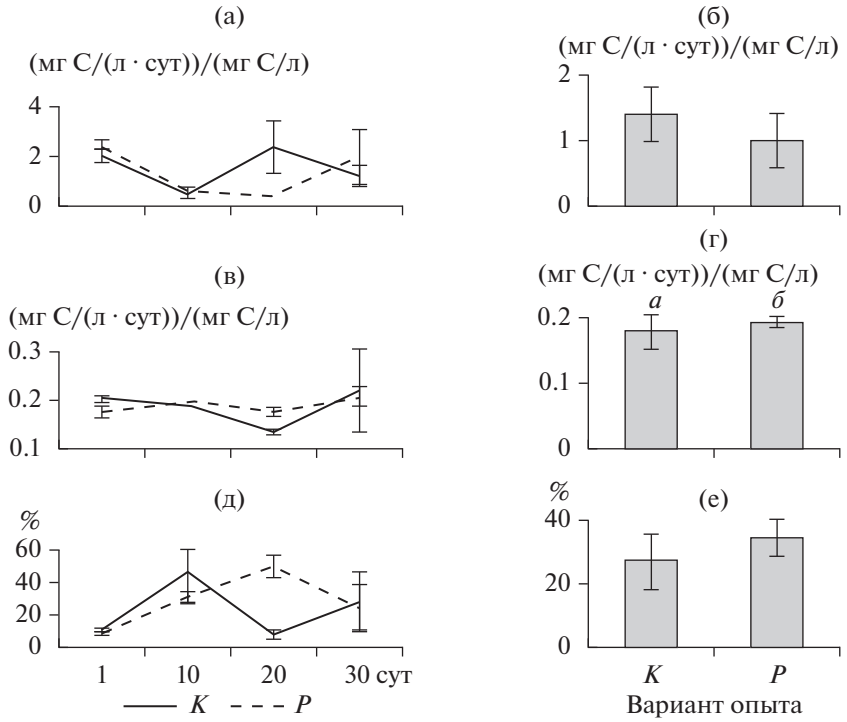

Рис. 6. Динамика отношения ПП к $Б_{phyto}$ (а), ВП к $Б_{crust}$ (в), эффективности передачи углерода от фитопланктона к ракообразным (д) и сравнение средних этих показателей между вариантами опыта (б, г, е), (±*SE*). Литерами (*а*, *б*) обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (*U*-тест Манна–Уитни).

молекулы, главным образом, определенными видами микроводорослей и далее по трофическим цепям транспортируются от продуцентов к консументам, вплоть до человека (Uttaro, 2006; Lands, 2009). Фитопланктон также является источником фосфора и азота для вышестоящих звеньев трофической сети, но не продуцирует их, а переводит неорганические биогенные вещества, растворенные в воде, в органические формы, усваиваемые животными. Чем эффективнее происходит перенос вещества от фитопланктона к зоопланктону, тем выше качество зоопланктона для вышестоящих трофических уровней.

Эффективность переноса углерода в варианте с рыбами не превышала 4%, тогда как в контроле этот параметр достигал 14%. Это связано с тем, что ветвистоусых ракообразных было больше в контроле, чем в варианте с рыбами. Различий в биомассе веслоногих ракообразных между вариантами опыта не наблюдалось. Концентрации ПНЖК, фосфора и азота в единице объема не различались между контролем и вариантом с рыбами, несмотря на менее эффективный перенос общего органического углерода в присутствии рыб, чем в контроле. Следовательно, эффективность переноса этих веществ не связана тесно с переносом углерода.

Полученные нами данные показывают, что разные вещества передавались с разной эффективностью. Эффективность переноса фосфора от фитопланктона к зоопланктону была выше, чем у других веществ и варьировала в диапазоне 9–17%, эффективность передачи азота составляла 4–5%, ПНЖК – ~2%, общих ЖК – <1%.

Эффективность переноса углерода и биологически ценных веществ в единице объема воды в наших экспериментах зависела не только от способности планктонных ракообразных эффективно преобразовывать потребленные вещества в биомассу, но и от количества фитопланктона и ракообразных, содержащихся в единице объема. Эффективность преобразования потребленного вещества в биомассу – это отношение продукции к биомассе (П/Б коэффициент). П/Б коэффициент рассматривается как основа продукционного потенциала и позволяет сравнивать между собой сообщества с разной численностью (Винберг, 1968; Ikeda et al., 2002). Эффективность передачи углерода от фитопланктона к планктонным ракообразным на единицу биомассы достигала в контроле и варианте с рыбами 27 и 35% соответственно, и достоверно не различалась между вариантами опыта. Эффективнее других жирных кислот в опыте передавалась ДГК (в среднем 4–12%), ЭПК передавалась с эффективностью 2–3%, общие ЖК – 1%. Фосфор и азот переносились с большей эффективностью – 68–113% и 31–48% соответственно. Таким образом, доли азота и фосфора, включавши-

еся во вторичную продукцию, относительно их содержания в первичной продукции, были выше, чем эффективность передачи углерода, а доли передачи ЖК, включая ПНЖК, наоборот, ниже.

Результаты работы согласуются с данными других исследователей. Например, Худсон и др. (Hudson et al., 1999) отметил, что зоопланктон представляет собой важный источник биогенных элементов. Карпович и др. (Karpowicz et al., 2019) экспериментально подтвердили, что зоопланктон аккумулирует фосфор, содержание которого может быть выше, чем в фитопланктоне. Ранее нами экспериментально показано, что в мезотрофных условиях содержание фосфора в планктонных ракообразных превышало таковое в сестоне в среднем в 3–4 раза, однако содержание ПНЖК и ЖК в ракообразных, наоборот, было значительно ниже, чем в сестоне (Feniova et al., 2019). Таким образом, одни вещества могут аккумулироваться в биомассе, другие или расходоваться в процессе метаболизма, или меньше поглощаться из-за того, что их содержание ниже в потребляемой фракции фитопланктона (<30, 30–60 мкм) относительно непотребляемой (>100 мкм).

Общие короткоцепочечные насыщенные ЖК передавались с меньшей эффективностью, чем ПНЖК. Такой же результат получен М.И. Гладышевым и др. (Gladyshev et al., 2011). Это вызвано тем, что для поддержания высокого содержания n-3 ПНЖК дафнии преимущественно используют другие ЖК как энергетический ресурс и активно их катализируют (Brett et al., 2006). Мы ожидали эффективность переноса незаменимых ПНЖК в нашем эксперименте, превышающую таковую у углерода, однако эффективность переноса ПНЖК от фитопланктона к ракообразным была ниже. Это связано с тем, что в эксперименте преобладали крупные диатомовые и зеленые водоросли, которые по размерам превышали спектр потребляемых частиц. Кроме того, синтезировать ЭПК и ДГК в значительных количествах способны только некоторые группы микроводорослей, например, диатомовые, криптофитовые и динофитовые (Cohen et al., 1995; Harwood, 1996; Heinz, 1993; Tocher et al., 1988). Несмотря на то, что эксперимент длился только 30 сут, сообщество фитопланктона в мезокосмах постепенно трансформировалось в перифитонное, в результате в его составе большую долю составляли зеленые водоросли-обрастатели, которые, безусловно, ухудшали его качество как пищевого ресурса.

Итак, эффективность передачи ПНЖК может меняться в зависимости от состава фитопланктона и быть как выше (Gladyshev et al., 2011), так и ниже эффективности передачи углерода (как в наших экспериментах). От этого зависит качество зоопланктона как ресурса для вышестоящих трофических уровней. ЖК, включая ПНЖК, передавались менее эффективно, чем углерод. Напротив, аккумуляция биогенных элементов, особенно фосфора была более эффективной по сравнению с углеродом. Это свидетельствует о способности планктонных ракообразных выполнять роль резервуара для накопления биогенных элементов, выступая в трофической цепи важным источником биогенных элементов для вышестоящих трофических уровней. Рыбы значительно снижали эффективность переноса углерода от фитопланктона к ракообразным в единице объема, но не влияли на перенос веществ на единицу биомассы, т.е. качество планктонных ракообразных в мезотрофных условиях в присутствии рыб не менялось. Поскольку эффективность передачи биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону определяет функционирование всей трофической цепи, то следует искать способы ее повышения.

Выводы. Рыбы снижали перенос углерода от фитопланктона к ракообразным в единице объема воды, эффективность переноса других биологически ценных веществ не уменьшалась по сравнению с контролем. Эффективнее углерода передавался фосфор, что связано с его способностью накапливаться в тканях ракообразных. ЖК, включая ПНЖК, передавались менее эффективно, чем углерод, поскольку пищевые ресурсы на >50% были представлены несъедобными колониальными формами. Эффективнее других ЖК передавалась ДГК, далее следовала ЭПК и с наименьшей эффективностью общие ЖК. Это, вероятно, связано с тем, что общие короткоцепочечные насыщенные ЖК используются, главным образом, как поставщик энергии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор биологического материала и экспериментальные наблюдения проведены при поддержке Национального центра науки Польши (UMO-506 2016/21/B/NZ8/00434).

Обработка проб фитопланктона осуществлялась при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований 18-54-00002 Бел_а, обработка проб зоопланктона и их анализ – Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (БРФФИ №Б18Р-004), статистическая обработка и анализ данных – в рамках государственного задания АААА-А18-118012690096-1, интерпретация полученных результатов, обзор литературы и подготовка материалов для публикации – Российского научного фонда (проект № 16-14-10323).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винберг Г.Г. 1968. Методы определения продукции пресноводных животных. Минск: Вышэйшая школа.

Кузьмин Г.В. 1975. Фитопланктон // Методика изучения биогеоценоза внутренних водоемов. Москва: Наука. С. 73.

Alimov A.F. 1989. An introduction to production hydrobiology. Leningrad: Gidrometeoizdat.

Błędzki L.A., Rybak J.I. 2016. Freshwater crustacean zooplankton of Europe. Springer: Basel, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29871

Brett M.T., Muller-Navarra D.C., Ballantyne A.P et al. 2006. Daphnia fatty acid composition reflects that of their diet // Limnol., Oceanogr. V. 51. P. 2428.

Cohen Z., Norman H.A., Heimer Y.M. 1995. Microalgae as a source of n-3 fatty acids // Plants in human nutrition. World review of nutrition and dietetics. Basel: Karger. V. 77. P. 1.

Feniova I., Sakharova E., Karpowicz M. et al. 2019. Direct and Indirect Impacts of Fish on Crustacean Zooplankton in Experimental Mesocosms // Water. V. 11(10). https://doi.org/10.3390/w11102090

Gaevsky N.A., Kolmakov V.I., Anishchenko O.V., Gorbaneva T.B. 2005. Using DCMU – fluorescence method for identification of dominating phytoplankton groups // J. Appl. Phycol. V. 17. P. 483.

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Kolmakova A.A. et al. 2007. Seasonal correlations of elemental and v-3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // Aquat. Ecol. V. 41. P. 9. https://doi.org/10.1007/s10452-006-9040-8

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Anishchenko O.V. et al. 2011. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir // Oecologia. V. 165. P. 5211. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1843-6

Gliwicz Z.M., Ghilarov A., Pijanowska J. 1981. Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata* Sars // Hydrobiologia. V. 80. P. 205. https://doi.org/10.1007/BF00018359

Gulati R., DeMott W. 1997. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state- of- the- art, perspectives and priorities // Freshwater Biol. V. 38. P. 753–768.

Harwood J.L. 1996. Recent advances in the biosynthesis of plant fatty acids // Biochimica et Biophysica Acta. V. 1301. P. 7.

Heinz E. 1993. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids // Lipid Metabolism in Plants. Boca Raton: CRC Press. P. 34.

Hudson J.J., Taylor W.D., Schindler D.W. 1999. Planktonic nutrient regeneration and cycling efficiency in temperate lakes // Nature. V. 400. P. 659. https://doi.org/10.1038/23240

Ikeda T., Hirakawa K., Shiga N. 2002. Production, metabolism and production/biomass (P/B) ratio of *Metridia pacifica* (Crustacea; Copepoda) in Toyama Bay, southern Japan Sea // Plankton Biol. Ecol. V. 49. № 2. P. 58.

Kalachova G.S., Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. 2011. Water moss as a food item of the zoobenthos in the Yenisei River // Cent. Eur. J. Biol. V. 6. P. 236. https://doi.org/10.2478/s11535-010-0115-0

Karpowicz M., Feniova I., Gladyshev M.I. et al. 2019. The stoichiometric ratios (C:N:P) in a pelagic food web under experimental conditions // Limnologica. V. 77. P. 125690. https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125690

Kolmakov V.I. 2014. Role of *Microcystis aeruginosa* passing through the digestive tracts of filter-feeding animals in eutrophic water reservoirs (review) // Contemporary Problems of Ecology. V. 7. P. 455. https://doi.org/10.1134/S1995425514040052

Kolmakov V.I., Gladyshev M.I. 2003. Growth and potential photosynthesis of cyanobacteria are stimulated by viable gut passage in crucian carp // Aquat. Ecol. V. 37. P. 237.

Kolmakov V.I., Anishchenko O.V., Ivanova E.A. et al. 2008. Estimation of periphytic microalgae gross primary production with DCMU-fluorescence method in Yenisei River (Siberia, Russia) // Journal of Applied Phycology. V. 20. P. 289–297. https://doi.org/10.1007/s10811-007-9246-8

Lacroix G. 1999. Biomass and production of plankton in shallow and deep lakes: are there general patterns? // Annales de Limnologie. V. 35. № 2. P. 111.

Lands W.E.M. 2009. Human life: Caught in the food web // Lipids in aquatic ecosystems. New York: Springer. P. 327.

Lindeman R.L. 1942. The trophic–dynamic aspect of ecology // Ecology. V. 23. P. 399.

Mikheeva T.M. 1989. Methods of quantitative estimates of nanophytoplankton (review) // Hydrobiol. J. V. 25. P. 3.

Müller-Navarra D. C. 1995. Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature // Archiv für Hydrobiologie V. 132. P. 297–307.

Murphy J., Riley J.P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters // Analytica Chimica Acta. V. 27. P. 31.

Pauly D., Christensen V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries // Nature. V. 374. P. 255.

Schoo K.L., Malzahn A.M., Krause E., Boersma M. 2013. Increased carbon dioxide availability alters phytoplankton stoichiometry and affects carbon cycling and growth of a marine planktonic herbivore // Mar. Biol. V. 160. P. 2145. https://doi.org/10.1007/s00227-012-2121-4

Schulz M., Koschel R., Reese C., Mehner T. 2004. Pelagic trophic transfer efficiency in an oligotrophic, dimictic deep lake (Lake Stechlin, Germany) and its relation to fisheries yield // Limnologica. V. 34. P. 264.

Semenchenko V.P., Razlutskij V.I., Feniova I.Yu., Aibulatov D.N. 2007. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. V. 579. № 1. P. 219. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0411-x

Slobodkin L.B. 1972. On the inconstancy of ecological efficiency and the form of ecological theories // Growth by Intussusception: Ecological essays in Honor of G. Evelyn Hutchinson. Hamden, CT: Archon Books.

Sommer U., Sommer F. 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton // Oecologia. V. 147. P. 183. https://doi.org/10.1007/s00442-005-0320-0

Sterner R.W., Hessen D.O. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores // Annual Rev. Ecol. Syst. V. 25. P. 1.

Stockwell J.D., Johannsson O.E. 1997. Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes // Can. J. Fish Aquat. Sci. № 54. P. 2350. https://doi.org/10.1139/f97-141

Tocher D.R., Sargent J.R., Frerichs G.N. 1988. The fatty acid compositions of established fish cell lines after longterm culture in mammalian sera // Fish Physiol. Biochem. V. 5. P. 219.

Uttaro A.D. 2006. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in lower eukaryotes // IUBMB Life. V. 58. P. 563. https://doi.org/10.1080/15216540600920899

Vinberg G.G., Lavrenteva G.M. 1982. Guidelines for the collection and processing of materials for hydrobiological studies in freshwater bodies // Phytoplankton and its products. Leningrad: Gosniorkh. USSR. P. 1.

Yacobi Y.Z., Zohary T. 2010. Carbon: chlorophyll a ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton // Hydrobiologia. V. 639. P. 185. https://doi.org/10.1007/s10750-009-0023-3

Efficiency of Essential Substances' Transfer from Phytoplankton to Zooplankton under Mesotrophic Conditions

I. Yu. Feniova[1, *], E. G. Sakharova[2], Zh. F. Buseva[3], M. I. Gladyshev[4, 5], N. N. Sushchik[4, 5], Z. I. Gorelysheva[3], M. Karpowicz[6], and V. P. Semenchenko[3]

[1]*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[2]*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia*

[3]*The Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

[4]*Institute of Biophysics of Federal Research Centre, Krasnoyarsk Science Centre of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia*

[5]*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia*

[6]*Department of Hydrobiology, Institute of Biology, University of Białystok, Białystok, Poland*

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

The transfer efficiency of essential substances (carbon, phosphorus, nitrogen, fatty acids (FA), including polyunsaturated fatty acids (PUFAs) from phytoplankton to zooplankton in mesotrophic mesocosms, where we manipulated fish presence, was assessed. The experiments were conducted in 300 L mesocosms. We have found that transfer efficiencies from producers to consumers are different in different substances. FA, including PUFAs, were transferred less efficiently than carbon. In contrast, the efficiency of nutrients' transfer, especially phosphorus, was higher than that of carbon. This evidences that zooplankton can accumulate nutrients, which increases its quality as a resource for higher trophic levels. Fish significantly reduced the efficiency of carbon transfer from phytoplankton to zooplankton per unit of water volume but did not affect the transfer of substances per unit of biomass. Thus, the quality of zooplankton as a food resource for higher trophic levels did not decrease in the presence of fish, despite the decline of the efficiency of essential substances' transfer per unit of volume under their influence. Since the efficiency of essential substances transfer from phytoplankton to zooplankton determines the functioning of the entire trophic chain, we should seek the ways to increase it.

Keywords: primary and secondary production, carbon, nitrogen, phosphorus, phyto- and zooplankton, fish, mesotrophic conditions, efficiency of substances transfer, mesocosms

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 47–54

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.2.5

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЧЕШУИ БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА *Thymallus baicalensis* В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕННОГО ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА

© 2021 г. И. В. Зуев[a, *], П. Ю. Андрущенко[a, b], С. М. Чупров[a], Т. А. Зотина[a, b]

[a] *Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия*

[b] *Институт биофизики, Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, Россия*

**e-mail: zuev.sfu@gmail.com*

Поступила в редакцию 05.07.2019 г.
После доработки 23.09.2019 г.
Принята к публикации 15.05.2020 г.

Исследовано количество склеритов в годовых кольцах чешуи хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 из незамерзающего в зимнее время участка р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, сравнительно с популяциями вида из крупных притоков р. Енисей (Амыл, Кан, Нижняя Тунгуска, Большая Хета). Выявлено, что обитающий в р. Енисей хариус имеет большее (в 1.5–2.0 раза, $p < 0.01$) количество склеритов во втором, третьем и четвертом годовых кольцах чешуи, чем рыбы из притоков, что соответствует более высокой скорости роста енисейской популяции хариуса. Высказано предположение о переходе хариусов, населяющих русло р. Енисей в нижнем бьефе ГЭС к оседлому образу жизни.

Ключевые слова: число склеритов, температура воды, скорость роста, миграции

DOI: 10.31857/S0320965220060212

ВВЕДЕНИЕ

Зарегулирование водного стока гидротехническими сооружениями (прежде всего плотинами ГЭС) – одна из наиболее существенных форм воздействия на речные экосистемы (Nilsson et al., 2005). При очевидной трансформации водного объекта выше плотины, не менее масштабные процессы, вызванные изменением гидрологического режима, происходят и в нижнем бьефе (Gillespie et al., 2015; McCartney et al., 2001; Poff, Zimmerman, 2010).

Изменение гидрологического режима обычно приводит к негативному влиянию на демографические показатели и видовое разнообразие рыб (Poff, Zimmerman, 2010). Однако для рыб, обитающих в нижнем бьефе, данные показатели менее предсказуемы и зависят от вида рыб и конкретных характеристик стока (Freedman et al., 2014; Taylor et al., 2014). Во многом это относится к лососеобразным, популяционные ареалы которых могут включать помимо водотока с измененным гидрологическим режимом и его придаточную сеть.

Создание плотины Красноярской ГЭС привело к существенной перестройке экосистемы р. Енисей в ее нижнем бьефе. На фоне сглаживания сезонных объемов стока и изменения его температурных параметров произошло значительное увеличение биомассы зообентоса (Андрианова, 2013). Вероятным следствием этого стало увеличение скорости роста местного хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 (Шадрин, 2006; Шадрин, Иванова, 2012), ставшего основным объектом любительского рыболовства на незамерзающем в зимнее время участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС (Гадинов, Долгих, 2008).

Оценка скорости роста рыб основана на соотнесении линейных размеров особи с ее фактическим возрастом, определенным, как правило, по регистрирующей структуре (чешуе, отолитам и др.). Однако, в процессе формирования регистрирующие структуры накапливают в себе значительно больше информации, отражающей особенности жизненного цикла организма. Извлечение данной информации возможно при детальном исследовании морфологии и химического состава костных элементов и отолитов рыб (Francis, 1990; Campana, 1999; Cadrin, 2000; Elsdon et al., 2008). В рамках данной работы проверялась гипотеза о том, что рост хариуса в водотоке с измененным

Сокращения: *N*s – число склеритов в законченных годовых кольцах чешуи; *TL* – абсолютная длина тела; *W* – масса тела.

Рис. 1. Бассейн р. Енисей. ● – места отлова хариуса в р. Енисей и его притоках: 1 – р. Енисей (с. Овсянка), 2 – р. Енисей (с. Хлоптуново), 3 – р. Амыл, 4 – р. Кан, 5 – р. Нижняя Тунгуска, 6 – р. Большая Хета, ГЭС – плотина Красноярской гидроэлектростанции.

гидрологическим режимом приводит к формированию уникального строения чешуи. В качестве критерия уникальности использовали число склеритов в сформированных годовых кольцах.

Цель исследования – поиск отличий в строении чешуи хариуса, обитающего на участке р. Енисей с измененным гидрологическим режимом, и в притоках р. Енисей с естественным гидрологическим режимом, находящихся в разных широтных зонах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выборка хариуса из р. Енисей собрана в 2007–2018 гг. на двух участках его среднего течения – вблизи с. Хлоптуново (412 экз.) и с. Овсянка (65 экз.) (рис. 1). Оба участка находятся на незамерзающем в зимнее время отрезке нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Отлов рыб проводили жаберными сетями с размером ячеи 25–40 мм. У рыб измеряли *TL* (мм) и *W* (г). В работе использованы архивные материалы кафедры водных и наземных экосистем Сибирского федерального университета (г. Красноярск) в виде чешуи и результатов биологического анализа хариусов, отловленных в крупных притоках р. Енисей (рис. 1, табл. 1): р. Амыл, правом притоке второго порядка верхнего течения р. Енисей; р. Кан, правом притоке среднего течения р. Енисей; р. Нижняя Тунгуска, правом притоке нижнего течения р. Енисей; р. Большая Хета, левом притоке нижнего течения р. Енисей. В каждой из перечисленных выборок проанализировано ~50 экз. рыб (табл. 1).

Хариусы из среднего течения р. Енисей, а также из рек Амыл, Кан, Нижняя Тунгуска отнесены к виду *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874, согласно современным представлениям о разнообразии хариусов бассейна р. Енисей (Weiss et al., 2007; Knizhin, Weiss, 2009, Книжин, 2011). К данному виду (а не к *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)), вероятно, можно отнести и рыб из р. Большая Хета. Следует отметить, что ранее в опубликованных нами материалах (Зуев и др., 2011, 2017; Иванова и др., 2015; Zotina et al., 2019; Zuev et al., 2019) для обозначения хариусов из среднего течения р. Енисей использовали видовое название *Thymallus arcticus*.

В качестве потенциального маркера, позволяющего идентифицировать рыб с разной траекторией роста, использовали *N*s. Поскольку основу уловов хариуса на исследованном участке составляют особи мелких и средних размеров, мы анализировали годовые кольца только 1–4 годов. Чешую изымали под спинным плавником рыб в первом–третьем рядах над боковой линией. Далее ее обрабатывали 10%-ным раствором аммиака, очищали и окрашивали в щелочном (2%-ном KOH) растворе ализарина красного. Все препараты просматривал один оператор. Склериты считали под стереомикроскопом в секторе между краниальным и дорсальным полем чешуи (Дгебуадзе, Чернова, 2009). В дальнейших расчетах использовали среднюю величину *N*s, полученную при просмотре трех-пяти недеформированных чешуй от одной рыбы; различия между чешуями одной рыбы не превышали двух склеритов. Для нивелирования эффекта, связанного с разным сезоном отбора проб, подсчет склеритов проводили только в законченных годовых кольцах, латеральнее которых было сформировано ≤2–3 новых склеритов.

Таблица 1. Характеристика проб хариуса, использованных для анализа

Номер точки отлова	Река	Координаты точки отлова, с.ш., в.д.	Период отлова	Число особей	*TL*, см	*W*, г
1	Енисей	55°57′55.9″, 92°34′17.0″	2007–2018, в течение года	412	132–375	23–413
2	То же	56°27′58.2″, 93°40′16.8″	2010–2012, в течение года	65	195–300	61–293
3	Амыл	53°20′58.5″, 93°16′13.0″	2003, сентябрь	50	172–370	36–466
4	Кан	55°44′43.0″, 95°42′15.4″	1990, сентябрь	52	110–311	12–310
5	Нижняя Тунгуска	64°01′53.5″, 95°33′44.3″	2008, август	50	112–402	10–640
6	Большая Хета	67°41′41.4″, 83°49′28.1″	2005, сентябрь 2006, июль, август	51	152–428	48–750

Поскольку бóльшая часть исследованных выборок имела тип распределения, отличающийся от нормального (по тесту Шапиро–Уилка), при сравнении средних величин *N*s использовали непараметрический критерий Краскела–Уоллиса (H). Последующий *post-hoc* анализ проводили с помощью *U*-критерия Манна–Уитни. Соответствие *N*s в смежных годовых кольцах оценивали через ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Все статистические расчеты выполняли в программе PAST 4.02 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В первых четырех годовых кольцах хариуса из среднего течения р. Енисей *N*s варьировало в больших пределах. Диапазон колебаний *N*s в первом кольце был 6–13 склеритов (в среднем (арифметическое среднее $M \pm SD$) – 8.1 ± 1.4), во втором – 12–22 (17.6 ± 1.1), в третьем – 12–20 (14.9 ± 1.4), в четвертом – 8–15 (11.3±1.8) (рис. 2а). Различия по исследованному показателю наблюдались между всеми парами годовых колец (H = 885, $p < 0.01$).

Число склеритов у рыб, отловленных в районе сел Хлоптуново и Овсянка статистически не различалось ($p < 0.01$). При дальнейшем анализе эти данные использовались как смешанная выборка. Распределение *N*s в полученной выборке соответствовало нормальному типу только для четвертого годового кольца (рис. 2б). Для колец первого и третьего года была характерна левосторонняя асимметрия; для кольца второго года – повышенная плотность в районе средних значений (коэффициент эксцесса равен 2.7).

Между *N*s в первом–втором и втором–третьем кольцах выявлена слабая положительная связь ($r_{s(1-2)} = 0.30$, $p < 0.01$, $n = 435$; $r_{s(2-3)} = 0.22$, $p < 0.01$, $n = 146$). Более сильно коррелировали между собой зоны третьего и четвертого года, однако объем выборки для этих лет был небольшим ($r_{s(3-4)} = 0.60$, $p = 0.03$, $n = 13$).

Статистически значимые различия ($p < 0.01$) в *N*s у хариусов из разных водотоков бассейна р. Енисей обнаружены для всех законченных годовых колец (табл. 2). В первом годовом кольце различия между средними величинами были в один–два склерита. В остальных случаях (во втором–четвертом кольцах) выделялась выборка из р. Енисей, где *N*s превосходило аналогичный показатель рыб из других водотоков в 1.5–2 раза.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования свидетельствуют о существенных различиях в строении чешуи байкальского хариуса, обитающего на незамерзающем участке р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, в сравнении с популяциями этого вида из притоков. Последние гораздо больше сходны между собой по числу склеритов в годовых кольцах, чем с рыбами из нижнего бьефа Красноярской ГЭС, несмотря на обитание в достаточно большом диапазоне широт (53°–68° с.ш.).

Естественный температурный режим притоков р. Енисей предполагает наличие ледового покрова в течение 5–6 мес., а в летний период вода может прогреваться до 14–18°C (рис. 3). Напротив, на исследованном нами участке р. Енисей ледовый покров не формируется на протяжении до 80 и 300 км от плотины ГЭС в холодные и теплые зимы, соответственно (ФГУ Енисейречтранс, 2008), а в летний период температура не превышает

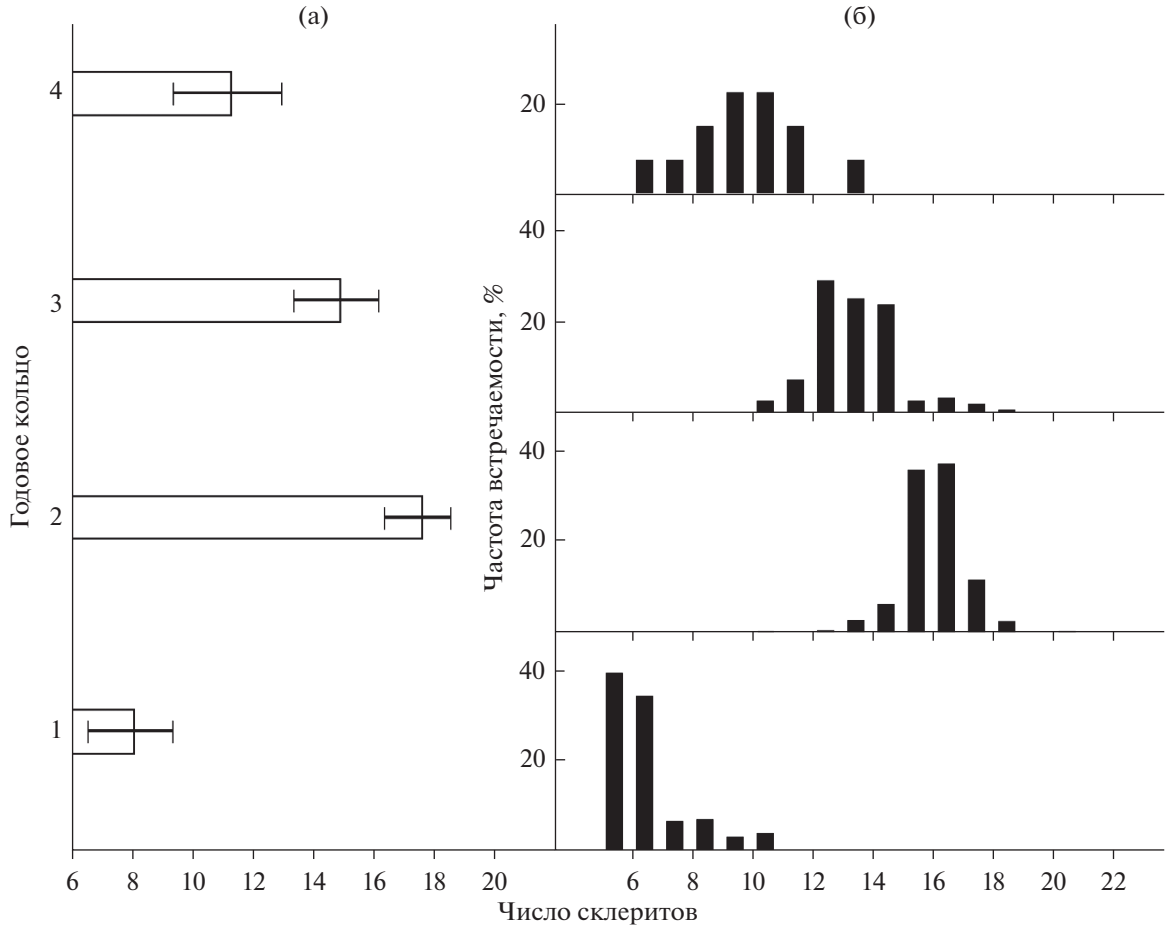

Рис. 2. Число склеритов ($M \pm SD$) (а) и частота встречаемости (%) числа склеритов (б) в первых четырех законченных годовых кольцах хариуса, отловленного на незамерзающем участке основного русла р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС.

12–13°C (рис. 3). Согласно ряду исследований, температура воды 17–18°C считается верхней границей физиологического оптимума для взрослых особей сибирского и европейского хариуса (Crisp, 1996; Liknes, Gould, 1987), а прогрев воды до верхней границы является одной из причин миграции половозрелых хариусов в притоки (Liknes, Gould, 1987). Таким образом, современный температур-

Таблица 2. Среднее число склеритов *N*s в первых четырех законченных годовых кольцах чешуи хариуса из притоков и основного русла р. Енисей

Река	Номер годового кольца от центра чешуи							
	1		2		3		4	
	$M \pm SD$	*n*	$M \pm SD$	*n*	$M \pm SD$	*n*	$M \pm SD$	*n*
Енисей	8.1 ± 1.4^{a}	477	17.6 ± 1.1^{a}	435	14.9 ± 1.4^{a}	146	11.3 ± 1.8^{a}	13
Амыл	8.2 ± 0.7^{b}	50	10.7 ± 0.8^{b}	50	9.0 ± 2.2^{b}	50	5.5 ± 1.4^{b}	38
Кан	7.8 ± 0.9^{a}	52	9.6 ± 1.3^{c}	52	8.8 ± 2.1^{b}	50	5.8 ± 1.9^{b}	39
Нижняя Тунгуска	7.5 ± 0.8^{a}	50	10.0 ± 0.9^{c}	50	9.0 ± 1.9^{b}	49	6.3 ± 2.1^{b}	38
Большая Хета	6.0 ± 0.7^{c}	51	8.7 ± 1.1^{d}	51	9.6 ± 1.5^{b}	51	9.0 ± 1.9^{c}	51
H *(p)*	137.1 (<0.01)		437.4 (<0.01)		256.0 (<0.01)		84.1 (<0.01)	

Примечание. *n* – объем выборки, шт. ($M \pm SD$) – среднее ± стандартное отклонение. Одинаковыми надстрочными индексами обозначены средние величины (по столбцам), не имеющие различий по критерию Манна–Уитни при $p < 0.05$.

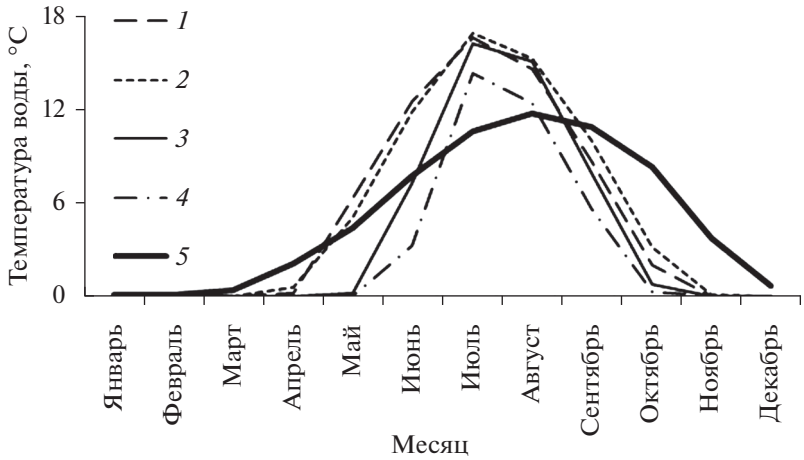

Рис 3. Сезонная динамика температуры воды на участке р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС после строительства плотины (по: Космаков, 2001) и в притоках р. Енисей (по: Шмидт, 1985): *1* – р. Кан, *2* – р. Амыл, *3* – р. Нижняя Тунгуска, *4* – р. Большая Хета, *5* – р. Енисей. Температуру воды измеряли на участках отлова рыбы.

ный режим р. Енисей в нижнем бьефе ГЭС благоприятствует нахождению здесь популяции хариуса в течение всего года.

На примере аквакультурных рыб показано, что количество склеритов, наряду с шириной краевого прироста чешуи, прямо коррелирует со скоростью их роста (Bilton, Robins, 1971; Cheung et al., 2007; Ibáñez et al., 2008). Эти данные подтверждают результаты сравнительных исследований роста хариуса в бассейне Енисея, согласно которым линейные размеры и масса рыб из нижнего бьефа Красноярской ГЭС (в возрасте от 1 до 4 лет) считаются одними из максимальных для бассейна реки в целом (Иванова и др., 2015; Шадрин, 2006). Исходя из соотношения числа склеритов в годовых кольцах (табл. 2), наиболее интенсивный рост хариуса на исследованном участке Енисея наблюдается на втором году жизни, до наступления половой зрелости. В меньшей степени данная закономерность проявляется и у рыб из притоков р. Енисей (табл. 2), а также у европейского хариуса из р. Печора (Скоринова, Зиновьев, 2015).

Хариусам, как и большинству видов лососеобразных, свойственны нерестовые миграции в придаточные водотоки (Heim et al., 2016; Hughes, Reynolds; 1994; Ibáñez et al., 2008). Вероятное наличие миграций ставит вопрос о том, насколько выявленные особенности чешуи связаны с обитанием исследованного хариуса именно в основном русле р. Енисей, а не в ее многочисленных притоках, среди которых реки Мана и Кан длиной >400 км (Шмидт, 1985) (рис. 1).

Показано, что протяженность нерестовой миграции европейского хариуса невелика (≤20 км), и он значительно уступает в мобильности лососевым (Meyer, 2001; Parkinson et al., 1999).

Напротив, протяженность обратной миграции сибирского хариуса к местам зимовки в реках Аляски составляет ≤100 км (West et al., 1992). Потенциальный обмен хариусами-мигрантами возможен между р. Енисей и его крупным притоком р. Кан. Доля особей с нетипичным (имеющим меньшее число склеритов) строением чешуи (рис. 4а) в выборках хариуса, отловленных в августе–октябре в р. Енисей вблизи устья р. Кан (рис. 1, т. 3), в среднем была 13% (неопубликованные данные). Вероятно, речь идет о рыбах, скатывающихся из реки Кан в р. Енисей. В выборке из р. Кан, отловленной на расстоянии ~300 км выше места впадения в р. Енисей (рис. 1), особи хариуса с чешуей, близкой по количеству склеритов к таковым у рыб из Енисея, не встречались.

В обзорной работе Нордкоте (Northcote, 1995) выдвинуто предположение, что на участках рек с измененным гидрологическим режимом происходит трансформация мигрирующих популяций европейского хариуса в оседлые. Можно предположить, что сходные изменения характерны и для байкальского хариуса, использующего незамерзающий участок р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в качестве нагульных и нерестовых площадей. Несмотря на то, что прямых наблюдений за размножением хариуса на участке среднего течения р. Енисей не проводили, особей, имевших гонады на преднерестовой стадии развития, отлавливали в его основном русле (Шадрин, Иванова, 2012).

Выводы. Выявлено, что относительно большое число склеритов во втором–четвертом годовых кольцах – отличительная особенность популяции хариуса, обитающей на незамерзающем участке р. Енисей, в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, по сравнению с популяциями хариуса в при-

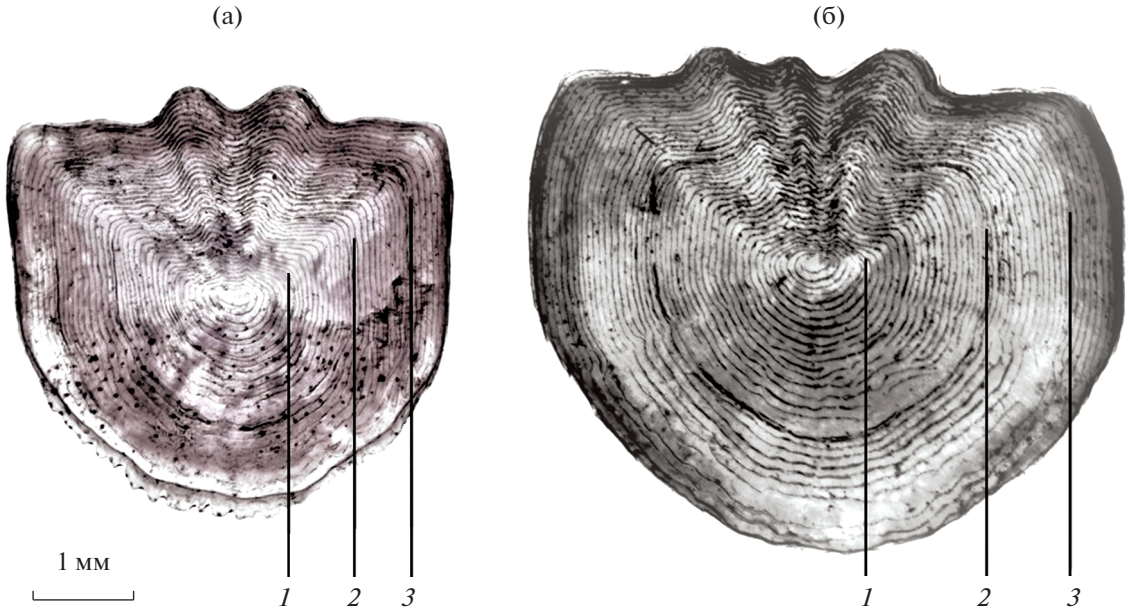

Рис. 4. Типичная чешуя предположительно мигрирующей в притоки (а) и жилой (б) особей хариуса, отловленного на незамерзающем участке основного русла р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС.

токах р. Енисей. Этот показатель может быть использован для быстрой идентификации рыб на данном участке в научных или практических целях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при частичном финансировании гранта Российского фонда фундаментальных исследований и Красноярского краевого Фонда поддержки научной и научно-технической деятельности (в 2018–2020 гг.) № 18-44-240003, и бюджетной тематикой СФУ и ИБФ СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрианова А.В. 2013. Динамика развития Енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 1(21). С. 74. https://doi.org/10.17223/19988591/21/6

Гадинов А.Н., Долгих П.М. 2008. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // Вестник Красноярского аграрного ун-та. № 3. С. 169.

Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.

Зуев И.В., Семенова Е.М., Шулепина С.П. и др. 2011. Питание хариуса *Tymallus* sp. в среднем течении р. Енисей // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. Т. 4. № 3. С. 281.

Зуев И.В., Шулепина С.П., Трофимова Е.А., Зотина Т.А. 2017. Сезонные изменения в рационе питания и относительной упитанности сибирского хариуса *Thymallus arcticus* на участке среднего течения р. Енисей // Сибир. экол. журн. Т. 24. № 3. С. 287. https://doi.org/10.15372/SEJ20170306

Иванова Е.В., Оськина Н.А., Зуев И.В. 2015. Показатели роста и плодовитости сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в среднем течении реки Енисей // Вопр. рыб-ва. Т. 16. № 1. С. 1.

Книжин И.Б. 2011. Разнообразие и таксономическая идентификация хариусов (*Thymallus*) бассейна реки Енисей // Журн. Сиб. фед. унив. Сер. Биология. Т. 4. № 3. С. 293.

Космаков И.В. 2001. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: “Кларетианум”.

Скоринова А.В., Зиновьев Е.А. 2015. К склеритометрической характеристике чешуи хариуса бассейна р. Печоры // Вестник Пермского университета. Серия Биология. № 4. С. 327.

ФГУ Енисейречтранс. 2008. Карта реки Енисей от Красноярской ГЭС до устья реки Ангара. Санкт-Петербург: “Волго-Балт”.

Шадрин Е.Н. 2006. Питание сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) // Рыб-во и рыбн. хоз-во. № 8. С. 37.

Шадрин Е.Н., Иванова Е.В. 2012. Искусственное воспроизводство хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в условиях временного рыбоводного комплекса, установленных на реках Енисей и Мана // Рыбн. хоз-во. № 5. С. 83.

Шмидт Т.С. 1985. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 1. РСФСР. Вып. 12. Бассейны Енисея (без бассейна Ангары) и Пясины. Ленинград: Гидрометеоиздат.

Bilton H.T., Robins G.L. 1971. Effects of starvation, feeding, and light period on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Board Can. V. 28. № 11. P. 1749.

Cadrin S.X. 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks // Rev. Fish Biol. Fisheries. V. 10. P. 91. https://doi.org/10.1023/A:1008939104413

Campana S.E. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications // Mar. Ecol.: Prog. Ser. V. 188. P. 263. https://doi.org/10.3354/meps188263

Cheung C.H.Y., Chaillé P.M., Randall D.J. et al. 2007. The use of scale increment as a means of indicating fish growth and growth impairment // Aquaculture. V. 266. № 1–4. P. 102. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.02.036

Crisp D.T. 1996. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects // Hydrobiologia. V. 323. P. 201. https://doi.org/10.1007/BF00007847

Elsdon T.S., Wells B.K., Campana S.E. et al. 2008. Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 46. P. 297.

Francis R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review // J. Fish Biol. V. 36. № 6. P. 883. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x

Freedman J.A., Lorson B.D., Taylor R.B. et al. 2014. River of the dammed: longitudinal changes in fish assemblages in response to dams // Hydrobiologia. V. 727. № 1. P. 19. https://doi.org/10.1007/s10750-013-1780-6

Gillespie B.R., Desmet S., Kay P. et al. 2015. A critical analysis of regulated river ecosystem responses to managed environmental flows from reservoirs // Freshwater Biol. V. 60. № 2. P. 410. https://doi.org/10.1111/fwb.12506

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. 9 p. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Heim K.C., Wipfli M.S., Whitman M.S. et al. 2016. Seasonal cues of *Arctic grayling* movement in a small Arctic stream: the importance of surface water connectivity // Environ. Biol. Fish. V. 99. № 1. P. 49. https://doi.org/10.1007/s10641-015-0453-x

Hughes N.F., Reynolds J.B. 1994. Why do Arctic Grayling (*Thymallus arcticus*) get bigger as you go upstream? // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 51. P. 2154. https://doi.org/10.1139/f94-216

Ibáñez A.L., Britton J.R., Cowx I.G. 2008. Relationship between scale growth checks, circuli formation rate and somatic growth in *Rutilus rutilus* (L.) a fish farm-reared cyprinid // J. Fish Biol. V. 72. P. 1023. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01781.x

Knizhin I.B., Weiss S.J. 2009. A new species of grayling *Thymallus svetovidovi* sp. nova (Thymallidae) from the Yenisei basin and its position in the genus *Thymallus* // J. Ichthyol. V. 49. № 1. P. 1. https://doi.org/10.1134/S0032945209010019

Liknes G.A., Gould W.R. 1987. The distribution, habitat and population characteristics of fluvial Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Montana // Northwest Sci. V. 61. № 2. P. 122. https://hdl.handle.net/2376/1748

McCartney M.P., Sullivan C., Acreman M. 2001. Ecosystem impacts of large dams. Background Pap. 2. Washington: IUCN/UNEP/WCD, United Nations Foundation.

Meyer L. 2001. Spawning migration of grayling *Thymallus thymallus* (L., 1758) in a Northern German lowland river // Archiv für Hydrobiologie. V. 152. № 1. P. 99. https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/152/2001/99

Nilsson C., Reidy C.A., Dynesius M., Revenga C. 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems // Science. V. 308. № 5720. P. 405. https://doi.org/10.1126/science.1107887

Northcote T.G. 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*) // Rev. Fish. Biol. Fisheries. V. 5. № 2. P. 141. https://doi.org/10.1007/BF00179755

Parkinson D., Philippart J., Baras E. 1999. A preliminary investigation of spawning migrations of grayling in a small stream as determined by radio-tracking // J. Fish Biol. V. 55. P. 172. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00666.x

Poff N.L., Zimmerman J.K. 2010. Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows // Freshwater Biol. V. 55. № 1. P. 194. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02272.x

Taylor J.M., Seilheimer T.S., Fisher W.L. 2014. Downstream fish assemblage response to river impoundment varies with degree of hydrologic alteration // Hydrobiologia. V. 728. № 1. P. 23. https://doi.org/10.1007/s10750-013-1797-x

Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T. 2007. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // J. Fish Biol. V. 71. P. 371. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01662.x

West R.L., Smith M.W., Barber W.E. et al. 1992. Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic national wildlife refuge, Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 121. P. 709. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0709:AMAOOA>2.3.CO;2

Zotina T.A., Trofimova E.A., Dementyev D.V. 2019. Time-dependent trends of artificial radionuclides in biota of the Yenisei River (Siberia, Russia) // J. Environ. Radioactiv. V. 208–209. P. 106028. https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.106028

Zuev I.V., Trofimova E.V., Zotina T.A. 2019. Seasonal variability of length-weight relationships of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) and Siberian dace (*Leuciscus baicalensis*) inhabiting the middle reaches of the Yenisei River, Siberia, Russia // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 19. № 10. P. 893. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_10_09

Structural Features of the Scales of Baikal Grayling *Thymallus baicalensis* under Conditions of an Altered Hydrological Regime

I. V. Zuev[1, *], P. Yu. Andrushchenko[1, 2], S. M. Chuprov[1], and T. A. Zotina[1, 2]

[1]*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia*

[2]*Institute of Biophysics, Krasnoyarsk Science Center Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia*

**e-mail: zuev.sfu@gmail.com*

The number of sclerite between annual scale rings of grayling *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 sampled in the Yenisei River, in the downstream section of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant, not covered with ice during winter, have been investigated and compared with populations of the grayling from large tributaries of the Yenisei (Amyl, Kan, Nizhnyaya Tunguska, Bolshaya Kheta). It has been shown that the Arctic grayling inhabiting the Yenisei has significantly higher (1.5–2.0 times, $p < 0.01$) numbers of sclerites in second, third, and fourth annual rings of the scales, than in the populations from the tributaries, which correspond to higher growth rate of the population of grayling in the Yenisei. An assumption is made about the transition of graylings inhabiting the Yenisei channel in the lower basin of the hydroelectric station to a sedentary lifestyle.

Keywords: growth rate, sclerite number, migration, water temperature

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 55–66

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.2/.5:57.089.2

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЭФФЕКТЫ ПРИМЕНЕНИЯ АНЕСТЕЗИРУЮЩИХ ПРЕПАРАТОВ НА КОСТИСТЫХ РЫБАХ (ОБЗОР)

© 2021 г. А. А. Солдатов[a, b, *]

[a] *Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия*

[b] *Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия*

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

Поступила в редакцию 23.01.2020 г.
После доработки 25.03.2020 г.
Принята к публикации 25.05.2020 г.

Обобщены данные о функциональных аспектах действия на организм рыб более 25 видов химических средств и физических факторов, применяемых в целях анестезии. Показано, что большинство наркотических агентов оказывают явно выраженное стрессорное действие на организм рыб и радикально изменяют его состояние. Многие вызывают функциональный отклик на уровне отдельных физиологических систем (дыхание, кровообращение, кровь) и изменяют характер течения метаболических процессов. Сделан вывод, что применение анестезирующих препаратов в практике научных исследований должно носить дифференцированный характер. Так, применение изоэвгенола (AQUI-S) не влияло на уровень кортизола и катехоламинов в крови. Пропанидид и уретан были нейтральны в отношении респираторной и циркуляционной систем. На сердечную ритмику не оказывали влияние альфаксалон и кетамин. Гематологические показатели не претерпевали статистически значимых изменений при применении тиопентала. Процессы углеводного обмена тканей рыб малочувствительны к следующим анестезирующим агентам: к AQUI-S, уретану, хлоргидрату, а также к сочетанию хинальдина с миорелаксантом (диазепамом). Анализ стадий развития наркотического состояния у рыб выявил преимущество применения уретана, хлоргидрата, гвоздичного масла и AQUI-S. Для данных видов анестезии не характерно развитие состояния возбуждения, а особи многих видов сразу переходили в наиболее приемлемую для проведения манипуляционных мероприятий с рыбой стадию покоя (утрата болевой чувствительности). Учет представленной выше информации в научной практике позволяет снизить побочные функциональные эффекты, которые могут быть вызваны манипуляционными мероприятиями, а также применением отдельных наркотических агентов. Это предоставляет возможность получать более надежные результаты, особенно при проведении экспериментальных работ.

Ключевые слова: анестезия, стресс, дыхание, кровообращение, кровь, метаболизм

DOI: 10.31857/S0320965220060169

Отлов, транспортировка, пересадка и другие виды манипуляций с рыбой характерны не только для рыбохозяйственной практики, но и большинства научных исследований. Эти процедуры объединяются термином “handling stress” (манипуляционный стресс) (Barton et al., 1998; Morales et al., 2005; Purbosari et al., 2019; Sumpter, 1997; Wendelaar, 1997). В последнее время ему уделяется пристальное внимание, так как он оказывает существенное влияние на функциональное состояние особей и в конечном итоге искажает результаты экспериментов (Krejszeff et al., 2013). Известно повреждающее действие манипуляционного стресса на тканевые структуры рыб и, как следствие, изменение осмотического баланса их плазмы крови (Laidley, Leatherland, 1988; Smith, 1992). Отмечены также усиление анаэробных процессов в тканях (Smith, 1992; Carragher, Rees, 1994), падение тканевого уровня АТФ (Haux et al., 1985), изменение клеточного состава на уровне гемопоэтических органов и циркулирующей крови (Pearson, Stevens, 1991), перестройки гормонального статуса организма (Laidley, Leatherland, 1988; Thomas, Robertson, 1991; Carragher, Rees, 1994; Vijayan et al., 1997; Barton, 2000), белкового, углеводного и липидного обмена (Braley, Anderson, 1992; Sherwani, Parwez, 2000).

Использование анестезии, в этой связи, позволяет предотвратить или существенно уменьшить повреждения (Neiffer, Stamper, 2009; Silbernagel, Yochem, 2016; Martins et al., 2019). При этом немаловажное значение имеет тип применяемого наркотического агента и физиологические аспек-

Сокращения: AQUI-S – изоэвгенол; MS-222 – трикаинметансульфонат натрия.

ты его действия. Некоторые виды анестетиков вызывают у рыб реакцию избегания (Readman et al., 2017). В практике научных исследований используется достаточно широкий арсенал различных анестетиков: MS-222, хлорбутанол, хинальдин, менокаин, пропоксат, метомидат и многие другие (Zahl et al., 2011; Popovic et al., 2012; Kazuñ, Siwicki, 2012; Valentim et al., 2016; Purbosari et al., 2019). В ряде случаев применяют гвоздичное масло (Akbulut et al., 2011; Simões et al., 2011) и препараты, разработанные на его основе (Javaheri, Moradlu, 2012; Chance et al., 2018;), миорелаксанты и нестандартные методы анестезии: холодовой шок, электрошок, высокие концентрации CO_2, иммобилизацию (Barham, Schoonbee, 1990; Yokoyama et al., 1996; Marx et al., 1996; Trushenski et al., 2013; Githuria et al., 2016; Regan et al., 2016).

В настоящем обзоре делается акцент на сравнительной оценке функциональных эффектов, вызываемых различными видами анестетиков на уровне эндокринной системы, кислородтранспортных систем и процессов энергетического обмена в тканевых структурах костистых рыб.

Цель работы – дать оптимальный перечень наркотических агентов для использования в практике научных исследований.

Анестезия и состояние стресса

Применение анестезии при исследовании рыб необходимо для ограничения (исключения) функциональных эффектов манипуляций, болевых воздействий, которые способны изменять состояние организма при проведении различных экспериментальных работ, оперативных вмешательствах, процедурах отбора проб и т.д. При этом сам наркотический агент не должен быть причиной развития состояния стресса. Маркеры этого состояния – повышение концентрации в системах циркуляции глюкокортикоидов (кортизола) и катехоламинов (адреналина, норадреналина).

К сожалению, большинство применяемых анестетиков являются стрессорными агентами. Так, у всех рыб, подверженных действию MS-222, отмечали существенное увеличение концентрации в крови кортизола и адреналина (Small, 2003; King et al., 2005; Barton, Peter, 2006; Kiessling et al., 2009; Iwama et al., 2011; Zahl et al., 2011; Popovic et al., 2012). Данный препарат активизировал группу генов (TNFA-3) в головной почке рыб, ответственных за развитие реакции стресса (Chance et al., 2018). Оказалось, что многие из известных препаратов вызывают эффект, близкий к MS-222. Рост содержания кортизола в плазме крови показан для 2-феноксиэтанола, бензокаин-гидрохлорида, изоэвгенолметомидата, метомидата (Sandodden et al., 2001; King et al., 2005; Barton, Peter, 2006; Kiessling et al., 2009; Karlsson-Drangsholt et al., 2011; Zahl et al., 2011). Применение метомидата, 2-феноксиэтанола, бензокаин-гидрохлорида также сопровождалось повышением уровня катехоламинов (Epple et al., 1993; Iwama et al., 2011). Наиболее эффективным принято считать 2-феноксиэтанол, так как его последействия, в сравнении с другими анестетиками (MS-222, метомидат), наблюдаются в течение более короткого промежутка времени (Weber et al., 2009).

В качестве эффективного наркотического агента в последнее время применяют гвоздичное масло (активное начало – эвгенол). По силе действия оно близко к MS-222 (Anderson et al., 1997). Важным достоинством данного типа анестезии считается короткий период последействия. Двигательная активность рыб и их поведенческие реакции восстанавливаются в течение трех–пяти мин (Soto, 1995; Peake, 1998; Mylonas et al., 2005; Weber et al., 2009). Высокие температуры ускоряют развитие наркотического эффекта, а также процесс восстановления физиологических функций у рыб после прекращения действия наркотического агента (Kildea et al., 2004; Woolsey et al., 2004; Kristan et al., 2014). Гвоздичное масло при этом не исключало возникновение состояния стресса у рыб. Уровень кортизола и трийодтиронина в их плазме крови при применении данного анестетика был повышен (Small, 2003; Holloway et al., 2004; King et al., 2005), а у особей морского окуня сохранялась и болевая чувствительность, в отличие от случаев использования метомидата и MS-222 (King et al., 2005).

К близким к гвоздичному маслу наркотическим агентам относится вододиспергируемый жидкий анестетик AQUI-S. В качестве активного начала он содержит изоэвгенол. AQUI-S рекомендован к применению в рыбоводной практике в Австралии, Чили, Новой Зеландии, Корее, Коста-Рике, Норвегии и Гондурасе (Javaheri, Moradlu, 2012). Седативный эффект применения данного анестетика наблюдали при низких концентрациях (10–20 мг/л) с относительно коротким периодом восстановления исходного функционального состояния. При этом накопление изоэвгенола тканями рыб не зависело от температуры среды (Kildea et al., 2004). Препарат подавлял чувствительность рыб к манипуляционным воздействиям (Javaheri, Moradlu, 2012). При его действии не выявлен рост содержания кортизола в плазме крови рыб (Davis, Griffin, 2004; Small, 2004; Small, Chatakondi, 2005). Отмечено лишь незначительное понижение содержания хлоридов (Small, Chatakondi, 2005). В генах, ответственных за формирование воспалительных процессов и стресс-ответа, в головных почках рыб, неоднократно подвергавшихся анестезии AQUI-S, не наблюдали каких-либо существенных изменений (Chance et al., 2018). Однако данная реакция, по-видимому, была видоспецифична. У радужной форели, напротив,

регистрировали незначительное увеличение концентрации кортизола. Также отмечен рост содержания адреналина и норадреналина в плазме крови у рыб, получавших изоэвгенол (Hill, Forster, 2004).

Величина эффективных доз для всех видов анестезии в значительной степени зависит от факторов среды, массы тела и состояния организма (White et al., 1996; Deacon et al., 1997; Yin et al., 1995; Parma de Croux, Montagna, 1998; Weyl et al., 2008; Zahl et al., 2009; 2010a). Высокие температуры сокращают время индукции и увеличивают время восстановления исходного функционального состояния рыб после воздействия MS-222 (Zahl et al., 2009; 2010a; Kristan et al., 2014; Medeiros Júnior et al., 2019).

Физические методы анестезии также не исключают развития состояния стресса у рыб. Сравнительная оценка действия MS-222 и иммобилизации (оглушения) показала, что последняя процедура менее стрессорна (Marx et al., 1996), но увеличение концентрации кортизола в крови рыб также происходило (Holloway et al., 2004). При характеристике действия холодовой анестезии (холодовой шок) авторы обычно ограничиваются описанием поведенческих реакций (Siwicki, 1983; Yokoyama et al., 1996). В единственной работе, выполненной на сеголетках радужной форели, констатирован рост содержания кортизола в крови данного вида (Barton, Peter, 2006). Сведения о действии электронаркоза ограничены. Однако считается, что он также оказывает стрессорное действие на организм рыб (Barham, Schoonbee, 1990). Об этом свидетельствовал рост мышечного тетануса у особей гольца (Chiba et al., 1990a).

Из представленной выше информации следует, что большинство применяемых в рыбоводной практике и научных исследованиях наркотических препаратов сами могут выступать в качестве стрессорных агентов. Наиболее перспективным следует считать AQUI-S. Однако у некоторых видов рыб он может вызвать незначительный рост содержания в крови кортизола, адреналина и норадреналина. Поэтому перед применением следует испытать его действие на содержание в плазме крови глюкокортикоидов и катехоламинов.

Отмечено, что основными каналами проникновения наркотических агентов в организм рыб служат жабры и кожа. Это показано для бензокаин-гидрохлорида (Ferreira et al., 2006). Функциональные эффекты анестезии на респираторную систему костистых рыб рассмотрены ниже.

Эффекты анестезии на уровне респираторных систем

Действие наркотических препаратов на дыхательную ритмику рыб неоднозначно. В большинстве случаев происходит угнетение деятельности жаберного аппарата. Это отмечали при использовании тиопентала (Hikasa, 1986), гидрохлорид-2-метил-4-винилоксихинолина (Дьяконов, 1980), метомидата (Hansen et al., 2003) и других соединений (Houston et al., 1973). Параллельно происходило снижение скорости потребления кислорода рыбами (Стребкова, 1972). Альфаксалон, кетамин, 2-феноксиэтанол и бензокаин-гидрохлорид оказывали более выраженное действие, вызывая остановку дыхания у особей (Iwama et al., 2011; Zahl et al., 2011). При этом после прекращения действия наркотического агента (2-феноксиэтанола, бензокаин-гидрохлорида) наблюдали существенное повышение частоты дыхания относительно исходного состояния организма (Kiessling et al., 2009).

Действие MS-222, напротив, сразу сопровождалось ростом дыхательной ритмики у рыб (Hikasa, 1986; Hedrick, Winmill, 2003). Одновременно происходила вазодилатация сосудов жаберных лепестков (Soivio, Hughes, 1978). По общему признанию данное соединение оказывает выраженный асфиксический эффект (Zahl et al., 2011) и вызывает ряд характерных изменений стрессорного порядка в крови и тканях рыб (Davis, Griffin, 2004). При использовании пропанидида и уретана реакция со стороны респираторной системы не была выражена (Oswald, 1978), что позволяет рекомендовать эти соединения к применению в практике научных исследований.

Эффекты анестезии на уровне циркуляционных систем

Одним из самых распространенных препаратов считается MS-222. В настоящее время накоплена обширная информация о физиологических аспектах его действия на организм морских и пресноводных рыб. MS-222 активно накапливается тканевыми структурами сердца (Ryan et al., 1993). Дериваты его обнаружены в печени и почках (Ryan, 1992). Отмечено, что MS-222 вызывает снижение сократительной активности волокон миокарда (Hill et al., 2002) на фоне вазодилатации сосудов периферического русла (Wright, Forster, 2005) и падение диастолического давления (Hill, Forster, 2004).

Реакции со стороны сердечно-сосудистой системы, вызываемые другими наркотическими агентами, были близкими. Начальная тахикардия обычно сменялась выраженной брадикардией с последующей остановкой сердца (Burleson, Smatresk, 1989). Так, при использовании пропоксата сердечная ритмика угнеталась в 3–4 раза (Лиманский, Мартемьянов, 1985). Аналогично действовали 2-феноксиэтанол (Lambooij et al., 2009), метомидат (Hill et al., 2002; Hansen et al., 2003), гидрохлорид-2-метил-4-винилоксихинолин (Дьяконов,

1980) и ряд других препаратов (Houston et al., 1973; Kohbarae et al., 1987). В то же время для альфаксалона, пропанидида, кетамина, этрофина и метомидата подобный эффект не был выявлен (Hill, Forster, 2004). Для многих наркотических соединений отмечено также влияние на скорость тканевого кровотока у рыб. AQUI-S оказывал депрессорное действие на сосудистую стенку и понижал сократительную способность миокарда у рыб (Hill et al., 2002; Hill, Forster, 2004; Wright, Forster, 2005). Кокаин-гидрохлорид и этил-3-аминобензоатовая соль метансульфокислоты быстро угнетали тканевой кровоток, тогда как влияние пропанидида и уретана было слабо выражено (Veenstra et al., 1987).

Гематологические эффекты анестезии

Большинство видов анестезии затрагивало гематологические характеристики рыб. Обычно начальный эритроцитоз в последующем сменялся эритропенией с падением уровня гемоглобина в крови и снижением значений гематокрита. Подобна реакция характерна в случае применения бензокаин-гидрохлорида, хлорбутанола, 2-феноксиэтанола, пропоксата, метомидата, феноксиэтанола и пропанидида (Barham, Schoonbee, 1991; Sandodden et al., 2001; Hseu et al., 1994; Soivio et al., 2006). Понижение значений гематокритной величины отмечено и при действии гвоздичного масла и AQUI-S (Davidson et al., 2000; Zahl et al., 2010b). Иммобилизация также сопровождалась снижением уровня гемоглобина и числа эритроцитов в крови рыб (Oikari, Soivio, 1975; Hoffman et al., 1982).

Действие MS-222, феноксиэтанола и этомидата было противоположно: увеличивались концентрация гемоглобина и число эритроцитов в крови (Pearson, Stevens, 1991; Ryan, 1992; Handa et al., 1996; Soivio et al., 2006; Witeska et al., 2015), происходила коррекция положения кривой оксигенации гемоглобина (Soldatov, 1997; Soldatov et al., 2010). В последнем случае увеличивалась концентрация ATP в клетках красной крови. Это сопровождалось снижением сродства гемоглобина к кислороду, что облегчало процесс деоксигенации на тканевом уровне. Применение элекронаркоза (постоянный ток 210 V; переменный ток 60 V, 50 Гц) также вызывало устойчивое повышение числа эритроцитов в крови, что связывают с опорожнением селезенки (Barham, Schoonbee, 1991).

При использовании тиопентала существенных гематологических изменений не выявлено (Стребкова, 1972), однако отмечено увеличение размеров очага эритропоэза в кроветворной ткани почек сеголетков зеркального карпа. Сходный эффект на кроветворную ткань оказывала и процедура иммобилизации (Oikari, Soivio, 1975; Hoffman et al., 1982). MS-222, напротив, подавлял процессы эритропоэза в кроветворной ткани рыб (Маргаритов, 1984).

К гематологическим эффектам анестезии следует также отнести увеличение числа лейкоцитов (бензокаин-гидрохлорид, тиопентал) (Стребкова, 1972; Soivio et al., 2006; Chance et al., 2018) и тромбоцитов в крови (хлорбутанол) (Hoffman et al., 1982), снижение активности комплемента и подавление реакции фагоцитоза (бензокаин, 2-феноксиэтанол, сульфат хиналдин) (Ortuño et al., 2002), увеличение времени формирования кровяного сгустка (электронаркоз) (Siwicki, 1983), ускорение реакции оседания эритроцитов (MS-222) (Smit et al., 1979). Действие феноксиэтанола и этомидата сопровождалось лимфопенией, нейтрофилезом, моно- и тромбоцитозом (Witeska et al., 2015).

Значительные изменения под действием наркотических агентов выявлены и на уровне циркулирующих форменных элементов крови рыб. Применение элекронаркоза (постоянный ток 210 V; переменный ток 60 V, 50 Гц) вызывало снижение стойкости эритроцитов к осмотическому шоку (Barham et al., 1988). Сходное действие оказывал бензокаин-гидрохлорид, при этом отмечено усиление внутрисосудистого лизиса клеток красной крови (Soivio et al., 2006; Zahl et al., 2011). Рост MCV (mean cell volume) зарегистрирован и при действии прописцина (Velisek et al., 2009; Kazuñ, Siwicki, 2012; Rożyński et al., 2018).

MS-222 также вызывал набухание циркулирующих эритроцитов (свеллинг) (Pearson, Stevens, 1991; Ryan, 1992; Soivio et al., 2006; Zahl et al., 2011) и частичный их лизис (Korcock et al., 1988). При этом активность ферментов антиоксидантной защиты клеток не претерпевала статистически значимых изменений (Gabryelak et al., 1989). Следствием увеличения MCV был выраженный рост значений гематокрита (Pearson, Stevens, 1991; Ryan, 1992; Korstrom et al., 1996; Soivio et al., 2006; Iwama et al., 2011) и снижение среднеклеточной концентрации гемоглобина (Pearson, Stevens, 1991). Данная реакция, по-видимому, результат трансмембранного H^+/Na^+ обмена между эритроцитами и плазмой, поскольку набухание клеток происходило на фоне увеличения концентрации адреналина и других катехоламинов в крови (Spotte et al., 1991; Handa et al., 1996; Iwama et al., 2011).

Наркоз и электролитный состав плазмы крови

Из анализа имеющихся работ следует, что многие наркотические агенты оказывают существенное влияние на электролитный состав плазмы крови. В основе этих изменений лежат процессы, реализуемые, прежде всего, на уровне респираторных поверхностей. Так, метомидат и 2-феноксиэтанол вызывали развитие осмотического стресса из-за

остановки дыхания и недостаточного обмена ионов и газов между кровью и водой (Knoph, 1995; Zahl et al., 2011). При этом, в крови повышалось содержание Mg^{2+} (Soivio et al., 2006). Аналогичное действие оказывал бензокаин-гидрохлорид (Soivio et al., 2006), в крови увеличивалось не только содержание Mg^{2+}, но и K^+. Действие метомидата, гвоздичного масла и AQUI-S было противоположное – содержание K^+ в плазме крови понижалось (Davidson et al., 2000; Zahl et al., 2010b; Karlsson-Drangsholt et al., 2011; Simões et al., 2011).

Наиболее радикальные изменения в крови рыб происходили под воздействием MS-222. В плазме не только повышались концентрации K^+ и Mg^{2+} (Laidley, Leatherland, 1988; Soivio et al., 2006), но и происходили разнонаправленные изменения концентраций Na^+, Ca^{2+} и Cl^- (Laidley, Leatherland, 1988). По-видимому, подобная динамика была следствием лизиса части циркулирующей эритроцитарной массы, о чем сообщалось выше. Изменение концентрации Ca^{2+} в крови рыб отмечены и при действии прописцина (Velisek et al., 2009; Kazuñ, Siwicki, 2012; Rożyński et al., 2018). У рыб, многократно подвергнутых анестезии MS-222 или AQUI-S, в жабрах выявлена повышенная экспрессия генов, ответственных за процессы осморегуляции (Chance et al., 2018).

Метаболические процессы и анестезия

Многие виды анестезии сопровождаются развитием состояния стресса и асфиксии у костистых рыб. Это, в свою очередь, усиливает анаэробные процессы в тканях и, как следствие, приводит к повышенной продукции лактата, развитию ацидоза (тканях и плазмы крови) и активному использованию углеводных ресурсов организма. Подобные изменения отмечены в организме рыб при действии MS-222, бензокаин-гидрохлорида, 2-феноксиэтанола, пропоксата, пропанидида, метомидата и менокаина.

Особенно они заметны при применении MS-222. У всех рыб, подверженных действию MS-222, выявляли существенное увеличение содержания в плазме крови глюкозы и лактата (Cornish, Moon, 1986; Wang et al., 1994; Roubach et al., 2001; Ortuño et al., 2002; Harms et al., 2005; Soivio et al., 2006) на фоне снижения содержания гликогена в печени (Velisek et al., 2009). Одновременно развивался выраженный ацидоз на уровне плазмы крови. Значения P_{CO_2} в крови повышались, а P_{O_2} и pH – снижались (Handa et al., 1996; Soivio et al., 2006; Iwama et al., 2011; Zahl et al., 2011). Энергетические ресурсы организма при этом падали. Это нашло отражение в снижении уровня АТФ, повышении пула АДФ, АМФ, PO_4^{3-}, концентрации креатинфосфата (Wang et al., 1994) на фоне увеличения активности креатининкиназы (Harms et al., 2005).

В последнее время в качестве альтернативы MS-222 используют препараты прописцина, оказывающие более мягкое действие на ткани рыб (Velisek et al., 2009; Kazuñ, Siwicki, 2012). Они содержат 0.2%-ный раствор этомидата. После внесения препарата в воду с рыбами подавление двигательных рефлексов происходит уже в течение двух–четырех мин. Однако действие этого препарата приводит к повышению содержания глюкозы и лактата в крови (Velisek et al., 2009; Rożyński et al., 2018).

Бензокаин-гидрохлорид, 2-феноксиэтанол, пропоксат, пропанидид, метомидат и менокаин также вызывали развитие ацидоза периферического русла крови. Это выражалось в росте P_{CO_2} в плазме и снижении значений pH (Cooper, Morris, 1998; Soivio et al., 2006; Iwama et al., 2011; Zahl et al., 2011). В случае с 2-феноксиэтанолом, бензокаином и хинальдином данные изменения происходили на фоне повышения содержания в крови глюкозы и лактата при снижении уровня гликогена в печени (Hseu et al., 1994; Sandodden et al., 2001; Ortuño et al., 2002; Davis, Griffin, 2004; Soivio et al., 2006; Velisek et al., 2009; Zahl et al., 2010b Karlsson-Drangsholt et al., 2011). Более эффективным оказалось применение хинальдина вместе с миорелаксантом (диазепамом) (Yanar, Kumlu, 2001). Однако они также усиливали анаэробные процессы в организме рыб. При действии бензокаин-гидрохлорида, 2-феноксиэтанола и фентиазамина отмечено также снижение уровня ATP в крови при одновременном росте концентрации ADP, AMP и креатинфосфата (Chiba et al., 1990c; Chiba, Chichibu, 1992). Действие метомидата и уретана на фосфорный обмен было менее выраженным (Chiba, Chichibu, 1993; Groettum et al., 1998). Физические методы анестезии (электронаркоз) также приводили к развитию аналогичных изменений в крови рыб: росту концентрации глюкозы, лактата, снижению содержания ATP и креатинфосфата (Barham, Schoonbee, 1990; Chiba et al., 1990a, 1990b).

Развитие плазменного ацидоза отмечено и при использовании повышенных концентраций CO_2 в качестве анестезирующего средства (Trushenski et al., 2013; Githuria et al., 2016; Regan et al., 2016). Показано, что CO_2 блокирует экскрецию бикарбонатов жабрами, что приводит к развитию ацидоза крови (Post, 1979). У радужной форели и карпа это сопровождалось значительным повышением уровня P_{CO_2} в плазме и снижением pH (Itazawa, Takeda, 1982; Yoshikawa et al., 1991a; 1993; 1996; Marx et al., 1996; Iwama et al., 2011). Также считается, что наркотическое действие CO_2 опосредуется через изменения Cl^- и HCO_3-градиентов на

уровне мембран нервных клеток, что нарушает функцию ГАМК-стробированных анионных каналов (ГАМК-рецепторов) (Regan et al., 2016). Одновременно происходит быстрое снижение содержания ATP, креатинфосфата и гликогена (Yokoyama et al., 1993; 1996). В некоторых случаях отмеченные изменения приводят к развитию аноксических состояний (Post, 1979). По данным других авторов величина P_{O_2} в плазме не претерпевает статистически значимых изменений (Itazawa, Takeda, 1982).

Препараты гвоздичного масла, AQUI-S оказывали неоднозначное действие. В ряде исследований в крови рыб отмечали повышение содержания лактата (Davidson et al., 2000; Zahl et al., 2010b). При этом роста содержания глюкозы в плазме, как в случае с метомидатом, MS-222 и другими анестетиками, при использовании гвоздичного масла и AQUI-S не наблюдали (Davis, Griffin, 2004; Holloway et al., 2004; Small, 2004; Small, Chatakondi, 2005; Velisek et al., 2009).

К реакциям, вызываемым в организме рыб MS-222 и прописцином, следует также отнести усиление процессов белкового катаболизма (Laidley, Leatherland, 1988; Wang et al., 1994; Harms et al., 2005; Velisek et al., 2009; Kazuñ, Siwicki, 2012). Это выражалось в увеличении продукции NH_4^+ жабрами рыб (Velisek et al., 2009; Rożyński et al., 2018), а также в росте активности ряда ферментов белкового обмена (аспартатаминотрансферазы) (Harms et al., 2005).

В отличие от рассмотренных выше видов анестезии, для уретана, хлоргидрата и пропанидида наблюдали умеренное действие, при котором не регистрировали изменений, характерных для рассмотренных выше видов анестезии (Veenstra et al., 1987; Chiba, Chicibu, 1993; Epple et al., 1993).

Стадии развития наркотического состояния

Во многих исследованиях отмечено, что действие анестетика вызывает ряд последовательных поведенческих реакций у рыб, отражающих изменение состояния их организма. При этом общая схема развития наркотического состояния одинакова независимо от применяемых препаратов: возбуждение → покой → потеря равновесия → → потеря двигательных рефлексов → асфиксия.

Первая стадия **(возбуждение)** характеризовалась резким возрастанием двигательной активности и обменных процессов. Последнее нашло отражение в увеличении частоты дыхательных движений жаберных крышек. Такое состояние развивалось в случае применения хлорбутанола, хинальдина, пропанидида, высоких концентраций CO_2 и холодового шока (Yoshikawa et al., 1991a).

Однако стадию возбуждения рыб наблюдали при всех использованных видах анестезии. Так, при применении уретана, хлоргидрата, 2-феноксиэтанола, метомидата, 2-метил-4-винилоксихинолина, MS-222, бензокаина и гвоздичного масла AQUI-S особи сразу переходили в **стадию покоя** (Akbulut et al., 2011; Iwama et al., 2011; Medeiros Júnior et al., 2019; Soldatov, 2005; Zahl et al., 2010b). Для нее характерен нормальный дыхательный ритм и исчезновение реакции испуга. Считается, что стадия покоя наиболее приемлема для проведения манипуляционных мероприятий с рыбами (Soldatov, 2005; Weber et al., 2009).

Стадию потери равновесия наблюдали при всех видах анестезии. Особи вначале покачивались, затем начинали вращаться вокруг продольной оси, переходя к плаванию вверх брюхом. При этом предпринимались активные попытки восстановления равновесия, что обычно было сопряжено с активизацией дыхательной ритмики (Iwama et al., 2011; Soldatov, 2005). Развитие данной стадии наркоза обычно связывают с блокированием нервно-мышечной передачи (Oswald, 1978).

Для стадии **потери двигательной активности** характерно прекращение плавательных движений, отсутствие реакции на болевые раздражители и снижение, но устойчивость дыхательной ритмики (Soldatov, 2005; Iwama et al., 2011). За ней следовали изменения характера ЭЭГ (рост низкочастотной и высоко-амплитудной ритмики) (Yoshikawa et al., 1991b; Lambooij et al., 2009), прогрессивное снижение частоты дыхательных движений и сердечной деятельности, что приводило к развитию асфиксии и гибели особей (Mylonas et al., 2005). Во избежание летального исхода ряд авторов в условиях глубокой анестезии рыб применяли искусственное орошение жабр, что в конечном итоге предотвращало развитие удушья (Takeda, 1987).

В большинстве исследований наркотический агент вводили в воду аквариума, где содержали рыбу. В крайне редких случаях использовали внутривенное (хвостовая вена) и париетальное введение препаратов. Сравнительный анализ показал, что внутрибрюшинные инъекции наименее эффективны (Миросниченко, 1990). Введение препаратов в воду требует более значительных дозировок, но почти не оказывает стрессорного действия на организм рыб и поэтому предпочтительнее.

Наиболее подробно изучено действие уретановой анестезии на организм 12 видов морских рыб (Soldatov, 2005). Показано, что данное соединение в концентрации 1.5–2.2 г/л вызывает развитие у рыб трех последовательных состояний: покоя, возбуждения и глубокого наркоза, которые проявляются по мере увеличения концентрации уретана в воде. Период покоя сохраняется продолжительный промежуток времени (1.5–3 ч) и наблюдается в достаточно широком диапазоне

концентраций уретана в воде. У особей исчезает реакция испуга, болевая чувствительность, а физиологическое состояние носит относительно устойчивый характер. Период возбуждения совпадает с потерей координации движений, некоторой интенсификацией обменных процессов и повышением вариабельности контролируемых показателей. При глубоком наркозе полностью теряется двигательная активность, прогрессирующе снижается дыхательная и сердечная ритмики, развивается тканевая гипоксия. Предлагается использовать первую стадию уретановой анестезии (период покоя) в качестве рабочей при проведении экспериментальных исследований. Изучена также зависимость эффективных доз уретана от температуры, солености, концентрации кислорода в воде и двигательной активности рыб (Soldatov, 2005). Необходимо отметить, что продукты распада данного соединения (CO_2, вода, мочевина) вполне физиологичны и не должны оказывать токсического действия на организм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большинство наркотических агентов (MS-222, 2-феноксиэтанол, бензокаин, хинальдин, пропоксат, иммобилизация, холодовой шок и др.) демонстрируют явно выраженный стрессорный эффект в организме рыб и радикально изменяют их состояние. Многие анестетики вызывают функциональный отклик на уровне отдельных физиологических систем (дыхание, кровообращение, кровь) и изменяют характер течения метаболических процессов. Следовательно, применение анестезирующих препаратов при исследовании рыб должно носить дифференцированный характер. Так, использование AQUI-S не влияло на уровень кортизола и катехоламинов в крови. Пропанидид и уретан были нейтральны в отношении респираторной и циркуляционной систем. На сердечную ритмику не оказывали влияние альфаксалон и кетамин. Гематологические показатели существенно не изменялись при применении тиопентала. Процессы углеводного обмена тканей рыб были малочувствительны к следующим анестезирующим агентам: AQUI-S, уретан, хлоргидрат, а также сочетанию хинальдина с миорелаксантом (диазепамом). Анализ стадий развития наркотического состояния у рыб выявил преимущество применения уретана, хлоргидрата, гвоздичного масла и AQUI-S. Для данных типов анестезии не было характерно развитие состояния возбуждения, а особи многих видов рыб сразу переходили в стадию покоя, которая наиболее приемлема для проведения манипуляций с ними (утрата болевой чувствительности). Учет представленной информации позволяет снизить побочные функциональные эффекты, которые могут вызвать манипуляционные действия, а также применение отдельных наркотических агентов. Это предоставляет возможность получать более надежные результаты, особенно при проведении экспериментальных работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Гостемы АААА-А18-118021490093-4 и при частичной поддержке проекта Российского фонда фундаментальных исследований 20-44-920001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дьяконов Ю.Н. 1980. Влияние наркотизирующего препарата гидрохлорид-2-метил-4-винилоксихинолина на дыхание и сердечную деятельность карпа // Сб. науч. тр. НИИ оз. реч. рыб. хоз-ва. № 157. С. 50.

Лиманский В.В., Мартемьянов В.И. 1985. Определение глубины наркоза рыб с помощью метода электрокардиографии // VI Всес. конф. по экол. физиол. и биохим. рыб (сентябрь, 1985). Тез. докл. Вильнюс. С. 119.

Маргаритов Н. 1984. Влияние анестезирующего препарата трикаин метансульфоната (MS-222) на размерно-возрастной состав эритроцитов периферической крови карпа // Софийск. ун-т. Биол. фак. Зоол. Т. 75. № 1. С. 71.

Миросниченко О.Р. 1990. Анестезия карпа путем инъекций // Сб. науч. тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. Вып. 59. С. 163.

Стребкова Т.П. 1972. Влияние анестезирующих веществ (тиопентал натрия) на физиологические показатели сеголетков зеркального карпа // Вопр. ихтиологии. Т. 12. № 2. С. 397.

Akbulut B., Çakmak E., Aksungur N., Çavdar Y. 2011. Effect of exposure duration on time to recovery from anaesthesia of clove oil in juvenile of Russian Sturgeon // Turkish J. Fisheries and Aquatic Sciences. V. 11. P. 463. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v11_3_17

Anderson W.G., McKinley R.S., Colavecchia M. 1997. The use of clove oil as an anesthetic for rainbow trout and its effects on swimming performance // N. Am. J. Fish. Manage. V. 17. № 2. P. 301. https://doi.org/10.1577/1548-8675(1997)017<0301:TUOCOA>2.3.CO;2

Barham W.T., Schoonbee H.J. 1990. A comparison of the effects of alternating current electronarcosis, rectified current electronarcosis and chemical anaesthesia on the blood physiology of the freshwater bream *Oreochromis mossambicus* (Peters). I. The effect on blood pH, pO_2, pCO_2, glucose, lactate, LDH and HBDH // Comp. Biochem. Physiol. V. 96C. № 2. P. 333.

Barham W.T., Schoonbee H.J. 1991. A comparison of the effects of alternating current electronarcosis, rectified current electronarcosis and chemical anaesthesia on the blood physiology of the freshwater bream *Oreochromis mossambicus* (Peters). 2. The effect on haematocrit, haemoglobin concentration, red cell count, mean cell volume, mean cell haemoglobin and mean cell haemoglobin concentration // Comp. Biochem. Physiol. V. 98A. № 2. P. 179.

Barham W.T., Schoonbee H.J., Visser J.G.J., Smit G.L. 1988. A comparison of red-cell fragilities of electronarcotized and chemically anaesthetized freshwater bream, *Oreochromis mossambicus* // Comp. Biochem. Physiol. V. 91A. № 2. P. 241.

Barton B.A. 2000. Salmonid fishes differ in their cortisol and glucose responses to handling and transport stress // North American Journal of Aquaculture. V. 62. P. 12. https://doi.org/10.1577/1548-8454(2000)062<0012:SFDITC>2.0.CO;2

Barton B.A., Peter R.E. 2006. Plasma cortisol stress response in fingerling rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, to various transport conditions, anaesthesia, and cold shock // J. Fish Biol. V. 20. Iss. 1. P. 39. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1982.tb03893.x

Barton B.A., Rahn A.B., Feist G. et al. 1998. Physiological stress responses of the freshwater chondrostean paddlefish (Polyodon spathula) to acute physical disturbances // Comp. Biochem. Physiol. V. 120A. P. 355. https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)10036-3

Braley H., Anderson T.A. 1992. Changes in blood metabolite concentrations in response to repeated capture, anaesthesia and blood sampling in the golden perch, *Macquaria ambigua* // Comp. Biochem. Physiol. V. 103A. № 3. P. 445.

Burleson M.L., Smatresk N.J. 1989. The effect of decerebration and anesthesia on the reflex responses to hypoxia in catfish // Can. J. Zool. V. 67. № 3. P. 630.

Carragher J.F., Rees C.M. 1994. Primary and secondary stress responses in golden perch, *Macquaria ambigua* // Comp. Biochem. Physiol. V. 107A. № 1. P. 49.

Chance R.J., Cameron G.A., Fordyce M. et al. 2018. Effects of repeated anaesthesia on gill and general health of Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish Biol. V. 93. Iss. 6. P. 1069. https://doi.org/10.1111/jfb.13803

Chiba A., Chichibu S. 1992. High-energy phosphate metabolism in the phenthiazamine hydrobromide anesthetized loach *Cobitis biwae* // Comp. Biochem. Physiol. V. 102C. № 3. P. 433.

Chiba A., Chichibu S. 1993. High-energy phosphate metabolites in loach (*Cobitis biwae*) during urethane anesthesia // Comp. Biochem. Physiol. V. 106C. № 1. P. 87.

Chiba A., Hamaguchi M., Kosaka M. et al. 1990a. *In vivo* ^{31}P-NMR analysis of the electric anesthetized loach, *Cobitis biswae* // Comp. Biochem. Physiol. V. 97A. № 3. P. 385.

Chiba A., Hamaguchi M., Kosaka M. et al. 1990b. Energy metabolism in unrestrained fish with *in vivo* ^{31}P-NMR // Comp. Biochem. Physiol. V. 96A. № 2. P. 253.

Chiba A., Hamaguchi M., Tokuno T. et al. 1990c. Changes in high-energy phosphate metabolites in loaches (*Cobitis biwae*) during 2-phenoxyethanol anesthesia // Comp. Biochem. Physiol. V. 97C. № 1. P. 183.

Cooper A.R., Morris S. 1998. The blood respiratory, haematological, acid-base and ionic status of the Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, during recovery from anaesthesia and surgery: a comparison with sampling by direct caudal puncture // Comp. Biochem. Physiol. V. 119A. № 4. P. 895.

Cornish I.M.E., Moon T.W. 1986. The glucose and lactate kinetics of American eels, *Anguilla rostrata* (LeSueur), under MS 222 anaesthesia // J. Fish Biol. V. 28. № 1. P. 1.

Davidson G., Davie P.S., Young G., Fowler R.T. 2000. Physiological Responses of Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss* to Crowding and Anesthesia with AQUI-S™ // J. World Aquaculture Society. V. 31. Iss. 1. P. 105. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2000.tb00704.x

Davis K.B., Griffin B.R. 2004. Physiological responses of hybrid striped bass under sedation by several anesthetics // Aquaculture. V. 233. Iss. 1. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.09.018

Deacon N., White H., Hecht T. 1997. Isolation of the effective concentration of 2-phenoxyethanol for anaesthesia in the spotted grunter, *Pomadasys commersonnii*, and its effect on growth // Aquarium Sci. Conserv. V. 1. № 1. P. 19.

Epple A., Navarro I., Horak P., Spector S. 1993. Endogenous morphine and codeine: Release by the chromaffin cells of the eel // Life Sci. V. 52. № 16. P. PL117.

Ferreira J.T., Schoonbee H.J., Smit G.L. 2006. The uptake of the anaesthetic benzocaine hydrochloride by the gills and skin of three freshwater fish species // J. Fish Biol. V. 25. Iss. 1. P. 35. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1984.tb04848.x

Gabryelak T., Zalesna G., Roche H., Peres G. 1989. The effect of MS-222 an anaestetics on the peroxide metabolism enzymes in erythrocytes of freshwater and marine fish species // Comp. Biochem. Physiol. V. 92C. № 1. P. 5.

Githuria C.M., Kembenya E.M., Opiyo M.A. 2016. Anaesthetic effects of sodium bicarbonate at different concentrations on african catfish (*Clarias gariepinus*) juveniles // J. Aquacult. Engin. Fish. Res. V. 2. Iss. 3. P. 151. https://doi.org/10.3153/JAEFR16017

Groettum J.A., Erikson U., Grasdalen H., Staurnes M. 1998. *In vivo* ^{31}P-NMR spectroscopy and respiration measurements of anaesthetized goby (*Pomatoschistus* sp.) pre-exposed to ammonia // Comp. Biochem. Physiol. V. 120A. № 3. P. 469.

Handa T., Namba K., Uematsu K., Yoshida M. 1996. Blood properties and cardiovascular function after the cannulation into the dorsal aorta in carp, *Cyprinus carpio* // Appl. Biol. Sci. V. 35. № 2. P. 139.

Hansen M.K., Nymoen U., Horsberg T.E. 2003. Pharmokinetic and pharmacodynamic properties of metomidate in turbot (*Scophthalmus maximus*) and halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) // J. Vet. Pharmacol. Ther. V. 26. Iss. 2. P. 95. https://doi.org/10.1046/j.1365-2885.2003.00454.x

Harms C.A., Lewbart G., Swanson C.R., Boylan S.M. 2005. Behavioral and clinical pathology changes in Koi Carp (*Cyprinus carpio*) subjected to anesthesia and surgery with and without intra-operative analgesics // Comp. Med. V. 55. Iss. 3. P. 221.

Haux C., Sjobeck M.L., Larsson A. 1985. Physiological stress responses in a wild fish population of perch (*Perca fluviatilis*) after capture and during subsequent recovery // Mar. Environ. Res. V. 15. № 2. P. 77.

Hedrick M.S., Winmill R.E. 2003. Excitatory and inhibitory effects of tricaine (MS-222) on fictive breathing in isolated bullfrog brain stem // AJP Regulatory Integrative and Comparative Physiology. V. 284. Iss. 2. P. R405. https://doi.org/10.1152/ajpregu.00418.2002

Hikasa Y. 1986. Anesthesia and recovery with tricaine methanesulfonate, eugenol and thiopental sodium in the carp, *Cyprinus carpio* // Jap. J. Vet. Sci. V. 48. № 2. P. 341.

Hill J.V., Davison B., Forster M.E. 2002. The effects of fish anaesthetics (MS222, metomidate and AQUI-S) on heart ventricle, the cardiac vagus and branchial vessels from Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Fish Physiol. Biochem. V. 27. Iss. 1. P. 19. https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000021742.30567.2d

Hill J.V., Forster M.E. 2004. Cardiovascular responses of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) during rapid anesthetic induction and recovery // Comp. Biochem. Physiol. Part C. V. 137. Iss. 2. P. 167. https://doi.org/10.1016/j.cca.2004.01.002

Hoffman R., Lommel R., Riedl M. 1982. Influence of different anaesthetics and bleeding methods on hematological values in fish // Arch. Fischereiwiss. V. 33. № 1–2. P. 91.

Holloway A.C., Keene J.L., Noakes D.L.G., Moccia R.D. 2004. Effects of clove oil and MS-222 on blood hormone profiles in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*, Walbaum // Aquacult. Res. V. 35. Iss. 11. P. 1025. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01108.x

Houston A.H., Czerwinski C.L., Woods R.J. 1973. Cardiovascular-respiratory activity during recovery from anesthesia and surgery in brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and carp (*Cyprinus carpio*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 30. № 11. P. 1705.

Hseu J.R., Yeh Sh.L., Chu Y.T., Ting Y.Y. 1994. The changes of hematological parameters during sustained anaesthesia with 2-phenoxyethanol in yellowfin porgy (*Acanthopagrus latus*) // J. Taiwan Fish. Res. V. 2. № 2. P. 63.

Itazawa Y., Takeda T. 1982. Resspiration of carp under annesthesia induced by mixed bubbling of carbon dioxide and oxygen // Bul. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 48. № 4. P. 489.

Iwama G.K., Mcgeer J.C., Pawluk M.P. 2011. The effects of five fish anaesthetics on acid-base balance, hematocrit, blood gases, cortisol, and adrenaline in rainbow trout // Can. J. Zool. V. 67. Iss. 8. P. 2065.

Javaheri S., Moradlu A.H. 2012. AQUI-S, a new anesthetic for use in fish propagation // Global Vet. V. 9. Iss. 2. P. 205. https://doi.org/10.5829/idosi.gv.2012.9.2.64167

Karlsson-Drangsholt A., Rosseland B.O., Massabuau J-C., Kiessling A. 2011. Pre-Anaesthetic Metomidate Sedation Delays the Stress Response After Caudal Artery Cannulation in Atlantic Cod (*Gadus Morhua*) // Fish Physiol. Biochem. V. 38. Iss. 2. P. 401.

Kazuñ K., Siwicki A.K. 2012. Propiscin – a safe new anaesthetic for fish // Arch. Pol. Fish. V. 20. P. 173. https://doi.org/10.2478/v10086-012-0021-3

Kiessling A., Johansson D., Zahl I.H., Samuelsen O.B. 2009. Pharmacokinetics, plasma cortisol and effectiveness of benzocaine, MS-222 and isoeugenol measured in individual dorsal aorta-cannulated Atlantic salmon (*Salmo salar*) following bath administration // Aquaculture. V. 296. Iss. 3–4. P. 301. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.09.037

Kildea M.A., Allan G.L., Kearney R.E. 2004. Accumulation and clearance of the anaesthetics clove oil and AQUI-S™ from the edible tissue of silver perch (*Bidyanus bidyanus*) // Aquaculture. V. 232. Iss. 1–4. P. 265. https://doi.org/10.1016/s0044-8486(03)00483-6

King W., Hooper B., Hillsgrove S., Berlinsky D.L. 2005. The use of clove oil, metomidate, tricaine methanesulphonate and 2-phenoxyethanol for inducing anaesthesia and their effect on the cortisol stress response in black sea bass (*Centropristis striata* L.) // Aquacult. Res. V. 36. Iss. 14. P. 1442. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2005.01365.x

Knoph M.B. 1995. Effects of metomidate anaesthesia or transfer to pure sea water on plasma parameters in ammonia-exposed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in sea water // Fish Physiol. Biochem. V. 14. № 2. P. 103. https://doi.org/10.1007/BF00002454

Kohbarae J., Nanda K., Murachi S. 1987. The heart rate of carp anesthetized with tetraethylene glycol dibutyl ether // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 53. № 4. P. 681.

Korcock D.E., Houston A.H., Gray J.D. 1988. Effects of sampling conditions on selected blood variables of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish Biol. V. 33. № 2. P. 319.

Korstrom J.S., Birtwell I.K., Piercey G.E. et al. 1996. Effect of hypoxia, fresh water, anaesthesia and sampling technique on the hematocrit values of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 34 p.

Krejszeff S., Żarski D., Palińska-Żarska K. et al. 2013. Procedure for Harmless Estimation of Fish Larvae Weight // Ital. J. Anim. Sci. V. 12. Iss. 44. P. 270. https://doi.org/10.4081/ijas.2013.e44

Kristan J., Stara A., Polgesek M. et al. 2014. Efficacy of different anaesthetics for pikeperch (*Sander lucioperca* L.) in relation to water temperature // Neuroendocrinol. Lett. V. 35. Suppl. 2. P. 81.

Laidley C.W., Leatherland J.F. 1988. Cohort sampling, anaesthesia and stocking-density effects on plasma cortisol, thyroid hormone, metabolite and ion levels in rainbow trout, *Salmo gairdneri* R. // J. Fish Biol. V. 33. № 1. P. 73.

Lambooij B., Pilarczyk M., Bialowas H., Van de Vis H. 2009. Anaesthetic properties of Propiscin (Etomidaat) and 2-phenoxyethanol in the common carp (*Cyprinus carpio* L.), neural and behavioural measures // Aquacult. Res. V. 40. Iss. 11. P. 1328. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02233.x

Martins T., Valentim A., Pereira N., Antunes L.M. 2019. Anaesthetics and analgesics used in adult fish for research: A review // Laborat. Anim. V. 53. Iss. 4. P. 325. https://doi.org/10.1177/0023677218815199

Marx H., Brunner B., Weinzierl W. et al. 1996. Comparative investigations on different methods for stunning fish with special regard to meat quality parameters // Proceed. Conf. IIR Commission C2. Paris (France): Ins. Inter. Du Froid. P. 199.

Medeiros Júnior E.F., Uehara S.A. et al. 2019. Effectiveness of benzocaine as anesthetic at different water tempera-

tures for early juvenile curimba (*Prochilodus lineatus* Valenciennes, 1836), a neotropical fish species // Bol. Inst. Pesca. V. 45. Iss. 3. P. 474. https://doi.org/10.20950/1678-2305.2019.45.3.474

Morales A.E., Cardenete G., Abellán E., García-Rejón L. 2005. Stress-related physiological responses to handling in common dentex (*Dentex dentex* Linnaeus, 1758) // Aquacult. Res. V. 36. P. 33. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01180.x

Mylonas C.C., Cardinaletti G., Sigelaki I., Polzonetti-Magni A. 2005. Comparative efficacy of clove oil and 2-phenoxyethanol as anesthetics in the aquaculture of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and gilthead sea bream (*Sparus aurata*) at different temperatures // Aquaculture. V. 246. Iss. 1. P. 467. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.02.046

Neiffer D., Stamper M.A. 2009. Fish Sedation, Anesthesia, Analgesia, and Euthanasia: Considerations, Methods, and Types of Drugs // ILAR J. V. 50. Iss. 4. P. 343. https://doi.org/10.1093/ilar.50.4.343

Oikari A., Soivio A. 1975. Influence of sampling methods and anaesthetization on various haematological parameters of several teleosts // Aquaculture. V. 6. № 2. P. 171.

Ortuño J., Esteban M.A., Meseguer J. 2002. Effects of four anaesthetics on the innate immune response of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) // Fish Shellfish Immunol. V. 12. Iss. 1. P. 49. https://doi.org/10.1006/fsim.2001.0353

Oswald R.L. 1978. Injection anaesthesia for experimental studies in fish // Comp. Biochem. Physiol. V. 60C. № 1. P. 19.

Parma de Croux M.J., Montagna M. 1998. Efficacy of benzocaine as an anesthetic for juveniles *Pimelodus clarias maculatus* (Pisces, Pimelodidae) // Iheringia Ser. Zool. № 84. P. 29.

Peake S. 1998. Sodium Bicarbonate and Clove Oil as Potential Anesthetics for Nonsalmonid Fishes // N. Am. J. Fish Manage. V. 18. № 4. P. 919. https://doi.org/10.1577/1548-8675(1998)018<0919:SBACOA>2.0.CO;2

Pearson M.P., Stevens E.D. 1991. Size and hematological impact of the splenic erythrocyte reservoir in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Fish Physiol. Biochem. V. 9. № 1. P. 39.

Popovic N.T., Strunjak-Perovic I., Coz-Rakovac R. et al. 2012. Tricaine methane-sulfonate (MS-222) application in fish anaesthesia (review) // J. Appl. Ichthyol. V. 28. P. 553. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.01950.x

Post G. 1979. Carbonic acid anesthesia for aquatic organisms // Progr. Fish-Cult. V. 41. № 3. P. 142.

Purbosari N., Warsikic E., Syamsuc K., Santosod J. 2019. Natural versus synthetic anesthetic for transport of live fish: A review // Aquacult. Fish. № 4. P. 129.

Readman G.D., Owen S.F, Knowles T.G., Murrell J.C. 2017. Species specific anaesthetics for fish anaesthesia and euthanasia // Sci. Rep. V. 7. Iss. 1. P. 7102. https://doi.org/10.1038/s41598-017-06917-2

Regan M.D., Turko A.J., Heras J. et al. 2016. Ambient CO_2, fish behaviour and altered GABAergic neurotransmission: exploring the mechanism of CO_2-altered behaviour by taking a hypercapnia dweller down to low CO_2 levels // J. Exp. Biol. V. 219. P. 109. https://doi.org/10.1242/jeb.131375

Roubach R., De-Carvalho-Gomes L., Val A.L. 2001. Safest level of tricaine methanesulfonate (MS-222) to induce anesthesia in juveniles of matrinxa, *Brycon cephalus* // Acta Amazon. V. 31. № 1. P. 159. https://doi.org/10.1590/1809-43922001311163

Rożyński M., Demska-Zakęś K., Sikora A., Zakęś Z. 2018. Impact of inducing general anesthesia with Propiscin (etomidate) on the physiology and health of European perch (*Perca fluviatilis* L.) // Fish Physiol. Biochem. V. 44. № 3. P. 927. https://doi.org/10.1007/s10695-018-0482-4

Ryan S. 1992. The dynamics of MS-222 anaesthesia in a marine teleost (*Pagrus auratus*: *Sparidae*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 101C. № 3. P. 593.

Ryan S.N., Davie P.S., Gesser H., Wells R.M.G. 1993. The effect of MS-222 on paced ventricle strips and the perfused heart of rainbow trout, *Oncorhyncus mykiss* // Comp. Biochem. Physiol. V. 106C. № 2. P. 549.

Sandodden R., Finstad B., Iversen M. 2001. Transport stress in Atlantic salmon (*Salmo salar*): Anaesthesia and recovery Comparative physiology and biocheimstry // Aquacult. Res. V. 32. P. 987. https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00533.x

Sherwani F.A., Parwez I. 2000. Effects of stress and food deprivation on catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch) // Indian J. Exp. Biol. V. 38. № 4. P. 379.

Simões L.N., Lombardi D.C., Gomide A.T.M., Gomes L.C. 2011. Efficacy of clove oil as anesthetic in handling and transportation of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (Actinopterygii: Cichlidae) juveniles // Zoologia. V. 28. Iss. 3. P. 285. https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000300001

Silbernagel C., Yochem P. 2016. Effectiveness of the anesthetic AQUI-S® 20E in marine finfish and elasmobranchs // J. Wild. Dis. V. 52. № 2. P. S96-S103. https://doi.org/10.7589/52.2S.S96

Siwicki A. 1983. Znieczulenie ogolne u ryb. Czesc I. Nowy preparat do znieczulenia ogolnego ryb // Gosp. Ryb. V. 35. № 11. P. 5.

Small B.C. 2003. Anesthetic efficacy of metomidate and comparison of plasma cortisol responses to tricaine methanesulfonate, quinaldine and clove oil anesthetized channel catfish *Ictalurus punctatus* // Aquaculture. V. 218. Iss. 1–4. P. 177. https://doi.org/10.1016/s0044-8486(02)00302-2

Small B.C. 2004. Effect of isoeugenol sedation on plasma cortisol, glucose, and lactate dynamics in channel catfish *Ictalurus punctatus* exposed to three stressors // Aquaculture. V. 238. Iss. 1–4. P. 469. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.05.021

Small B.C., Chatakondi N.G. 2005. Routine Measures of Stress Are Reduced in Mature Channel Catfish during and after AQUI-S Anesthesia and Recovery // North American J. Aquaculture. V. 67. Iss. 1. P. 72.

Smith M.F.L. 1992. Capture and transportation of elasmobranchs, with emphasis on the grey nurse shark (*Carch-*

arias taurus) // Aust. J. Mar. Freshwater. Res. V. 43. № 1. P. 325.

Smit G.L., Hattingh J., Burger A.P. 1979. Haematological assessment of the effects of the anaesthetic MS-222 in natural and neutralized form in three freshwater fish species: haemoglobin electrophoresis, ATP levels and corpuscular fragility curves // J. Fish Biol. V. 15. № 6. P. 655.

Soivio A., Hughes G.M. 1978. Circulatory changes in secondary lamellae of *Salmo gairdneri* gills in hypoxia and anaesthesia // Ann. zool. fenn. V. 15. № 3. P. 221.

Soivio A., Nyholm K., Huhti M. 2006. Effects of anaesthesia with MS 222, neutralized MS 222 and benzocaine on the blood constituents of rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. Fish Biol. V. 10. Iss. 1. P. 91. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04045.x

Soldatov A.A. 1997. Oxygen-Dissociation Properties of Blood and Intraerythrocytic Medium Composition in Sea Fish with Different Motor Activity // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 33. № 6. P. 534.

Soldatov A.A. 2005. Physiological Aspects of Effects of Urethane Anesthesia on the Organism of Marine Fishes // Hydrobiol. J. V. 41. № 1. P. 113. https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v41.i1.130

Soldatov A.A., Parfyonova I.A., Novitskaya V.N. 2010. Contents of monovalent cations and ATP in erythrocytes of marine fishes under experimental hypoxia // Ukrain'skyi Biokhimichnyi Zhurnal. V. 82. № 2. P. 36.

Soto C. 1995. Clove oil: A fish anaesthetic // Window Newsl. V. 6. № 2. P. 2.

Spotte S., Bubucis P.M., Anderson G. 1991. Plasma cortisol response of seawater-adapted mummichogs (*Fundulus heteroclitus*) during deep MS-222 anesthesia // Zoo-Biol. V. 10. № 1. P. 75.

Sumpter J.P. 1997. The endocrinology of stress // Fish stress and health in aquaculture. Society for Experimental Biology Seminar. Series 62. Cambridge: Cambridge University Press. P. 95.

Takeda T., Yamasaki K., Itazawa Y. 1987. Effect MS-222 on respiration and effectiveness of artificial gills irrigation by anaestetic solution in carp // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 53. № 10. P. 1701.

Thomas P., Robertson L. 1991. Plasma cortisol and glucose stress responses of red drum (*Sciaenops ocellatus*) to handling and shallow water stressors and anesthesia with MS-222, quinaldine sulfate and metomidate // Aquaculture. V. 96. № 1. P. 69.

Trushenski J.T., Bowker J.D., Cooke S.J. et al. 2013. Issues regarding the use of sedatives in fisheries and the need for immediate-release options // Transactions of the American Fisheries Society. V. 142. Iss. 1. P. 156. https://doi.org/10.1080/00028487.2012.732651

Valentim A.M., Félix L.M., Carvalho L. et al. 2016. A New anaesthetic protocol for adult zebrafish (*Danio rerio*): Propofol combined with lidocaine // PLOS ONE. V. 11. P. 1. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147747

Veenstra R.S., Balon E.K., Flegler-Balon Ch. 1987. Propanidid – a usefull anaesthetic for studying blood circulation in early development of fish // Can. J. Zool. V. 65. № 5. P. 1286.

Velisek J., Stejskal V., Kouřil J., Svobodová Z. 2009. Comparison of the effects of four anaesthetics on biochemical blood profiles of perch // Aquacult. Res. V. 40. Iss. 3. P. 354. https://doi.org/doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02102.x

Vijayan M.M., Pereira C., Grau E.G., Iwama G.K. 1997. Metabolic responses associated with confinement stress in tilapia: the role of cortisol // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 116C. P. 89.

Wang Y., Wilkie M.P., Heigenhauser G.J.F., Wood C.M. 1994. The analysis of metabolites in rainbow trout white muscle: A comparison of different sampling and processing methods // J. Fish Biol. V. 45. № 5. P. 855. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb00950.x

Weber R.A., Peleteiro J.B., Garcia-Martín L.O.G., Aldegunde M. 2009. The efficacy of 2-phenoxyethanol, metomidate, clove oil and MS-222 as anaesthetic agents in the Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup 1858) // Aquaculture. V. 288. Iss. 1–2. P. 147. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.11.024

Wendelaar Bonga S.E. 1997. The stress response in fish // Physiol. Rev. V. 77. P. 591. https://doi.org/10.1152/physrev.1997.77.3.591

Weyl O.L., Kaiser H., Hecht T. 2008. On the efficacy and mode of action of 2-phenoxyethanol as an anaesthetic for goldfish, *Carassius auratus* (L.), at different temperatures and concentrations // Aquacult. Res. V. 27. Iss. 10. P. 757. https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1996.t01-1-00791.x

White H.I., Hecht T., Potgieter B. 1996. The effect of four anaesthetics on *Haliotis midae* and their suitability for application in commercial abalone culture // Aquaculture. V. 140. № 1–2. P. 145.

Witeska M., Dudyk J., Jarkiewicz N. 2015. Haematological effects of 2-phenoxyethanol and etomidate in carp (*Cyprinus carpio* L.) // Vet. Anaesth. Analg. V. 42. Iss. 5. P. 537. Epub 2014 Dec 29. https://doi.org/10.1111/vaa.12242

Woolsey J., Holcomb M., Ingermann R.L. 2004. Effect of temperature on clove oil anesthesia in steelhead fry // North Am. Aquaculture. V. 66. Iss. 1. P. 35. https://doi.org/10.1577/A03-008

Wright S., Forster M.E. 2005. Anaesthetic effects on the hepatic portal vein and on the vascular resistance of the tail of the chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Fish Physiol. Biochem. V. 31. Iss. 1. P. 11.

Yanar M., Kumlu M. 2001. The Anaesthetics Effects of Quinaldine Sulphate and/or Diazepam on Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*) Juveniles // Turk. J. Vet. Anim. Sci. V. 25. Iss. 2. P. 185.

Yin M., Batty R.S., Franklin C.E., Johnston I.A. 1995. The influence of temperature and activity on oxygen consumption of larval herring (*Clupea harengus* L.) // Oceanol. Limnol. Sin. V. 26. № 3. P. 285.

Yokoyama Y., Azuma Y., Sakaguchi M., et al. 1996. ^{31}P NMR study of bioenergetic changes in carp muscle with cold-CO_2 anethesia and non-destructive evaluation of freshness // Fish. Sci. V. 62. № 2. P. 267.

Yokoyama Y., Kawai F., Kanamori M. 1993. Effect of cold CO_2 anesthesia on postmortem levels of ATP-related compounds, pH, and glycogen in carp muscle // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 59. № 12. P. 2047.

Yoshikawa H., Yokoyama Y., Ueno S., Mitsuda H. 1991a. Changes of blood gas in carp, *Cyprinus carpio*, anesthetized with carbon dioxide // Comp. Biochem. Physiol. V. 98A. № 3–4. P. 431.

Yoshikawa H., Yokoyama Y., Ueno S., Mitsuda H. 1991b. Electroencephalographic spectral analysis in carp, *Cyprinus carpio*, anesthetized with high concentrations of carbon dioxide // Comp. Biochem. Physiol. V. 98A. № 3–4. P. 437.

Zahl I.H., Kiessling A., Samuelsen O.B., Hansen M.K. 2009. Anaesthesia of Atlantic cod (*Gadus morhua*) – Effect of pre-anaesthetic sedation, and importance of body weight, temperature and stress // Aquaculture. V. 95. Iss. 1–2. P. 52. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.06.019

Zahl I.H., Kiessling A., Samuelsen O.B., Hansen M.K. 2010a. Anaesthesia of Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglosus*) – effect of pre-anaesthetic sedation and importance of body weight and water temperature // Aquacult. Res. V. 42. Iss. 9. P. 1235. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02711.x

Zahl I.H., Kiessling A., Samuelsen O.B., Olsen R.E. 2010b. Anesthesia induces stress in Atlantic salmon (*Salmo salar*), Atlantic cod (*Gadus morhua*) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) // Fish Physiol. Biochem. V. 36. Iss. 3. P. 719. https://doi.org/10.1007/s10695-009-9346-2

Zahl I.H., Samuelsen O.B., Kiessling A. 2011. Anaesthesia of farmed fish: Implications for welfare // Fish Physiol. Biochem. V. 38. Iss. 1. P. 201. https://doi.org/10.1007/s10695-011-9565-1

Functional Effects of the Use of Anesthetics on Bony Fish (a Brief Overview)

A. A. Soldatov[1, 2, *]

[1]*Institute of Biology of Southern Seas Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

[2]*Sevastopol State University, Sevastopol, Russia*

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

Information on the functional aspects of the influence of more than 25 types of chemicals and physical factors used for anesthesia on bony fish has been summarized. It has been shown that most narcotic agents have a pronounced stressful effect on the fish organism and radically change their state (MS-222, 2-phenoxyethanol, benzocaine, quinaldine, propoxate, immobilization, cold shock, etc.). Many of these agents have caused a functional response at the level of individual physiological systems (respiration, blood circulation, blood) and changed the characteristics of the course of metabolic processes. It has been concluded that the use of anesthetics in the practice of scientific research should be differentiated. For example, the use of isoeugenol (AQUI-S) has no effect on the level of cortisol and catecholamines in the blood. Propanidide and urethane are neutral agents concerning the respiratory and circulatory systems. Alflaxalone and ketamine have not affected cardiac rhythm. Hematological parameters have not changed significantly in the case of thiopental use. The processes of carbohydrate metabolism in fish tissues have been insensitive to the following anesthetics: isoeugenol (AQUI-S), urethane, hydrochloride, as well as the combination of quinaldine with muscle relaxant (diazepam). An analysis of the stages of narcotic state development in fish has revealed the advantage of using urethane, hydrochloride, clove oil and AQUI-S. For these types of anesthesia, the development of the state of excitement has not been observed, and individuals of many species immediately have turned to the resting stage, which is most suitable for carrying out the manipulations with fish (loss of pain sensitivity). Taking into account the above information in scientific practice, one can reduce the incidental functional effects caused by the experimental manipulations, as well as the use of separate narcotic agents. This should provide the opportunity to obtain more reliable results, especially during experimental work.

Keywords: anesthesia, stress, respiration, blood circulation, blood, metabolism, fish

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 67–76

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 577.322:597-151

ЭПЕНДИМИНЫ: НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ ОБ УЧАСТИИ В РЕГУЛЯЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ У КОСТИСТЫХ РЫБ (ОБЗОР)

© 2021 г. Д. В. Гарина*

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

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

Поступила в редакцию 06.12.2019 г.
После доработки 29.06.2020 г.
Принята к публикации 03.08.2020 г.

Проанализированы и обобщены сведения о секреторных гликопротеинах костистых рыб – эпендиминах, являющихся основным белковым компонентом спинномозговой жидкости. В дополнение к давно известным функциям белков (участие в процессах обучения, консолидации памяти, регенерации нервной ткани) приведены сведения о новых функциях эпендиминов, которые появились в последние десятилетия: участие в холодовой акклимации, регуляции агрессивности и социального статуса, сезонных репродуктивных циклов и связанных с ними миграционных процессов, болезненных и патологических состояний организма и некоторых других. Приводятся предполагаемые молекулярные механизмы вовлечения эпендиминов в регуляцию адаптивных физиологических и поведенческих реакций у костистых рыб.

Ключевые слова: секреторные гликопротеины, эпендимины, костистые рыбы, поведенческие и физиологические реакции

DOI: 10.31857/S0320965221010034

Эпендимины костистых рыб – уникальные секреторные гликопротеины, являющиеся преобладающим белковым компонентом спинномозговой жидкости (Hoffmann, Schwarz, 1996; Ganss, Hoffmann, 2009). Свое название эпендимины (**Эп**) получили по месту их первоначального обнаружения – в зоне эпендимы (Benovitz, Shashoua, 1977), хотя впоследствии было показано, что белки синтезируются фибробластоподобными клетками внутреннего слоя мягкой мозговой оболочки мозга (Hoffmann, Schwarz, 1996).

Первоначально Эп были обнаружены в мозге серебряных карасей *Carassius auratus* после обучения их новому способу плавания: их метаболизм значительно усиливался после приобретения рыбами навыка, вследствие чего функцию новых белков связывали с обеспечением пластичности нервной системы рыб (Shashoua, 1976, 1985). Синтез белков также увеличивался при регенерации зрительного нерва (Thormodsson et al., 1992). Характерной чертой новых гликопротеинов являлась их полимеризация в нерастворимый фиброзный матрикс в бескальциевой среде. Предполагалось, что данный процесс играет важную роль в молекулярных механизмах, обеспечивающих обучение и память (Shashoua, 1985, 1988). В частности, высказывалось мнение, что под влиянием обучения происходит истощение внеклеточного Ca^{2+}, в результате чего формируется внеклеточный матрикс и увеличивается эффективность синапсов (Shashoua, 1985). По мнению других авторов (Ganss, Hoffmann, 2009), конформационные изменения молекулы Эп, вызванные взаимодействием с Ca^{2+}, необходимы для взаимодействия Эп с компонентами внеклеточного матрикса (фибриллами коллагена), и это дает основание предполагать, что Эп играют важную роль в процессах клеточной адгезии и миграции. Однако авторы обращают внимание, что точный способ такого взаимодействия до сих пор не установлен.

Интерес к Эп вызван их высокой значимостью для организма рыб, о чем свидетельствует их обилие в спинномозговой жидкости и мозге, участие в процессах консолидации памяти и регенерации нервной ткани, эволюционная древность (Suárez-Castillo et al., 2007; McDougall et al., 2018). Несмотря на то, что молекулярные механизмы участия Эп в процессах пластичности нервной системы, регенерации нервной ткани рыб отчасти расшифрова-

Сокращения: Эп – эпендимины; ГРФ – гонадотропин-рилизинг-фактора.

ны (Adams et al., 2003; Ganss, Hoffmann, 2009 и др.), остается немало “белых пятен” в исследовании роли этих гликопротеинов в реализации адаптивных поведенческих и физиологических реакций у костистых рыб. Благодаря использованию новых, широко применяемых в последние десятилетия методов молекулярной биологии накапливаются сведения о том, что Эп участвуют в холодовой акклимации, сезонных репродуктивных процессах и связанной с ними миграции, регуляции агрессивности и социального статуса, проявляют себя при гипоксии мозга, инфекционных и воспалительных заболеваниях (Smith et al., 1996; Tang et al., 1999; Tsoi et al., 2004; Chen et al., 2008; Zhang et al., 2009; Sneddon et al., 2011; Palstra et al., 2015; Thörnqvist et al., 2015; Brown et al., 2016; Polinski et al., 2016 и др.).

Цель настоящего обзора – обобщение и анализ последних сведений об участии Эп в регуляции физиологических и поведенческих реакций костистых рыб. Вопросы происхождения и эволюции Эп, локализации и распределения их во внеклеточных жидкостях организма рыб будут рассмотрены здесь кратко.

Базовые представления о структуре и эволюции эпендиминов и эпендимин-подобных белков

Изначально предполагали, что существует три различных белка, названных α-, β- и γ-эпендимин. Это предположение базировалось на том, что при электрофорезе экстракта мозга обученных золотых рыбок в полиакриламидном геле в денатурирующих условиях появлялись три специфических белковых комплекса с молекулярными массами 37, 32 и 26 кДа (Shashoua, 1976). Впоследствии было показано, что существуют всего два гликопротеина – β и γ, с молекулярной массой 37 и 31 кДа соответственно, – которые имеют очень сходный аминокислотный состав (Schmidt, Shashoua, 1983) и различаются в основном углеводной частью. β- и γ-эпендимины серебряного карася синтезируются из предшественников, кодируемых двумя высоко гомологичными генами. Препроэпендимин-I является основным, но не единственным предшественником β-эпендимина, тогда как препроэпендимин-II является предшественником γ-эпендимина. Оба предшественника состоят из 216 аминокислотных остатков, включая два потенциальных сайта N-гликозилирования (Königstorfer et al., 1989). Эпендимины β и γ могут превращаться в димеры, соединяясь дисульфидными мостиками (Schmidt, Shashoua, 1981).

Некоторое время считалось, что Эп имеются исключительно у костистых рыб и не имеют аналогов среди других белков (Königstorfer et al., 1989). В настоящее время показано, что семейство эпендимин-подобных белков (Epdr) значительно обширнее, чем считали ранее (Suárez-Castillo, García-Arrarás, 2007; McDougall et al., 2018). Эти белки были обнаружены не только у других групп позвоночных, включая амфибий и млекопитающих, но и у вторичноротых беспозвоночных (иглокожих) и первичноротых. Выделено четыре группы родственных белков в соответствии с их аминокислотным составом и картиной ветвления генетического древа: 1-я группа белков синтезируется в мозге, специфична для костистых рыб и включает в себя исходные описанные Эп; 2-я группа белков синтезируется в немозговых тканях рыб; 3-я группа белков синтезируется в нескольких тканях, по-видимому, специфична для вторичноротых; 4-я группа, обнаруженная у вторично- и первичноротых беспозвоночных, с широкой картиной экспрессии, вероятно, представляет собой эволюционных предков Эп (Suárez-Castillo, García-Arrarás, 2007). Характерной чертой всего семейства Epdr является высокая видовая специфичность входящих в него белков. Белки даже 1-й группы, которые можно условно назвать “классическими”, сильно различаются по своей структуре у рыб разных видов (Müller-Schmid et al., 1992, 1993; Orti, Meyer, 1996). Так, только 40–42% аминокислотного состава Эп радужной форели *Oncorhynchus mykiss* идентичны таковому серебряного карася. Кроме того, Эп радужной форели, по-видимому, не образуют димеров (Müller-Schmid et al., 1992). Сравнение кДНК Эп представителей отрядов Siluriformes, Gymnotiformes и Characiformes с уже известными последовательностями нуклеотидов в кДНК Эп карповых рыб (*Carassius auratus, Cyprinus carpio, Danio rerio*), лосося *Salmo salar*, щуки *Esox lucius* и сельди *Clupea harengus* показало, что отличия в составе составляют до 60% (Orti, Meyer, 1996).

В дальнейшем в обзоре речь пойдет о белках из первой, “классической” группы, специфичных для костистых рыб (Эп).

Синтез и локализация эпендиминов в мозге. Распределение во внеклеточных жидкостях организма рыб

Локализация Эп была впервые показана с помощью иммунофлуоресценции в эпендимальной зоне оптического тектума серебряного карася (Benowitz, Shashoua, 1977), и, кроме того, в культуре эпендимальных клеток происходил биосинтез Эп (Majocha et al., 1982). Однако впоследствии на другом модельном виде, *Brachydanio rerio*, применение гибридизации *in situ* позволило более точно установить, что Эп синтезируются не клетками эпендимы, а фибробластоподобными клетками внутреннего слоя мягкой оболочки мозга (Sterrer et al., 1990; Hoffmann, 1992). Удалось также определить сроки появления Эп в онтогенезе *Brachydanio rerio*: через 48–72 ч после оплодотворения, еще до вылупления личинок (Sterrer et al.,

1990). В дальнейшем место синтеза Эп в мозге костистых рыб и их последующее распределение, сроки начала синтеза в онтогенезе были подробно изучены с помощью комплекса методов, включающего радиоиммунный анализ (Schmidt, Lapp, 1987), нозерн-, саузерн- и вестерн-блоттинг, гибридизацию *in situ* (Sterrer et al., 1990) и ряд других. Так, применение радиоиммунного анализа показало, что Эп широко распространены во многих областях мозга серебряного карася и особенно обильно представлены в мезенцефалоне. В оптическом тектуме, покрышке среднего мозга и в ядрах блуждающего нерва Эп составляли соответственно 3.2, 2.8 и 3.5% от общего содержания белка. Однако наибольшая концентрация Эп (15.4%) содержится во внеклеточной жидкости головного мозга, включая спинномозговую жидкость (СМЖ). Концентрация Эп была ниже в областях мозга, содержащих мало нейронов и много глиальных и волокнистых элементов (Schmidt, Lapp, 1987). Иммуноокрашивание с помощью поликлональной антисыворотки показало наличие Эп, кроме внутреннего и промежуточного слоя мягкой мозговой оболочки, в наружной стенке капилляров мозга, в популяции гранулярных клеток, расположенных около желудочков мозга или изредка в самих желудочках, лимфоцитах, ассоциированных с гранулярными клетками, а также хороидном плексусе и некоторых других структурах мозга (Lakos et al., 1994).

Необходимо отметить, что структурная организация мозговых оболочек низших позвоночных сильно отличается от таковой у млекопитающих. У костистых рыб имеются внутренняя, покрывающая непосредственно центральную систему, и внешняя мозговые оболочки, разделенные межоболочечной жировой тканью и перименингеальной жидкостью (ПМЖ), также называемой экстрадуральной жидкостью. По мнению некоторых авторов (Hoffmann, 1992), эта структура может быть сравнима с паутинной оболочкой мозга у млекопитающих. Наибольшая концентрация Эп отмечена в СМЖ; в ПМЖ их содержание ниже, поскольку она представляет собой смесь СМЖ и сыворотки крови. Как и у млекопитающих, распределение эпендиминов в пределах мозга, вероятно, происходит через околососудистые пространства (цит. по: Hoffmann, 1992).

Участие эпендиминов в холодовой акклимации костистых рыб

Анализ публикаций, вышедших в последние десятилетия, показал важную роль Эп в регуляции ранее не отмеченных функций у рыб, в частности холодовой акклимации (Tang et al., 1999; Chen et al., 2008). При понижении температуры воды с 25 до 6°C и с 25 до 12°C у карпа *Cyprinus carpio* и у *Danio rerio* соответственно усиливалась экспрессия Эп в мозге. Возрастание экспрессии Эп начиналось через 2 ч и достигало максимума через 12 ч после начала холодовой акклимации: в 10 и в 7 раз у карпа и данио рерио соответственно, и этот уровень экспрессии сохранялся в течение всего времени воздействия низкой температуры (48 ч). Характерно, что концентрация растворимой формы Эп не изменялась во время холодовой акклимации, однако, содержание волокнистых нерастворимых полимеров увеличивалось через 24 ч экспозиции вдвое (Tang et al., 1999). Указанные факты свидетельствуют в пользу гипотезы о том, что конформационное изменение молекул Эп (образование волокнистых полимеров) под воздействием ионов кальция, необходимое для их взаимодействия с компонентами внеклеточного матрикса (Hoffmann, 1994; Ganss, Hoffmann, 1993, 2009), играет важную роль в процессах клеточной адгезии и миграции клеток при регенерации тканей в условиях холодового стресса. В частности, установлено, что акклимация к холоду сопровождается увеличением скорости поглощения Ca^{2+} в эндоплазматическом ретикулуме сердечной мышцы форели и уменьшением – у карпа (Aho, Vornanen, 1998). Кроме того, две трети Ca^{2+} в спинномозговой жидкости радужной форели были связаны с белками (Königstorfer et al., 1989). Эти факты дали основание некоторым авторам полагать, что Эп участвуют в поддержании кальциевого гомеостаза в мозге рыб при холодовой акклимации, однако отмечалось, что данная гипотеза требует проверки (Tang et al., 1999).

В более поздних исследованиях был проведен масштабный поиск генов, ответственных за адаптивные перестройки организма холодолюбивых видов рыб, эволюционировавших в условиях замерзающего Южного океана. Было показано, что эволюция в условиях постоянного холода привела к значительным транскриптомным сдвигам и увеличению числа генов у антарктических нототениевых рыб по сравнению с родственными и неродственными видами рыб умеренных широт. Так, у антарктического клыкача *Dissostichus mawsoni* широкомасштабное секвенирование РНК мозга, печени, головной почки и яичника с последующим сравнительным анализом транскриптома тканей с таковым теплолюбивых видов рыб выявили среди 6208 уникальных кодирующих белки генов 177 семейств, которые экспрессировались у холодолюбивых видов значительно сильнее. Путем сравнительной геномной гибридизации четырех пар антарктических и неантарктических видов нототениевых рыб было обнаружено 118 генов, многие из которых относились к семействам генов с повышенной экспрессией и дупликацией в геноме. Совместно эти гены могут усиливать целый ряд биологических процессов, включающих синтез, фолдинг и распад белка, липидный обмен, антиоксидантную защиту, антиапоптоз, врожденный иммунитет и хориогенез (формирование оболоч-

ки икринки), обеспечивая в совокупности адаптацию к стрессу и повреждающему действию холода и высокого содержания кислорода в воде в течение жизни нототениевых рыб. Среди этих генов был обнаружен и ген, кодирующий Эп, уровень экспрессии которого в мозге клыкача в несколько раз превышал таковой теплолюбивых видов (по: Chen et al., 2008).

Роль эпендиминов в регуляции сезонного репродуктивного цикла у рыб и связанных с ним миграционных процессов

У многих позвоночных животных, в том числе рыб, репродуктивные процессы регулируются сезоном, что необходимо для согласованности периода размножения с наиболее благоприятными для выживания и развития потомства условиями внешней среды (Zhang et al., 2009). Внешние стимулы окружающей среды (температура, фотопериод) влияют на эндокринную систему гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси рыб (Blazquez et al., 1998; Peter, Crim, 1979), запуская дифференциальную экспрессию генов. В последнее время стало известно, что сезонная экспрессия ряда генов, кодирующих нейрогипофизарные гормоны, ферменты синтеза и белки сигнальных путей, может быть использована для исследования связи внешних факторов окружающей среды с репродуктивными циклами у рыб. В частности, было обнаружено, что у костистых рыб ароматаза b (Pasmanik, Callard, 1988; Gelinas et al., 1998), рецепторы гонадотропин-рилизинг-фактора (ГРФ) (Jodo et al., 2005), декарбоксилаза глутаминовой кислоты (Lariviere et al., 2005), холецистокинин (Peyon et al., 1999), препротахикинин (Peyon et al., 2000) и секретогранин-II (Samia et al., 2004) имеют сезонные профили экспрессии, коррелирующие с сезонными изменениями размеров гонад и уровня половых стероидов в сыворотке. С помощью метода ДНК-микрочипов была предпринята попытка отследить глобальные изменения экспрессии генов в нейроэндокринных системах костистых рыб на протяжении годового репродуктивного цикла (Zhang et al., 2009). Было установлено, что уровень экспрессии 837 генов в гипоталамусе и теленцефалоне самок серебряного карася *Carassius auratus* зависел от сезона и стадии репродуктивного цикла рыб. При этом ключевым фактором внешней среды, осуществляющим регуляцию экспрессии генов, являлся, по-видимому, фотопериод, поскольку экспозиция карасей в октябре при длине светового дня, характерной для мая, приводила к усилению экспрессии группы генов, кодирующих изотоцин, препроэпендимин II, гамма2-субъединицу ГАМК А-рецептора, кальмодулин, ароматазу b. Гены, ответственные за синтез гормонов и белков, вовлеченных в сигнальный путь рецепторов, сопряженных с G-белком, и передачу нервных импульсов, наиболее активно экспрессировались в период между подготовкой к нересту и регрессией гонад. Наибольший уровень экспрессии Эп у самок серебряного карася наблюдался в преднерестовый период в стадии половой зрелости (май), далее, после нереста, в стадии регрессии гонад (июль–август) показатель резко снижался, затем, в ранней стадии развития гонад (осенне-зимний период) снова постепенно увеличивался (Zhang et al., 2009).

Однако синтез Эп в мозге рыб не только тесно связан с сезонными репродуктивными циклами у рыб, демонстрируя наивысшую активацию в период подготовки рыб к нересту – процессу, энергоемкому и требующему активации многих жизненно важных систем организма и сопровождающемуся значительными гормональными перестройками. В последние годы появились свидетельства того, что у проходных видов рыб Эп является важным звеном окончательного полового созревания и пускового механизма начала нерестовой миграции, осуществляя связь между обонятельной чувствительностью и экспрессией ГРФ в мозге (Palstra et al., 2015). Запахи нерестилища, запечатленные в памяти молоди лососевых рыб, скатывающейся после вылупления в море, впоследствии помогают найти ей путь к месту нереста (Ueda, 2011). Было предположено, что между ощущением географического положения рыбы, идущей на нерест, и половым созреванием должна быть тесная связь (Wisby, Hasler, 1954). Молекулярный механизм такой связи был выявлен у кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum (Palstra et al., 2015). Оценивали уровень экспрессии генов в обонятельных розетках кеты на протяжении ее миграционного пути от морского побережья до 75 км вверх по реке к месту нереста. Показано, что по мере продвижения рыбы к месту нереста нарастает содержание прогестерона и снижается уровень тестостерона и эстрадиола в плазме, возрастает уровень экспрессии гена β-субъединицы лютеинизирующего гормона и ГРФ лососевых в мозге, что характеризует процесс полового созревания. Масштабное секвенирование РНК выявило 75 известных и 27 неизвестных генов лососевых, относящихся к обонянию, из них 13 генов экспрессировались различно у рыб, отловленных у побережья и в реке на нерестилище. Большинство из них кодируют обонятельные рецепторы, а три отвечают за экспрессию потенциальных сигнальных молекул: Эп, ольфактомедины и ГРФ. Экспрессия Эп была выше у рыб, отловленных на нерестилище, что позволило предположить, что он участвует в восстановлении обонятельной импринтинговой памяти, которая формируется у молоди в процессе скатывания в океан. Это предположение подкрепляется сведениями о том, что 1) у мигрирующей чавычи *Oncorhynchus tshawytscha*, идущей на нерест в осенний и весенний период в реку Фезер

(Калифорния), уровень экспрессии Эп был значительно выше, чем у особей из океана (Bernier et al., 2008); 2) препроэпендимин II играет важную роль как нейрональный посредник в процессах обонятельного восприятия половых феромонов в теленцефалоне золотой рыбки (Lado et al., 2013). Экспрессия Эп и ГРФ увеличилась у карася после воздействия феромона PGF2α, что подразумевает сходную функциональную взаимосвязь между обонятельной рецепцией и половым созреванием, как у мигрирующего лосося. Ольфактомедины (olf4 и olf3A) при этом также рассматриваются в качестве сигнальных молекул, играющих важную роль в передаче обонятельных сигналов в другие части мозга и обеспечивающих функциональную связь обоняния с половым созреванием через ГРФ. И наконец, ГРФ почти не экспрессировался в обонятельных розетках, что указывает на то, что обонятельные сигналы не могут непосредственно активировать синтез ГРФ в мозге и влиять тем самым на созревание рыб, а в процессе участвуют промежуточные посредники – эпендимины и ольфактомедины (по: Palstra et al., 2015).

Эпендимины и социальное доминирование у рыб

Как известно, агрессивное поведение – сложная форма поведения животных, которая регулируется множеством физиологических факторов и факторов окружающей среды (Nelson, Trainor, 2007). Существует большое количество данных о том, что особи, разные по агрессивности и вследствие этого – социальному статусу, различаются по целому ряду физиолого-биохимических параметров. В частности, субординанты имеют более высокий уровень гормонов стресса (Pottinger, Carrick, 2001; Jeffrey et al., 2012 и др.), хронически активированную серотонинергическую систему мозга (Winberg, Nilsson, 1993), сниженную скорость метаболизма и роста (Gilmour et al., 2005, 2012), по сравнению с доминантными особями. Как отмечают некоторые авторы (Backström, Winberg, 2017), у костистых рыб социальное положение может иметь очень существенное и долгосрочное влияние на их жизнь, определяя возраст полового созревания, начало миграции и даже пол у некоторых видов рыб. Установлено, что время выхода личинок атлантического лосося *Salmo salar* L. из нерестовых гнезд находится в зависимости от их стрессоустойчивости, обусловленной врожденными характеристиками нервной системы. В частности, молодь лосося, которая выходит из гнезд последней и обладает меньшей смелостью и агрессивностью, отличается повышенной серотонинергической активностью заднего мозга, повышенной экспрессией мРНК, кодирующей рецепторы серотонина 1A (5-HT1A), белок, связанный с рецептором ГАМК A, и Эп (Thörnqvist et al., 2015).

В исследовании, целью которого было изучить, влияет ли доступность корма и угроза хищника на поведение особей радужной форели *Oncorhynchus mykiss* с исходно высокой и сниженной смелостью (определяемых на основании предварительных экспериментов), было показано, что поведение “смелых” особей отличается большей пластичностью (в проявлениях неофобии и двигательной активности) в ответ на действие этих двух факторов, в то время как поведение “пугливых” изменяется мало. При этом возросший риск появления хищника приводил к увеличению экспрессии трех генов, ответственных за регуляцию смелости, аппетита и стресс-реакцию – Эп, кортикотропин-рилизинг фактора (КРФ) и ГАМК, однако не изменял уровень кортизола в плазме крови (Thomson et al., 2012). Аналогичным образом, при исследовании профилей экспрессии генов в мозге радужной форели у трех групп рыб, различающихся по социальному статусу, – доминантных (лидеры), субдоминантных (особи, становящиеся лидерами после удаления первых) и субмиссивных (низкоранговые особи) – экспрессия гена, кодирующего Эп, была значительно выше у субдоминантных по сравнению с доминантными особями форели. При инъецировании антител к Эп субдоминантным особям *Danio rerio* последние демонстрировали усиление агрессивности и конкурентоспособности (Sneddon et al., 2011). Таким образом, в настоящее время Эп рассматривается в качестве белка, вовлеченного в контроль агрессии и социального статуса, при этом уровень экспрессии его гена в мозге рыб находится в обратной зависимости от агрессивности и социального статуса особи.

Связь эпендиминов с патологическими состояниями в организме рыб

Воздействие гипоксии. Известно, что на синтез белка в организме рыб затрачивается более 40% всего кислорода, потребляемого рыбой. Было показано, что при аноксии у обыкновенного карася *Carassius carassius* избирательно снижается скорость синтеза белка в мышцах и печени, что приводит к снижению общего потребления энергии, и одновременно поддерживается прежний, характерный для нормоксии, уровень синтеза белка в мозге (Smith, Houlihan, 1995; Smith et al., 1996). Однако оставалось неясным, поддерживается ли постоянный уровень экспрессии для всех белков мозга, или усиливается уровень экспрессии одних белков и снижается – других. В мозге карася, подвергшегося 1- и 7-дневной аноксии, было идентифицировано 10 белков, уровень синтеза которых был различен при нормоксии и аноксии. При этом 9 из них (креатинкиназа, фруктозобис-

фосфат-альдолаза, глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа, триозофосфатизомераза, лактатдегидрогеназа, митохондриальный зависимый от напряжения анионный канал (VDAC), гефилтин, дегидропиримидиназо-подобный белок 3, VAT-1) снижали свой уровень экспрессии, и лишь один – предшественник Эп – увеличивал уровень экспрессии. Авторами было выдвинуто предположение, что Эп, обладая способностью снижать аккумуляцию ионов кальция в клетке (Shashoua et al., 2003), снижает возможность апоптоза. Кроме того, Эп выполняет ряд регенеративных и когнитивных функций, свойственных гефилтину, дегидропиримидиназо-подобному белку 3 и VAT-1. Возрастание уровня его экспрессии в мозге карася при аноксии также отчасти восполняет снижение экспрессии белка VDAC, предотвращающего апоптоз (Smith et al., 2009).

Воспалительные и инфекционные заболевания. Исследовали транскриптом головной почки нерки *Oncorhynchus nerka* на ранней (2–3 недели) стадии инфицирования реовирусом рыб (PRV), вызывающим воспаление сердечной и скелетных мышц (Polinski et al., 2016). ПЦР в реальном времени подтвердил повышенную транскрипцию Эп, а не генов классических противовирусных или воспалительных белков (интерферон, белок устойчивости к миксовирусу (Mx), интерлейкины 1β (IL-1β, IL-8)) во время развития ранней инфекции PRV. Необходимо отметить, однако, что активация экспрессии была непродолжительной и наблюдалась только в этой временнóй точке (21 сут после заражения), и не наблюдалась в более поздний период (34 и 62 сут), когда развивалась уже зрелая фаза инфекции.

Тот факт, что изменение уровня транскрипции Эп может сопровождать иммунологические, воспалительные или клеточные репаративные реакции у рыб, подтверждается и результатами других работ. В частности, экспрессия Эп была повышена в печени атлантического лосося после воздействия бактериального патогена *Aeromonas salmonicida* (Tsoi et al., 2004), в печени медаки *Oryzias latipes*, подвергшейся воздействию диоксина (Volz et al., 2006), и в дистальном отделе кишечника атлантического лосося *Salmo salar*, питавшегося кормом с добавлением рыжиков, – посевной масличной культуры, вызывающей воспаление кишечника. В последнем случае увеличение экспрессии Эп сопровождалось гистопатологическими изменениями ткани кишечника, указывающими на увеличение клеточного обмена и регенерацию поврежденной кишечной ткани. Это дало основание авторам назвать Эп новым биомаркером воспаления кишечника атлантического лосося (Brown et al., 2016). Ранее было показано, что гомолог гена Эп сверхэкспрессируется при регенерации кишечной ткани в желудочно-кишечном тракте некоторых беспозвоночных (Suarez-Castillo et al., 2004; Zheng et al., 2006).

Участие эпендиминов в болевой рецепции у рыб. С помощью метода ДНК-микрочипов исследовали ноцицептивную рецепцию в трех отделах мозга – переднем, среднем и заднем – у двух видов рыб: карпа *Cyprinus carpio* и радужной форели *Oncorhynchus mykiss*. Было показано, что ряд генов, участвующих в ноцицепции у млекопитающих, таких как нейротрофический фактор мозга (BDNF) и рецептор каннабиноида CB1, реагировали повышенной экспрессией на болевое воздействие у рыб. Экспрессия гена, кодирующего предшественник Эп, возрастала через 1.5 ч в среднем мозге карпа (в 1.3 раза), но в то же время снижалась в заднем мозге (в 1.8 раза). Через 6 ч после воздействия экспрессия гена в заднем мозге также была снижена (в 1.4 раза) (Reilly et al., 2008).

Молекулярные механизмы вовлечения ЭП в регуляцию физиологических и поведенческих реакций у рыб

Мы уже упоминали о том, что вплоть до сегодняшнего дня молекулярные механизмы вовлечения Эп в регуляцию физиологических и поведенческих реакций у рыб расшифрованы не полностью, однако можно выделить два основных свойства молекулы Эп, дающих, на наш взгляд, ключ к разгадке этих механизмов: 1) Эп – белок клеточной адгезии, конформация которого зависит от содержания ионов Ca^{2+} во внеклеточном пространстве (Ganss, Hoffmann, 1993, 2009); 2) Эп – нейротрофический фактор, оказывающий сходные с другими нейротрофическими факторами (BDNF, NGF, NT-3) протекторные функции на нервную ткань (Adams et al., 2003; Saif, 2004).

Действительно, несмотря на высокую видоспецифичность Эп, одним из наиболее консервативных участков в структуре белка является наличие остатков сиаловой кислоты в N-связанном остатке углевода – структуре, ответственной за кальций-связывающую способность Эп, как это показано и для других внеклеточных белков матрикса, в частности, фибриногена (Ganss, Hoffmann, 1993, 2009). Эп связывают 66% растворенного в спинномозговой жидкости рыб Ca^{2+} (Ganss, Hoffmann, 1993). Связанная форма Эп ассоциирована с внеклеточным матриксом, в основном с фибриллами коллагена (Schwarz et al., 1993). Отмечается, что точный способ такого взаимодействия пока неизвестен, однако, способность Эп связывать кальций может быть важна для этой ассоциации, поскольку известно, что самосборка внеклеточного матрикса является Ca^{2+}-зависимой (Yurchenco, Schittny, 1990). Синтез Эп увеличивался в зрительном нерве золотой рыбки во время его регенерации (Thormodsson et al., 1992). Кроме

того, Эп могут служить субстратом для роста аксонов из сетчатки золотых рыбок – эффект, аналогичный таковому растворимой формы аксонина-1, секретируемого аксоном гликопротеина, который несет эпитоп L2/HNK-1 и накапливается в спинномозговой жидкости рыб (по: Hoffmann, 1992).

Сведения о том, что молекула Эп обладает свойствами, подобными таковым у нейротрофических факторов, получены группой ученых, которые синтезировали пептид CMX-8933, имитирующий фрагмент Эп серебряного карася, и изучили его молекулярные функции (Adams et al., 2003). Пептид состоит из восьми аминокислот, находящихся в натуральном белке на позициях 78–85. Было установлено, что обработка культуры нейробластомы мыши (NB2a) пептидом CMX-8933 активирует транскрипционный фактор AP-1, который вовлечен в широкий диапазон клеточных процессов, таких, как пролиферация клеток, их выживание, дифференциация и смерть (Shaulian, Karin, 2002). Показано, что AP-I является активатором супероксиддисмутазы (СОД): предварительная обработка первичной культуры клеток коры мозга крысы трифлуорометил-пиримидин-карбоксилатом (TFPC), специфическим ингибитором AP-I, значительно снижала или полностью ингибировала синтез СОД (Saif, 2004). Данные результаты позволили приблизиться к пониманию молекулярной функции Эп в снижении последствий окислительного стресса для клеток головного мозга. С другой стороны, CMX-8933 увеличивал ферментативную активность c-Jun N-концевой киназы (JNK), фосфорилирование белков JNK и c-Jun и титры мРНК c-Jun и c-Fos в клетках. Было показано, что активация AP-1 пептидом CMX-8933 происходит через митоген-активируемый протеинкиназный путь (Adams et al., 2003). Предложена модель, согласно которой AP-1, активированный JNK, содержащий компоненты c-Jun и c-Fos, функционирует на вершине иерархии факторов транскрипции (включая CREB), которые контролируют переход краткосрочной памяти в долгосрочную (Sanyal et al., 2002). Таким образом, короткий синтетический пептид, имитирующий фрагмент Эп, вызывал эффекты, сходные с таковыми длинноцепочечных нейротрофических факторов: BDNF, NGF, NT-3.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эпендимины – уникальная группа белков, роль которых в организме животных, включая костистых рыб, изучена далеко не полностью. Развитие новых подходов геномики, протеомики, биоинформатики существенно расширили представления об их функциях, но эти сведения еще предстоит осмыслить. Необходимо отметить, что данные, касающиеся участия Эп в регуляции адаптивных физиологических и поведенческих реакций у рыб, получены в два последних десятилетия в большинстве случаев благодаря использованию методов полномасштабного секвенирования РНК и ДНК-микрочипов, когда изменение уровня экспрессии Эп под воздействием того или иного фактора фиксируется совместно с изменением экспрессии десятков и сотен других генов. На основании данных таких работ не всегда можно четко и однозначно выделить роль отдельных генов в регуляции той или иной функции, для этого требуются дополнительные исследования с применением других методических подходов (иммуноблоттинга, метода супрессионной вычитающей гибридизации, внутрижелудочковых инъекций антител к белку с последующей фиксацией изменений в поведении рыб и др.).

Имеющиеся на сегодняшний день сведения о молекулярных функциях Эп, описанные нами в предыдущем разделе, могут объяснить роль Эп в регуляции физиологических и поведенческих реакций рыб лишь отчасти. В частности, можно связать повышенный уровень экспрессии Эп при гипоксии, воспалительных и инфекционных состояниях организма рыб, а также холодовой акклимации со способностью Эп связывать ионы кальция и участвовать в процессах клеточной адгезии и миграции клеток при регенерации тканей, снижать последствия окислительного стресса для клеток мозга путем активации супероксиддисмутазы. Однако остаются пока неясными тонкие механизмы вовлечения Эп в регуляцию агрессивности особи и ее социального статуса, а также в регуляцию сезонного репродуктивного цикла рыб и связанных с ним миграционных процессов. Между тем выявление молекулярных механизмов воздействия ключевых нейрогуморальных факторов (одними из которых являются Эп), запускающих поведенческие и физиологические адаптивные реакции у рыб и регулирующих их протекание, имеет важнейшее значение для понимания функционирования сообществ водных организмов, всей экосистемы в целом, а также для решения прикладных задач рыбоводства.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № АААА-А19-119102890013-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Adams D.S., Hasson B., Boyer-Boiteau A. et al. 2003. A peptide fragment of ependymin neurotrophic factor uses protein kinase C and the mitogen-activated protein kinase pathway to activate c-Jun N-terminal kinase and a functional AP-1 containing c-Jun and c-Fos proteins in mouse

NB2a cells // J. Neurosci. Res. V. 72(3). P. 405–416. https://doi.org/10.1002/jnr.10590

Aho E., Vornanen M. 1998. Ca^{2+}-ATPase activity and Ca^{2+} uptake by sarcoplasmic reticulum in fish heart: effects of thermal acclimation // J. Exper. Biol. V. 201. P. 525–532.

Backström T., Winberg S. 2017. Serotonin coordinates responses to social stress – what we can learn from fish // Front Neurosci. V. 11. Article 595. https://doi.org/10.3389/fnins.2017.00595

Benowitz L.I., Shashoua V.E. 1977. Localization of a brain protein metabolically linked with behavioral plasticity in the goldfish // Brain Res. V. 136. P. 227–242. https://doi.org/10.1016/0006-8993(77)90800-9

Bernier J.C., Birkeland S.R., Cipriano M.J. et al. 2008. Differential gene expression between fall- and spring-run *Chinook salmon* assessed by long serial analysis of gene expression // T. Am. Fish. Soc. V. 137. P. 1378–1388. https://doi.org/10.1577/T07-222.1

Blazquez M., Bosma P.T., Fraser E.J. et al. 1998. Fish as models for the neuroendocrine regulation of reproduction and growth // Comp. Biochem. Physiol. C Pharmacol. Toxicol. Endocrinol. V. 119. P. 345–364. https://doi.org/10.1016/s0742-8413(98)00023-1

Brown T., Hori T., Ye C. et al. 2016. Functional genomic analysis of the impact of camelina (*Camelina sativa*) meal on Atlantic salmon (*Salmo salar*) distal intestine gene expression and physiology // Marine Biotechnol. 18:418. https://doi.org/10.1007/s10126-016-9704-x

Chen Z., Cheng C.-H. Ch., Zhang J. et al. 2008. Transcriptomic and genomic evolution under constant cold in Antarctic notothenioid fish // Proc. Natl. Acad. Sci. V. 105(35). P. 12944–12949. https://doi.org/10.1073/pnas.0802432105

Ganss B., Hoffmann W. 1993. Calcium binding to sialic acids and its effect on the conformation of ependymins // Eur. J. Biochem. V. 217. P. 275–280. https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1993.tb18243.x

Ganss B., Hoffmann W. 2009. Calcium-induced conformational transition of trout ependymins monitored by tryptophan fluorescence // Open Biochem. J. V. 3. P. 14–17. https://doi.org/10.2174/1874091X00903010014

Gelinas D., Pitoc G.A., Callard G.V. 1998. Isolation of a goldfish brain cytochrome P450 aromatase cDNA: mRNA expression during the seasonal cycle and after steroid treatment // Mol. Cell. Endocrinol. V. 138 (1–2). P. 81–93. https://doi.org/10.1016/S0303-7207(98)00015-X

Gilmour K.M., DiBattista J.D., Thomas J.B. 2005. Physiological causes and consequences of social status in salmonid fish // Integ. Comp. Biol. V. 45. P. 263–273. https://doi.org/10.1093/icb/45.2.263

Gilmour K.M., Kirkpatrick S., Massarsky A. et al. 2012. The influence of social status on hepatic glucose metabolism in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Physiol. Biochem. Zool. V. 85(4). P. 309–320. https://doi.org/10.1086/666497

Hoffmann W. 1992. Goldfish ependymins: cerebrospinal fluid proteins of meningeal origin // Progress in Brain Research. V. 91. P. 13–17. https://doi.org/10.1016/s0079-6123(08)62310-9

Hoffmann W. 1994. Ependymins and their potential role in neuroplasticity and regeneration: calcium-binding meningeal glycoproteins of the cerebrospinal fluid and extracellular matrix // Int. J. Biochem. V. 26(5). P. 607–619. https://doi.org/10.1016/0020-711X(94)90160-0

Hoffmann W., Schwarz H. 1996. Ependymins: meningeal-derived extracellular matrix proteins at the blood-brain barrier // Int. Rev. Cytol. V. 165. P. 121–158. https://doi.org/10.1016/s0074-7696(08)62221-4

Jeffrey J.D., Esbaugh A.J., Vijayan M.M., Gilmour K.M. 2012. Modulation of hypothalamic-pituitary-interrenal axis function by social status in rainbow trout // Gen. Comp. Endocrinol. V. 176(2). P. 201–210. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2012.01.016

Jodo A., Kitahashi T., Taniyama S. et al. 2005. Seasonal variation in the expression of five subtypes of gonadotropin-releasing hormone receptor genes in the brain of masu salmon from immaturity to spawning // Zoolog. Sci. V. 22. P. 1331–1338. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.04.001

Königstorfer A., Sterrer S., Hoffman W. 1989. Biosynthesis of ependymins from goldfish brains // J. Biol. Chem. V. 264(23). P. 13689–13692.

Lado W.E., Zhang D., Mennigen J.A. et al. 2013. Rapid modulation of gene expression profiles in the telencephalon of male goldfish following exposure to waterborne sex pheromones // Gen. Comp. Endocrinol. V. 192. P. 204–213. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.06.015

Lakos S.F., Thormodsson F.R., Grafstein B. 1994. Immunolocalization of exoglycoproteins ("ependymins") in the goldfish brain // Neurochem. Res. V. 19(11). P. 1401–1412.

Lariviere K., Samia M., Lister A. et al. 2005. Sex steroid regulation of brain glutamic acid decarboxylase (GAD) mRNA is season-dependent and sexually dimorphic in the goldfish *Carassius auratus* // Mol. Brain. Res. V. 141(1). P. 1–9. https://doi.org/10.1016/j.molbrainres.2005.06.005

Lim F.T., Ogawa S., Smith A.I., Parhar I.S. 2017. Proteomics identification of potential candidates involved in cell proliferation for early stage of brain regeneration in the adult zebrafish // Zebrafish. V. 14(1). P. 10–22. https://doi.org/10.1089/zeb.2016.1319

Majocha R.E., Schmidt R., Shashoua V.E. 1982. Cultures of zona ependyma cells of goldfish brain: an immunological study of the synthesis and release of ependymins // J. Neurosci. Res. V. 8(2–3). P. 331–342. https://doi.org/10.1002/jnr.490080222

Maurer P., Hohenester E. 1997. Structural and functional aspects of calcium binding in extracellular matrix proteins // Matrix Biology. V. 15. P. 569–580. https://doi.org/10.1016/S0945-053X(97)90033-0

McDougall C., Hammond M.J., Dailey S.C. et al. 2018. The evolution of ependymin-related proteins // BMC Evolutionary Biology. V. 18:182. https://doi.org/10.1186/s12862-018-1306-y

Müller-Schmid A., Ganss B., Gorr T., Hoffmann W. 1993. Molecular analysis of ependymins from the cerebrospinal fluid of the orders Clupeiformes and Salmoniformes: no indication for the existence of an euteleost

infradivision // J. Mol. Evol. V. 36. P. 578–585. https://doi.org/10.1007/bf00556362

Müller-Schmid A., Rinder H., Lottspeich F. et al. 1992. Ependymins from the cerebrospinal fluid of salmonid fish: gene structure and molecular characterization // Gene. V. 118. P. 189–196. https://doi.org/10.1016/0378-1119(92)90188-u

Nelson R.J., Trainor B.S. 2007. Neural mechanisms of aggression // Nat. Rev. Neurosci. V. 8(7). P. 536–546. https://doi.org/10.1038/nrn2174

Orti G., Meyer A. 1996. Molecular evolution of ependymin and the phylogenetic resolution of early divergences among euteleost fishes // Mol. Biol. Evol. V. 13(4). P. 556–573. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025616

Palstra A.P., Fukaya K., Chiba H. et al. 2015. The olfactory transcriptome and progression of sexual maturation in homing chum salmon *Oncorhynchus keta* // PLoS One. V. 10(9): e0137404. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137404

Pasmanik M., Callard G.V. 1988. Changes in brain aromatase and 5 alpha-reductase activities correlate significantly with seasonal reproductive cycles in goldfish (*Carassius auratus*) // Endocrinology. V. 122(4). P. 1349–1356. https://doi.org/10.1210/endo-122-4-1349

Peter R.E., Crim L.W. 1979. Reproductive endocrinology of fishes: gonadal cycles and gonadotropin in teleosts // Annu. Rev. Physiol. V. 41. P. 323–335. https://doi.org/10.1146/annurev.ph.41.030179.001543

Peyon P., Saied H., Lin X., Peter R.E. 1999. Postprandial, seasonal and sexual variations in cholecystokinin gene expression in goldfish brain // Mol. Brain Res. V. 74. P. 190–196.

Peyon P., Saied H., Lin X., Peter R.E. 2000. Preprotachykinin gene expression in goldfish brain: sexual, seasonal, and postprandial variations // Peptides. V. 21(2). P. 225–231. https://doi.org/10.1016/S0196-9781(99)00190-4

Polinski M.P., Bradshaw J.C., Inkpen S.M. et al. 2016. De novo assembly of Sockeye salmon kidney transcriptomes reveal a limited early response to piscine reovirus with or without infectious hematopoietic necrosis virus superinfection // BMC Genomics. V. 17(1):848. https://doi.org/10.1186/s12864-016-3196-y

Pottinger T.G., Carrick T.R. 2001. Stress responsiveness affects dominant–subordinate relationships in rainbow trout // Horm. Behav. V. 40(3). P. 419–427. https://doi.org/10.1006/hbeh.2001.1707

Reilly S.C., Quinn J.P., Cossins A.R., Sneddon L.U. 2008. Novel candidate genes identified in the brain during nociception in common carp (*Cyprinus carpio*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Neurosci. Lett. V. 437(2). P. 135–138. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.03.075

Saif S. 2004. AP-I is required for CMX-8933-induced SOD upregulation and is translocated in response to a human EPN mimetic // WPI Master's Thesis, April.

Samia M., Lariviere K.E., Rochon M.H. et al. 2004. Seasonal cyclicity of secretogranin-II expression and its modulation by sex steroids and GnRH in the female goldfish pituitary. Gen. Comp. Endocrinol. V. 139(3). P. 198–205. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.09.004

Sanyal S., Sandstrom D.J., Hoeffer C.A., Ramaswami M. 2002. AP-1 functions upstream of CREB to control synaptic plasticity in *Drosophila* // Nature. V. 416(6883). P. 870–874. https://doi.org/101038/416870a

Schmidt R., Lapp H. 1987. Regional distribution of ependymins in goldfish brain measured by radioimmunoassay // Neurochem. Int. V. 10(3). P. 383–390. https://doi.org/10.1016/0197-0186(87)90114-8

Schmidt R., Shashoua V.E. 1981. A radioimunoassay for ependymins P and 7: two goldfish brain proteins involved in behavioral plasticity // J. Neurochem. V. 36(4). P. 1368–1377. https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1981.tb00574.x

Schmidt R., Shashoua V.E. 1983. Structural and metabolic relationships between goldfish brain glycoproteins participating in functional plasticity of the central nervous system // J. Neurochem. V. 40(3). P. 652–660. https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1983.tb08030.x

Schwarz H., Müller-Schmid A., Hoffmann W. 1993. Ultrastructural localization of ependymins in the endomeninx of the brain of the rainbow trout: possible association with collagen fibrils of the extracellular matrix // Cell Tissue Res. V. 273. P. 417–425. https://doi.org/10.1007/BF00333696

Shashoua V.E. 1976. Brain metabolism and the acquisition of new behaviors. I. Evidence for specific changes in the pattern of protein synthesis // Brain Res. V. 111(2). P. 347–364. https://doi.org/10.1016/0006-8993(76)90779-4

Shashoua V.E. 1985. The role of brain extracellular proteins in neuroplasticity and learning // Cell. Mol. Neurobiol. V. 5. P. 183–207. https://doi.org/10.1007/bf00711092

Shashoua V.E. 1988. Monomeric and polymeric forms of ependymin: a brain extracellular glycoprotein implicated in memory consolidation processes // Neurochem. Res. V. 13(7). P. 649–655. https://doi.org/10.1007/bf00973283

Shashoua V.E., Adams D.S., Bayer-Boiteau A. et al. 2003. Neuroprotective effects of a synthetic peptide, CMX-9236, in in vitro and in vivo models of cerebral ischemia // Brain Res. V. 963. P. 214–223. https://doi.org/10.1016/s0006-8993(02)04058-1

Shaulian E., Karin M. 2002. AP-1 as a regulator of cell life and death // Nat. Cell. Biol. V. 4:E131–E136. https://doi.org/10.1038/ncb0502-e131

Smith R.W., Houlihan D.F. 1995. Protein synthesis and oxygen consumption in fish cells // J. Comp. Physiol. B. V. 165(2). P. 93–101. https://doi.org/10.1007/BF00301473

Smith R.W., Houlihan D.F., Nilsson G.E., Brechin J.G. 1996. Tissue-specific changes in protein synthesis rates in vivo during anoxia in crucian carp // Am. J. Physiol. V. 271 (Regulatory Integrative Comp. Physiol. 40). P. 897–904. https://doi.org/10.1152/ajpregu.1996.271.4.R897

Smith R.W., Cash Ph., Ellefsen S., Nilsson G.E. 2009. Proteomic changes in the crucian carp brain during expo-

sure to anoxia // Proteomics. V. 9. P. 2217–2229. https://doi.org/10.1002/pmic.200800662

Sneddon L.U., Margareto J., Cossins A.R. 2005. The use of transcriptomics to address questions in behaviour: production of a suppression subtractive hybridization library from dominance hierarchies of rainbow trout // Physiol. Biochem. Zool. V. 78(5). P. 695–705. https://doi.org/10.1086/432141

Sneddon L.U., Schmidt R., Fang Y., Cossins A.R. 2011. Molecular correlates of social dominance: a novel role for ependymin in aggression // PLoS One. V. 6(4): e18181. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018181

Sterrer S., Königstorfer A., Hoffmann W. 1990. Biosynthesis and expression of ependymin homologous sequences in zebrafish brain // Neurosci. V. 37(1). P. 277–284. https://doi.org/10.1016/0306-4522(90)90214-o

Suárez-Castillo E.C., Medina-Ortiz W.E., Roig-Lopez J.L., Garcia-Arraras J. 2004. Ependymin, a gene involved in regeneration and neuroplasticity in vertebrates, is overexpressed during regeneration in the echinoderm *Holothuria glaberrima* // Gene. V. 9. P. 133–143. https://doi.org/10.1016/j.gene.2004.03.023

Suárez-Castillo E.C., García-Arrarás J.E. 2007. Molecular evolution of the ependymin protein family: a necessary update // BMC Evol. Biol. V. 7:23. https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-23

Tang S.-J., Sun K.-H., Sun G.-H. et al. 1999. Cold-induced ependymin expression in zebrafish and carp brain: implications for cold acclimation // FEBS Lett. V. 459. P. 95–99. https://doi.org/10.1016/S0014-5793(99)01229-6

Thomson J.S., Watts P.C., Pottinger T.G., Sneddon L.U. 2012. Plasticity of boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: do hunger and predation influence risk-taking behaviour? // Horm. Behav. V. 61(5). P. 750–757. https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.03.014

Thormodsson F.R., Antonian E., Grafstein B. 1992. Extracellular proteins of goldfish optic tectum labeled by intraocular injection of 3H-proline // Exper. Neurology. V. 117(3). P. 260–268. https://doi.org/10.1016/0014-4886(92)90135-D

Thörnqvist P.O., Höglund E., Winberg S. 2015. Natural selection constrains personality and brain gene expression differences in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Exp. Biol. V. 218(7). P. 1077–1083. https://doi.org/10.1242/jeb.114314

Tsoi S., Ewart K., Penny S. et al. 2004. Identification of immune-relevant genes from Atlantic salmon using suppression subtractive hybridization // Marine Biotechnol. V. 6(3). P. 199–214. https://doi.org/10.1007/s10126-002-0101-2

Ueda H. 2011. Physiological mechanism of homing migration in Pacific salmon from behavioral to molecular biological approaches // Gen. Comp. Endocrinol. V. 170. P. 222–232. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.02.003

Volz D.C., Hinton D.E., Law J.M., Kullman S.W. 2006. Dynamic gene expression changes precede dioxin-induced liver pathogenesis in medaka fish // Toxicol. Sci. V. 89(2). P. 524–34. https://doi.org/10.1093/toxsci/kfj033

Winberg S., Nilsson G.E. 1993. Roles of brain monoamine neurotransmitters in agonistic behaviour and stress reactions, with particular reference in fish // Comp. Biochem. Physiol. C. Pharmacol. Toxicol. Endocrinol. V. 106. P. 597–614. https://doi.org/10.1016/0742-8413(93)90216-8

Wisby W.J., Hasler A.D. 1954. Effect of olfactory occlusion on migrating silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 11. P. 472–478.

Yurchenco P.D., Schittny J.C. 1990. Molecular architecture of basement membranes // FASEB J. V. 4. P. 1577–1590.

Zhang D., Xiong H., Mennigen J.A. et al. 2009. Defining global neuroendocrine gene expression patterns associated with reproductive seasonality in fish // PLoS ONE. V. 4(6): e5816. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005816

Zheng F.X., Sun X.Q., Fang B.H. et al. 2006. Comparative analysis of genes expressed in regenerating intestine and non-eviscerated intestine of *Apostichopus japonicus* Selenka (Aspidochirotida: Stichopodidae) and cloning of ependymin gene // Hydrobiologia. V. 571. P. 102–122. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0231-z

Ependymins: New Data on Participation in the Regulation of Physiological and Behavioral Reactions in Teleosts

D. V. Garina*

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

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

In the article the information about the secretory glycoproteins of teleost fishes – ependymins, that are the main protein component of cerebrospinal fluid has been analyzed and summarized. In addition to the long-known functions of proteins (participation in the processes of learning, memory consolidation, and regeneration of nerve tissue), the information is provided on the new functions of ependymins that have appeared in recent decades: participation in cold acclimation, regulation of aggressiveness and social status, seasonal reproductive cycle and migration processes, painful and pathological conditions of the body, and some others. The molecular mechanisms of the involvement of ependymins in the regulation of various adaptive physiological and behavioral reactions in teleosts are supposed.

Keywords: secretory glycoproteins, ependymins, teleost fishes, behavioral and physiological reactions

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 77–84

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 591.166.1:591.545

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ОСЕТРОВЫХ РЫБ ПРИ ПОЛОВОМ СОЗРЕВАНИИ В УСТАНОВКАХ ЗАМКНУТОГО ВОДОСНАБЖЕНИЯ

© 2021 г. Е. Н. Пономарева[a, b], П. П. Гераскин[b], Г. Ф. Металлов[a], А. Н. Неваленный[b], В. А. Григорьев[a, b], М. Н. Сорокина[a, b, *], Ю. В. Федоровых[b]

[a] *Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону, Россия*

[b] *Астраханский государственный технический университет, Астрахань, Россия*

**e-mail: sor-marina@yandex.ru*

Поступила в редакцию 16.01.2019 г.
После доработки 07.11.2019 г.
Принята к публикации 24.07.2020 г.

Исследована динамика физиолого-биохимических показателей крови и мочи в процессе созревания гонад у самок гибрида стерлядь × белуга (*Acipenser ruthenus* L., 1758 × *Huso huso* L., 1758), выращиваемых по УЗВ-технологии. Показано, что при такой технологии гонадогенез самок гибрида сопровождается функциональными изменениями с появлением особенностей, отличающих его от такового у рыб из естественных популяций. Но, если в целом генеративный обмен, направленный на формирование гамет, такой же, как и у самок из природных популяций, то интенсивность этого процесса на разных этапах развития половых желез выражена не так отчетливо, как у самок, мигрирующих на нерест. Обсуждены возможные причины повышенного уровня исследуемых физиолого-биохимических показателей в крови у самок гибрида при выходе из искусственной зимовки.

Ключевые слова: осетровые, гематологические показатели, белковый, жировой и водно-солевой обмен, УЗВ, гаметогенез

DOI: 10.31857/S0320965221010113

ВВЕДЕНИЕ

В аквакультурной практике наиболее перспективными технологиями считают садковый и суперинтенсивный методы в УЗВ, предусматривающие формирование и эксплуатацию искусственно созданных репродуктивных стад (Пономарева и др., 2019). С развитием таких технологий появилась необходимость и в изучении процесса созревания гонад у самок в неестественных для них условиях.

Формирование продукционных стад в искусственных, т.е. в неадекватных условиях, резко отличающихся от природной среды их обитания, а также питание искусственными кормами, не являющимися всецело полноценными, может сказаться на их генеративной функции (Блинков, Кокоза, 2014; Гераскин и др., 2019).

Изучение генеративной функции ранее проводили в основном у осетровых из естественной среды обитания (Лукьяненко, Шелухин, 1970; Шелухин, 1974; Баденко и др., 1984; Гераскин и др., 1984; Лукьяненко, Кулик, 1994; Geraskin et al., 1999). Полученные в этих исследованиях сведения позволили сформировать, хотя и недостаточно полно, представление об изменениях функционального состояния самок в периоды репродуктивного цикла у осетровых рыб естественных популяций (Баденко и др., 1984; Гераскин и др., 2017), что позволяет выявлять отклонения в генеративном обмене на разных этапах созревания гонад, в том числе и на последних.

Функциональные изменения в половом цикле у искусственно сформированных репродуктивных стад в неестественной для них среде мало изучены и требуют фундаментальных исследований по закономерностям созревания самок в этих условиях.

Наиболее удобным модельным объектом изучения функционального состояния в разные периоды полового цикла самок является гибрид стерлядь × белуга, который достаточно быстро вступает в репродуктивный период, а длительность межнерестовых интервалов часто составляет менее года, при этом он обладает некоторыми преимуществами при выращивании в УЗВ, по сравнению с чистыми видами (Пономарев, Ива-

Сокращения: СЗГ – стадия зрелости гонад; СОЭ – скорость оседания эритроцитов; УЗВ – установки замкнутого водоснабжения.

нов, 2009; Насыров, Подушка, 2017; Ponomareva et al., 2020).

Цель работы – исследовать особенности изменений физиолого-биохимических показателей крови и мочи у самок гибрида стерлядь × белуга, созревающих в модульной установке замкнутого водоснабжения с регулируемым гидролого-гидрохимическим режимом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена на научно-экспериментальной базе Южного научного центра Российской академии наук и в Астраханском государственном техническом университете. Самок гибрида стерлядь × белуга содержали в модульной установке замкнутого водоснабжения с регулируемым гидролого-гидрохимическим режимом при температуре 19–22°С. На завершающей стадии созревания половых желез самок вводили в режим искусственной зимовки, понижая в сутки температуру воды на 1 до 6°С. В режиме "зимовки" самок выдерживали от двух до четырех недель в зависимости от степени созревания ооцитов, а затем постепенно на 1°С в сут поднимали температуру воды до нерестовой – 14–15°С (Матишов и др., 2011). Зрелость половых желез определяли, применяя УЗИ диагностику (Чебанов, Галич, 2010) с уточнением биопсийным методом по шкале В.В. Трусова (1964). Кровь отбирали у самок гибрида, находящихся на различной стадии зрелости гонад из хвостовой вены, мочу из мочеточников катетером. Наряду с половозрелыми самками, исследовали молодых рыб на I СЗГ. В сыворотке крови исследовали содержание общего белка и липидов, β-липопротеидов, холестерина, в целой крови – концентрацию гемоглобина и скорость оседания эритроцитов. Величину общего белка определяли рефрактометрически (Филиппович и др., 1982), на рефрактометре ИРФ-454Б2М, общие липиды – колориметрическим методом на основе взаимодействия гидролизованных липидов с фосфорно-ванилиновым реактивом используя набор реактивов фирмы PLIVA – Lachema (Zöllner, N. and Kirsch, 1962), холестерин – энзиматическим колориметрическим методом с помощью наборов "Холестерин-Ольвекс". Определение β-липопротеидов вели турбидиметрическим методом по (Burstein, Samaille, 1958), СОЭ – методом Панченкова (Лиманский и др., 1984), содержание гемоглобина в крови – унифицированным цианметгемоглобиновым фотометрическим методом (Van Kampen, Zijlstra, 1961), осмоляльность сыворотки крови и мочи – криоскопическим методом на осмометре OSKR-1. Статистическая обработка полученных данных проводилась с помощью пакетов программ Microsoft Excel: описательной статистики и вычислением двухвыборочного t-теста с различными дисперсиями, в результате которого определяли уровень значимости (p) для сравниваемых неравночисленных малых выборок (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование физиолого-биохимических показателей, проведенное на самках гибрида стерлядь × белуга, выращиваемых в УЗВ, выявило изменчивость их величин, в зависимости от зрелости половых желез (табл. 1). Функциональному состоянию молодых самок на I СЗГ соответствовали низкие значения исследуемых параметров крови, за исключением общих липидов. Самки на II СЗГ – это взрослые рыбы, вступившие в репродуктивный период с закономерным повышением в крови общего белка в 1.4 раза и β-липопротеинов – в 1.7 раза при некотором снижении концентрации общих липидов в 1.2 раза и примерно одинаковых значениях содержания гемоглобина и холестерина, в сравнении с молодыми особями, при статистическом подтверждении таких изменений (p <0.05). Увеличение СОЭ в 1.5 раза, статистически не подтверждается (p >0.05). Такие изменения в физиолого-биохимических показателях крови свойственны переходу от неполовозрелых рыб к половозрелым.

В динамике величин исследуемых показателей крови в половом цикле самок гибрида, выращиваемых в УЗВ, выявлена различная интенсивность изменений. Величина СОЭ и содержание в крови гемоглобина от II к $IV_{нез}$ (незавершенная) СЗГ у самок гибрида изменяется мало. Можно отметить лишь небольшой статистически незначимый подъем содержания в крови гемоглобина в этот период. В то же время концентрация общего сывороточного белка увеличивается, но только к $IV_{нез}$ СЗГ в 1.3 раза (p < 0.05) в отношении к предыдущей стадии полового цикла (III СЗГ). Несколько иная динамика содержания в крови холестерина. Его значение увеличивается у самок со II СЗГ к III в 1.3 раза и уменьшается к $IV_{нез}$ почти до прежней величины. Однако это снижение не находит свое подтверждение статистически (p > 0.05). В динамике содержания β-липопротеинов в крови самок хотя и прослеживается некоторое их увеличение при переходе от II СЗГ к $IV_{нез}$ в 1.5 раза, однако значимые различия (p < 0.05) появляются по этому параметру крови лишь между самками II и $IV_{нез}$ СЗГ. Изменения значений концентрации этого липопротеида в период между II и III, а также III и $IV_{нез}$ стадиями формирования половых желез оказываются несущественными (p > 0.05). Вариабельность содержания общих липидов в крови в половом цикле самок гибрида

Таблица 1. Характеристика физиолого-биохимических показателей крови ($M \pm m$) самок гибрида стерлядь × белуга на разных стадиях полового созревания

Стадия зрелости гонад	СОЭ, мм/ч	Гемоглобин, г/л	Общий сывороточный белок, г/л	Холестерин, ммоль/л	β-липопротеины	Общие липиды
					г/л	
I	2.7 ± 0.6 / 5	65.5 ± 7.2 / 4	22.8 ± 2.6 / 5	2.30 ± 0.15 / 5	2.40 ± 0.14 / 5	6.48 ± 0.19 / 5
II	4.1 ± 0.4 / 23	55.1 ± 2.7 / 23	31.0 ± 2.1* / 22	2.60 ± 0.22 / 22	4.03 ± 0.33* / 22	5.30 ± 0.46* / 13
III	3.9 ± 0.4 / 14	63.7 ± 5.2 / 12	30.4 ± 3.1 / 14	3.47 ± 0.33* / 15	5.10 ± 0.66 / 15	3.49 ± 0.36* / 10
$IV_{нез}$	4.3 ± 0.3 / 15	61.0 ± 3.1 / 15	41.0 ± 3.2* / 16	2.80 ± 0.20 / 16	5.90 ± 0.64 / 15	4.30 ± 0.52 / 12
$IV_{зав}$	2.9 ± 0.5* / 11	76.7 ± 3.8* / 11	44.6 ± 1.6 / 11	4.11 ± 0.21* / 11	7.32 ± 0.51 / 11	8.40 ± 0.70* / 11

Примечание. Здесь и в табл. 2 над чертой – среднее и его ошибка, под чертой – количество рыб в группе; $IV_{нез}$ – самки до искусственной зимовки, $IV_{зав}$ – после искусственной зимовки.
* $p < 0.05$ при сравнении с предыдущей стадией зрелости.

стерлядь × белуга по своей динамике схожа с таковой общего сывороточного белка. Также снижается содержание общих липидов в крови у самок от II к III СЗГ, а затем увеличивается к $IV_{нез}$ стадии, не достигая исходных значений. В первом случае концентрация липидов в крови снизилась в 1.5 раза ($p < 0.01$), во втором – повысилась в 1.2 при $p > 0.05$. Наиболее существенные изменения отмечены после проведения искусственной зимовки, при которой осуществляется переход от $IV_{нез}$ к $IV_{зав}$ (завершенной) стадии.

Дозревание ооцитов до $IV_{зав}$ СЗГ у весенне-нерестующих осетровых в естественной среде протекает при низких температурах. Имитацией этих условий служит этап “зимовки” при УЗВ выращивании, при которой синхронизируется морфофизиологическое состояние ооцитов (Сариев и др., 2019; Щербина и др., 2019).

В этот период наблюдаются наиболее существенные изменения исследуемых нами физиолого-биохимических показателей крови. Значения всех показателей, за исключением СОЭ, увеличились после выдерживания самок при низких температурах: содержание гемоглобина в крови – в 1.3 раза ($p < 0.05$), холестерина – в 1.5 раза ($p < 0.001$), общих липидов – почти в 2 раза ($p < 0.001$). При этом скорость оседания эритроцитов, наоборот, снизилась в 1.5 раза ($p < 0.05$). Величины остальных показателей крови – общего сывороточного белка и β-липопротеинов – хотя и увеличиваются соответственно в 1.1 и 1.2 раза, но недостоверно ($p > 0.05$).

Осмоляльность крови и мочи у самок гибрида также имеет определенную вариабельность, в зависимости от стадий зрелости гонад (табл. 2). У молодых самок, I СЗГ, уровень осмоляльности крови наибольший, при наименьшем в моче. У самок гибрида репродуктивного возраста в начале полового цикла (II СЗГ) величина осмоляльности крови несколько ниже, чем у молодых самок ($p > 0.05$). В то же время различия между осмоляльностями мочи у самок II и I СЗГ существенны и достигают 2.5 раза ($p < 0.001$).

Переход самок в фазу трофоплазматического роста ооцитов сопровождается небольшим (~4%) статистически незначимым снижением осмоляльности крови на III стадии формирования половых желез, с последующим увеличением на 5% ($p < 0.05$) на $IV_{нез}$ по отношению к предыдущей стадии. Осмоляльность мочи недостоверно увеличивается от II к III СЗГ (на 14%), с дальнейшим увеличением на $IV_{нез}$ стадии в 1.2 раза ($p < 0.05$). Более существенные изменения в осмолярности

Таблица 2. Осмоляльность (ммоль/кг H_2O) крови и мочи у самок гибрида стерлядь × белуга на разных стадиях полового созревания

Стадия зрелости гонад	Кровь	Моча
I	265 ± 4.6 / 3	19.60 ± 4.6 / 5
II	256 ± 3.6 / 32	49.67 ± 3.0* / 20
III	247 ± 3.8 / 21	56.92 ± 5.0 / 13
$IV_{нез}$	260 ± 4.6* / 24	70.84 ± 6.1* / 19
$IV_{зав}$	224 ± 5.4* / 11	41.0 ± 2.2* / 11

мочи наблюдаются уже после прохождения самками этапа искусственной зимовки и перехода самок в $IV_{зав}$ стадию формирования ооцитов. Ее величина снижается в 1.7 раза. Осмолярность крови также снижается на этом этапе, но лишь на ~16%. Изменения в обоих случаях подтверждаются статистическим анализом ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В условиях УЗВ изменения в функциональном состоянии самок, в зависимости от стадии зрелости гонад, имеют свои особенности, которые отсутствуют у самок из естественной популяции и чистых видов, и гибридов, выращиваемых при естественном (природном) температурном режиме. Исключением можно назвать переход самок гибрида в условиях УЗВ в репродуктивное состояние, т.е. с I во II СЗГ. По динамике большинства показателей крови такой переход соответствует подобному у естественных популяций (Лукьяненко, Гераскин, 1966; Шелухин, 1974; Субботкин, 1979). Однако рост содержания в крови белка и β-липопротеинов при переходе с I на II СЗГ в естественных популяциях отсутствует. Такие изменения наблюдаются на более ранних стадиях онтогенетического развития рыб по содержанию в крови белка и гемоглобина (Гершанович и др., 1987). Также отмечено увеличение концентрации β-липопротеинов в крови, но лишь на 15%, у самок I–II СЗГ, в сравнении с ювенальными особями, при исследовании русского осетра в море (Субботкин, 1979). Обращает на себя внимание и повышенный (более чем вдвое), в сравнении с белугой и другими видами осетровых рыб естественных популяций, уровень β-липопротеинов самок гибрида стерлядь × белуга на II СЗГ в условиях УЗВ. Относительно низкий уровень в крови гемоглобина, который отмечается на всем протяжении развития половых желез, видимо, также свойственен выращиванию осетровых рыб в УЗВ. Так, у ленского осетра при выращивании по технологии УЗВ также выявлено более низкое содержание гемоглобина (55.6 г/л), в сравнении с тем же видом рыб (87.9 г/л), но в условиях тепловодного бассейнового хозяйства (Корабельникова, 2009).

Однако наибольшие особенности выявлены в динамике исследуемых показателей крови СОЭ, содержание в крови гемоглобина и общих липидов в разных фазах полового цикла рыб, хотя направленность изменений была такой же, как у естественных популяций, за некоторым исключением. Это СОЭ, содержание в крови гемоглобина и общих липидов.

Для самок природных популяций естественно повышение значений у показателей крови, характеризующих уровень белкового и жирового обмена в фазе трофоплазматического роста ооцитов, а также увеличение концентрации гемоглобина, обеспечивающего повышенную интенсивность обменных процессов у рыб, при некотором увеличении СОЭ на конечных этапах созревания (Гапонов, 1974; Шелухин, 1974; Гераскин и др., 1984, 2017). Максимальные значения они приобретают на III и промежуточной III–IV стадиях формирования половых желез. У полностью созревших самок содержание в крови гемоглобина, белка, β-липопротеинов снижается, в зависимости от показателя, в 1.5–3 раза. Исключением является холестерин, его содержание остается высоким до предовуляционного периода – гомогенезации содержимого ооцита. Содержание в крови общих липидов самок естественных популяций остается высоким до предовуляционного периода, с дальнейшим снижением (Шелухин, 1974). Необходимо заметить при этом, что функциональное состояние самок осетровых рыб из природных популяций на завершающих стадиях созревания ооцитов различны. В одних случаях оно ближе к предовуляционному состоянию, в других, наоборот, ближе к III стадии созревания. Однако направленность изменений всегда одна и та же.

У исследуемых нами самок гибридов направленность изменений содержания в крови гемоглобина, белка, β-липопротеинов, общих липидов и холестерина в половом цикле такая же, как и у природных популяций. Их выраженность нечеткая из-за небольшой разницы в величинах этих показателей у самок различных стадий созревания гонад. Кроме того, максимум содержания этих биохимических компонентов в крови до перевода самок на искусственную зимовку приходится на $IV_{нез}$ СЗГ, кроме общих липидов и концентрации в крови гемоглобина. Обращает на себя внимание почти неменяющаяся скорость оседания эритроцитов у исследуемых самок вплоть до $IV_{нез}$ СЗГ, в то время как у более зрелых рыб она должна увеличиваться (Гапонов, 1974; Гераскин и др., 1984).

Совершенно другую направленность, в сравнении с естественными популяциями, показали исследуемые нами физиолого-биохимические показатели крови после искусственной зимовки, которая инициирует переход из $IV_{нез}$ в $IV_{зав}$ СЗГ. Если у естественных популяций содержание в крови гемоглобина, белка и β-липопротеинов снижается, при постоянно высоком уровне холестерина и общих липидов и небольшом повышении скорости оседания эритроцитов, то у самок гибрида после зимовки они имеют противоположную направленность. Это, по всей видимости, является результатом дегидратации (сгущения) крови, вследствие чего снижается скорость оседания эритроцитов и повышается содержание составляющих ее компонентов, но в неравной

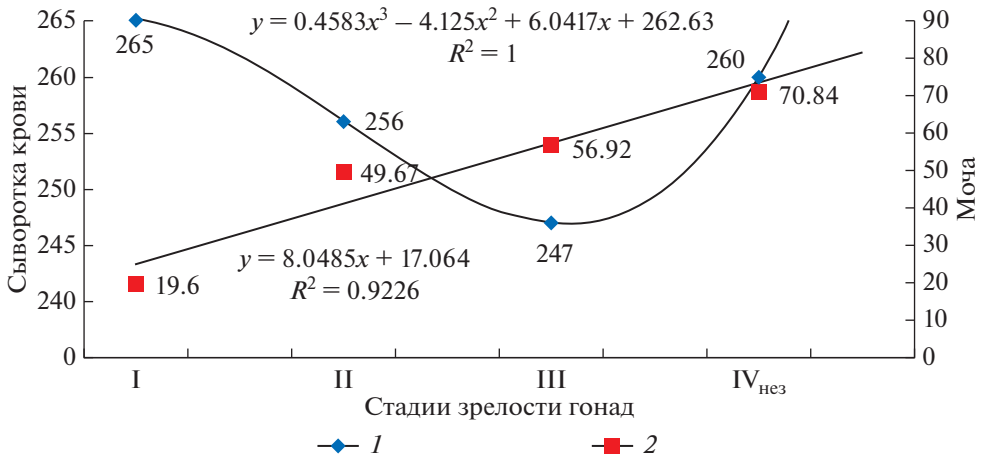

Рис. 1. Осмоляльность (ммоль/кг H_2O) сыворотки крови и мочи у гибрида стерлядь × белуга в различные периоды гонадогенеза в условиях установки замкнутого водообеспечения. *1* – сыворотка крови (полиномиальная), *2* – моча (линейная).

степени. Если принять во внимание, что содержание в крови холестерина, по нашим ранее проведенным исследованиям, почти не изменяется, то можно предположить, что уровень изменений других показателей крови, по отношению к таковому холестерина, показывает действительную направленность функциональных изменений. Если содержание холестерина увеличилось в 1.5 раза, то белка, β-липопротеинов и гемоглобина примерно в 1.1–1.3 раза. Из этого следует, что фактическое содержание белка, по расчетам, учитывающим сгущение крови, уменьшилось примерно на 25%, а β-липопротеинов и гемоглобина осталось на прежнем уровне, как и скорость оседания эритроцитов. Содержание в крови общих липидов, даже с учетом дегидратации, увеличилось, в отличие от естественных популяций рыб, у которых оно остается примерно на том же уровне, т.е. при переходе от $IV_{нез}$ к $IV_{зав}$ стадии появляются особенности функционального состояния самок, не свойственные рыбам в естественных условиях.

По мнению некоторых авторов (Щербина и др., 2019) традиционная практика выращивания осетровых в УЗВ не учитывает специфику созревания ооцитов, связанную с сезонными изменениями обмена веществ и, в частности генеративного обмена. Считается (Айзенштадт, 1977; Детлаф и др., 1981), что осеннее снижение температуры в естественных условиях, как и последующая зимовка, оказывает существенное влияние на генеративный обмен, изменения в котором способствуют дозреванию развивающихся яйцеклеток.

Сложные преобразования в процессе созревания самок осетровых рыб претерпевает и водно-солевой обмен. При этом изменения в осмоляльности крови и мочи при переходе самок в репродуктивный период (на II СЗГ) вписывается в общую закономерность этих перестроек, свойственную уже половому циклу (рис. 1). Подобные изменения в водно-солевом обмене, имеют место и у других видов осетровых рыб при их созревании в естественной среде (Металлов и др., 1997, 2010), которые инициированы влиянием половых гормонов (Magnin, 1962; Наточин и др., 1995).

Неожиданным оказалось снижение осмоляльности крови и мочи у самок гибрида после прохождения искусственной зимовки. Исходя из полученных нами зависимостей, при их пролонгации должно быть повышение этих показателей. Кроме того, то же самое должно быть и при дегидратации крови. Это наводит на мысль, что в этом случае примешивается другой фактор, влияющий на водно-солевой обмен, по всей видимости, гормонального характера.

Проведенная серия опытов по влиянию гормонов гипофиза на осмоляльность крови неполовозрелых особей русского осетра (Металлов, 1977), однозначно свидетельствовала о снижении этого показателя в 1.3 раза. Та же направленность изменений наблюдалась и у пресноводных рыб при неблагоприятных внешних условиях, т.е. в условиях стресса (Мартемьянов, Борисовская, 2010; Мартемьянов, 2014).

Итак, снижение концентрации осмотически активных веществ в крови и моче самок гибрида, при их переходе в состояние искусственной зимовки и выхода из нее, является закономерным результатом интенсивной секреции через жабры во внешнюю среду ионов натрия, а значит снижения внутренней осмоляльности и повышения скорости диуреза (Мартемьянов, 2015). Последнее в совокупности с небольшой скоростью проникновения воды в тело рыб при низких температурах, по всей видимости, и приводит к сгущению крови.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование динамики физиолого-биохимических показателей у самок гибрида стерлядь × белуга на различных этапах формирования половых желез выявило ряд особенностей изменения их функционального состояния в сравнении с рыбами, созревающими в естественных условиях. Круглогодичное содержание осетровых рыб в установках замкнутого водоснабжения при достаточно высокой плотности и в отсутствие сезонных колебаний температуры, в условиях искусственного кормления и искусственной зимовки на завершающих этапах генеративного обмена оказывает влияние на естественную динамику метаболических процессов. В сравнении с рыбами из естественных популяций, интенсивность процессов несколько снижена, а вителлогенез растянут, со сдвигом максимальной интенсивности генеративного обмена в сторону следующей стадии формирования ооцитов, о чем свидетельствует уровень белка и β-липопротеинов в крови, максимум которого приходится на $IV_{нез}$ СЗГ. Заметим при этом, что в состав β-липопротеинов входит вителлогенин или иначе ововителин (Ипатов, Лукьяненко, 1979), принимающий непосредственное участие в формировании ооцитов. На пониженную интенсивность обмена веществ указывает и относительно низкий уровень гемоглобина в крови в этот период. Как известно, высокая интенсивность метаболизма обеспечивается соответственной напряженностью тканевого дыхания и окислительных процессов (Шульман, 1972). Полученные материалы исследований однозначно показывают необходимость в дальнейшем совершенствовании технологии выращивания в УЗВ, обеспечивающей большую физиологичность процесса созревания ооцитов, особенно для получения жизнестойкого потомства. К такому же выводу приходят авторы, предлагающие ввести в технологический процесс, наряду с зимовкой, “осенний нагул” при сохранении кормления, имитирующего сезонные изменения в содержании производителей (Щербина и др., 2019).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Публикация подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № гр. 01201354245 с использованием УНУ “МУК” Южного научного центра РАН и Биоресурсной коллекции редких и исчезающих видов рыб Южного научного центра РАН № 73602.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айзенштадт Т.Б. 1977. Рост ооцитов и вителлогенез // Современные проблемы оогенеза. Москва: Наука. С. 5.

Баденко Л.В., Дорошева Н.Г., Корниенко Г.Г., Чихачева В.П. 1984. Эколого-физиологические основы повышения эффективности заводского разведения азовских осетровых // Воспроизводство рыбных запасов Каспийского и Азовского морей. Москва: ВНИРО. С. 88.

Блинков Б.В., Кокоза А.А. 2014. Особенности формирования репродуктивной функции в зависимости от режима кормления, на примере русского осетра, культивируемого в УЗВ // Рыбное хозяйство. № 4. С. 104.

Гапонов В.С. 1974. РОЭ у ходовых и инъецированных производителей осетровых // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ (Посвящается 10-летию Института). Астрахань: ЦНИОРХ. С. 35.

Гераскин П.П., Металлов Г.Ф., Аксенов В.П. 1984. Физиолого-биохимическая характеристика самок севрюги, используемых для искусственного воспроизводства // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: Центрально-исследовательский институт осетрового хоз-ва. С. 81.

Гераскин П.П., Металлов Г.Ф., Григорьев В.А., Яицкая М.В. 2017. Физиолого-биохимические закономерности созревания самок осетровых рыб // Аквакультура: мировой опыт и российские разработки. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН. С. 493.

Гераскин П.П., Ковалева А.В., Григорьев В.А. и др. 2019. Оценка физиологической подготовленности к репродуктивной функции доместицированных самок белуги и выращенных от икры в искусственных условиях // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 4. С. 95. https://doi.org/10.24143/2073-5529-2019-4-95-103

Гершанович А.Д., Пегасов В.А., Шатуновский М.И. 1987. Экология и физиология молоди осетровых. Москва: Агропромиздат.

Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. 1981. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение, развитие зародышей и предличинок. Москва: Наука.

Ипатов В.В., Лукьяненко В.И. 1979. Сывороточные белки рыб: гетерогенность, структура и функции // Успехи соврем. биол. Вып. 1(4). Т. 88. С. 108.

Корабельникова О.В. 2009. Физиолого-биохимические показатели осетровых рыб (Acipenseridae Bonaparte, 1832) при выращивании в индустриальных хозяйствах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: ВНИРО.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. Москва: Высш. шк.

Лиманский В.В., Яржомбек А.А., Бекина Е.Н., Андронников С.Б. 1984. Инструкция по физиолого-биологическим анализам рыбы. Москва: ВНИИПРХ.

Лукьяненко В.И., Гераскин П.П. 1966. Количественная характеристика гемоглобина крови у осетровых в морской и речной периоды жизни // Тезисы докладов на Отчетной сессии Центрально-исследовательского института осетрового хозяйства “ЦНИОРХ” (22–25 февраля 1966 года). Астрахань: Центрально-исследовательский институт осетрового хозяйства. С. 41.

Лукьяненко В.И., Кулик П.В. 1994. Физиолого-биохимическая и рыбоводная характеристика разновозрастных производителей волго-каспийских осетровых в связи с проблемой их искусственного воспроизводства. Рыбинск: Ин-т биологии внутренних вод РАН.

Лукьяненко В.И., Шелухин Г.К. 1970. Особенности функционального состояния осетровых в морской и речной периоды жизни // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах: Тез. докл. II съезда ВГБО. Кишинев: Ред.-издат. отдел АН СССР. С. 227.

Мартемьянов В.И. 2014. Динамика содержания натрия и калия в плазме, эритроцитах и мышцах пресноводных рыб при продолжительном и комбинированном стрессе // Биол. внутр. вод. № 4. С. 78.

Мартемьянов В.И. 2015. Физиологические механизмы регуляции водного гомеостаза у пресноводных гидробионтов при адаптации к факторам среды // Труды ИБВВ РАН. Вып. 72(75). С. 99.

Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В. 2010. Показатели водно-солевого обмена у вселившейся в рыбинское водохранилище тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes, Clupeidae) в сравнении с аборигенными морскими видами рыб // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 3. № 2. С. 37.

Матишов Г.Г., Пономарева Е.Н., Журавлева Н.Г. и др. 2011. Практическая аквакультура. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного научного центра РАН.

Металлов Г.Ф. 1977. Концентрация осмотически активных веществ и ионов в сыворотке крови осетровых в морской и речной периоды жизни: Автореф. дис. ... к.б.н. Ленинград: Ин-т эволюц. физиол. биохим. им. И.М. Сеченова АН СССР.

Металлов Г.Ф., Гераскин П.П., Аксенов В.П. 1997.Физиолого-биохимические аспекты оценки рыбоводного “качества” самок севрюги *Acipenser stellatus* (Pall.) // Рыб. хоз-во. Сер. Аквакультура, информационный пакет. Москва: ВНИЭРХ. С. 4.

Металлов Г.Ф., Пономарев С.В., Аксенов В.П., Гераскин П.П. 2010. Физиолого-биохимические механизмы эколого-адаптационной пластичности осморегулирующей системы осетровых рыб: монография. Астрахань: Изд-во Астрахан. гос.-техн. ун-та.

Насыров Л.Ш., Подушка С.Б. 2017. Икорная продуктивность стербела – гибрида стерляди и белуги // Рыб. хоз-во. № 2. С. 80.

Наточин Ю.В., Лукьяненко В.И., Шахматова Е.И. и др. 1995. Двадцатилетний мониторинг (70–90-е годы) физико-химических параметров сыворотки крови у русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* // Вопр. ихтиол. Т. 35. Вып. 2. С. 253.

Пономарев С.В., Иванов Д.И. 2009. Осетроводство на интенсивной основе. Москва: Изд-во “Колос”.

Пономарева Е.Н., Ковалева А.В., Коваленко М.В. и др. 2019. Особенности роста различных гибридных форм осетровых видов рыб // Наука юга России. Т. 15. № 3. С. 81.

Сариев Б.Т., Туменов А.Н., Бакиев С.С. и др. 2019. Влияние совокупности различных технологических факторов на эффективность процессов созревания и получения прижизненной икры // Международный научно-исследовательский журнал. № 10(88). Ч. 1. С. 95. https://doi.org/10.23670/IRJ.2019.88.10.018

Субботкин М.Ф. 1979. Концентрация сывороточных бета-липопротеидов у каспийских осетровых в морской и речной периоды жизни // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань: Типография издательства “Волга”.

Трусов В.З. 1964. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра // Труды ВНИРО: Осетровые Южных морей Советского Союза. Москва: Изд-во “Пищевая промышленность”. Т. 56. С. 69.

Филиппович Ю.Б., Егорова Т.А., Севастьянова Г.А. 1982. Практикум по общей биохимии. Москва: Просвещение.

Чебанов М.С., Галич Е.В. 2010. Ультразвуковая диагностика осетровых рыб. Краснодар: Просвещение-Юг.

Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. Москва: Пищ. пром-сть.

Шелухин Г.К. 1974. Физиолого-биохимические параметры осетровых в морской и речной периоды жизни: Автореф. дис. ... к.б.н. Петрозаводск: Петрозаводск. гос. ун-т им. О. В. Куусинена.

Щербина М.А., Бурлаченко И.В., Мышкин А.В. и др. 2019. О целесообразности специального предзимнего кормления самок осетровых рыб в индустриальных условиях // Труды ВНИРО. Т. 175. С. 175.

Burstein M., Samaille J. 1958. Determination of serum beta-lipoproteins after selective precipitation of heparin // La Presse Medicale. V. 66. P. 974.

Geraskin P.P., Shelukhin G.K., Metallow G.F., Aksenov V.P. 1999. Specific functional features of sexual maturation and quality of sevruga (*Acipenser stellatus* P.) females // J. Appl. Ichthyol. V. 15 (4–5). P. 339.

Magnin E. 1962. Recherches sur la sistematique et la biologie de Acipenserides (*A. sturio, A. oxyrhynchus, A. fulvescens*) // Ann. Stat. Centr. Hydrob. 9. P. 170–242.

Ponomareva E., Geraskin P., Sorokina M. et al. 2020. Features of the reproductive system development in the installations of closed water supply system // E3S Web Conf. XIII International Scientific and Practical Conference “State and Prospects for the Development of Agribusiness – INTERAGROMASH 2020”. V. 175. P. 8. https://doi.org/10.1051/e3sconf/202017502012

Van Kampen E.J., Zijlstra W.G. 1961. Standardization of hemoglobin metry. II. The hemoglobin cyanide method // Clin. Chim. Acta. V. 6. P. 538.

Zöllner, N. and Kirsch, K. 1962 Uber die quantitave Bestimmung von Lipoiden (Micromethode) mittels die vieles naturlischen Lipoiden (allen Bekannten plasmolipoiden) gemeinsamen Sulfophosphovanilin-Reaction // Zeitschrift Fur Die Gesamte Experimentelle Medicin. V. 135. № 6. P. 545. https://dx.doi.org/10.1007/BF02045455

Features of Changes in the Functional State of Sturgeon During Maturation in Closed Water Supply Installations

E. N. Ponomareva[1, 2], P. P. Geraskin[2], G. F. Metallov[1], A. N. Nevalennyi[2], V. A. Grigoriev[1, 2], M. N. Sorokina[1, 2, *], and Yu. V. Fedorovykh[2]

[1]*Federal Research Center of Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russia*
[2]*Astrakhan State Technical University, Astrakhan, Russia*
**e-mail: sor-marina@yandex.ru*

The dynamics of physiological and biochemical parameters of blood and urine in the process of gonad maturation in females of the sterlet × beluga hybrid (*Acipenser ruthenus* L., 1758 × *Huso huso* L., 1758) grown using ultrasound technology is studied. It is shown that with this technology, there are features in functional changes that accompany the gonadogenesis of female hybrids, distinguishing them from those of fish from natural populations. At the same time, the direction of generative exchange aimed at the formation of gametes is generally the same as in females from natural populations. However, the severity of this process, reflecting its intensity at different stages of development of the sexual glands, is not as distinct as in females migrating to spawn. Possible reasons for increased blood levels of the studied physiological and biochemical parameters in female hybrids when leaving artificial wintering are discussed.

Keywords: sturgeon, hematological parameters, protein, fat and water-salt metabolism, RAS, gametogenesis

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 85–90

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.5

ОСОБЕННОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ ВОДЯНОГО ОРЕХА *Trapa natans* НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

© 2021 г. Е. В. Михайлова[a], *, А. Е. Артюхин[b], М. А. Панфилова[b], Б. Р. Кулуев[a, b]

[a] *Институт биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра, Российской академии наук, Уфа, Россия*

[b] *Башкирский государственный университет, Уфа, Россия*

**e-mail: mikhele@list.ru*

Поступила в редакцию 29.04.2020 г.
После доработки 02.07.2020 г.
Принята к публикации 25.07.2020 г.

Водяной орех плавающий *Trapa natans* L. – водное растение, являющееся реликтом третичного периода и занесенное в Красные книги в 36 регионах России. Его наиболее северные изолированные популяции на Южном Урале и на Алтае остаются слабо изученными. Исследования химического состава воды и донных отложений, интродукция в новые озера, а также эксперименты по проращиванию семян водяного ореха в аквариумной культуре показали способность этого растения существовать в широком диапазоне факторов среды. Вид показал себя чувствительным к хлоридному засолению, низкой температуре воды и устойчивым к сульфатному засолению. Основной угрозой для северных популяций водяного ореха является деятельность человека, которая уже привела к его исчезновению в оз. Ая и сокращению популяций в оз. Манжерокское и оз. Канонерское на Алтае.

Ключевые слова: водяной орех, чилим, *Trapa natans*, вымирание, редкий вид, интродукция

DOI: 10.31857/S0320965221010083

Ареал *Trapa natans* L. (водяного ореха) на территории России дизъюнктивный, при этом популяции на Южном Урале и на Алтае являются изолированными как друг от друга, так и от дальневосточных и европейских популяций. Озера Манжерокское, Ая, Канонерское на Алтае и озера Упканкуль, Бильгиляр, Медвежье и Лебяжье на Южном Урале (табл. 1) входят в число наиболее северных местообитаний водяного ореха в Евразии. Растение занесено в Красные Книги Республики Башкортостан как *Trapa sibirica* Fler. (2011), Оренбургской области как *T. natans* L. (1998), Республики Алтай как *T. natans*, а ранее – *T. pectinata* V. Vassil s. str (2017). Тем не менее, согласно проведенным нами исследованиям (Artyukhin et al., 2019), значительное генетическое разнообразие наблюдается только у дальневосточных популяций, тогда как на остальной территории России водяной орех, вероятнее всего, представлен одним полиморфным видом (*T. natans*).

Условия произрастания водяного ореха на северной границе ареала, где он является вымирающим видом, практически не изучены. Попытки его интродукции в большинстве случаев оказывались неудачными (Лесков, 2010; Кашин и др., 2019). Намного лучше этот вопрос исследован в регионах, где водяной орех широко распространен, – в Азии (Kurihara, Ikusima, 1991; Kumar, Chopra, 2018) и Южной Европе (Phartyal et al., 2018). Но часто такие исследования проводятся не с целью сохранения редкого вида, а для оценки возможности его использования в фиторемедиации, в частности при загрязнении тяжелыми металлами (Kumar, Chopra, 2018).

С целью выяснить, имеется ли что-то общее между озерами, где данный вид сохранился и пережил последнее оледенение, и можно ли восстановить вымирающие популяции, в 2017–2019 гг. были предприняты экспедиции на вышеперечисленные озера Алтая и Южного Урала. В оз. Упканкуль исследования популяции водяного ореха проводятся с 1960-х гг. (Кулуев и др., 2017) и, несмотря на колебания численности, с 2011 в этом озере стабильно обнаруживается не менее 3000 розеток (Артюхин и др., 2019). Около 70% популяции находится возле базы отдыха (Упканкуль-1), остальная часть – на южном конце озера “Упканкуль-2” (табл. 2). В оз. Бильгиляр водяной орех впервые появился в 1980-х гг., размер популяции уменьшается: с 500 розеток в 1992 г. до 28 розеток к 2017 г. Озера Лебяжье и Медвежье, находящиеся в Оренбургской обл., являются сильно эвтрофицированными, количество плава-

Таблица 1. Географическое расположение исследованных местообитаний водяного ореха

Озеро	Географические координаты с.ш.; в.д.
Манжерокское	51°49′14.7″; 85°48′39.4″
Ая	51°54′16.9″; 85°51′12.3″
Канонерское	52°27′48.1″; 85°10′53.0″
Упканкуль	55°03′57.5″; 56°31′14.8″
Бильгиляр	55°03′08.8″; 56°31′40.5″
Медвежье	51°38′48.0″; 54°18′25.6″
Лебяжье	51°41′35.1″; 54°33′45.8″

ющих розеток в 2018 г., согласно нашим подсчетам, составляло ~2800 и 1000 соответственно.

Если на Южном Урале состояние популяций водяного ореха представляется довольно стабильным, то экосистемы Алтайских озер из-за огромной рекреационной нагрузки находятся под серьезной угрозой (Черемисин и др., 2017). Озера Ая и Манжерок являются наиболее популярными местами отдыха туристов на Алтае, что в конечном итоге привело к их эвтрофикации. Местные власти провели очистку озер, заключавшуюся в изъятии донных отложений. Летом 2019 г. в оз. Ая полностью отсутствовала высшая водная растительность, на оз. Манжерокское нам удалось обнаружить всего лишь 20 мелких розеток водяного ореха, ранее произраставшего на площади 4 га, хотя в последние годы размер популяции сократился (Бляхарчук и др., 2015). Противоположным примером может служить оз. Канонерское, которое в связи с эвтрофикацией было постепенно заброшено. Ранее в нем насчитывалось ~2000 особей, но с начала XXI в. водяной орех здесь считался вымершим (Черемисин и др., 2017). Вероятно, снижение антропогенной нагрузки позволило восстановиться популяции – в 2019 г. наблюдалось ~1000 плавающих розеток.

Во всех озерах, где был обнаружен водяной орех (кроме Манжерокского, где после очистки 2018 г. вода все еще остается очень мутной), а также в оз. Долгое, куда водяной орех был наиболее успешно нами интродуцирован, была измерена глубина и взяты пробы воды и донных отложений (табл. 2). Для отбора поверхностных вод использовали батометр Рутнера, для отбора донных отложений – дночерпатель Экмана–Берджи. pH измеряли с помощью портативного pH-метра HI 83141 (HANNA Instruments, США). Анализ проб проводился по стандартным методикам (Ефремов и др., 2019) согласно ГОСТ (26424-85, 26426-85, 26428-85, 31957-2012) и ПНД Ф (14.1:2:3.96-97, 14.1:2.159-2000, 14.1:2:3.95-97, 14.1:2:3.98-97, 14.1:2:3:4.121-97, 14.1:2:4.128-98, 14.1:2:4.138-98, 14.1:2:4.137-98, 14.1:2:4.139-98, 16.1:2.21-98). В оз. Упканкуль пробы отбирали в двух точках два года подряд.

Как видно из табл. 2, водяной орех произрастает в озерах со значительным диапазоном pH (6.73–8.75). Еще более низкий pH наблюдался в оз. Манжерокское до очистки (6.54 ± 0.06) (Бляхарчук и др., 2015), а после очистки, по нашим данным, pH в нем опустился до 6. Имеются данные, что проростки водяного ореха погибают в слабощелочной среде (pH 8–9) (Каршина, Трофимов, 1951; Дробот, 1997; Лесков, 2010), однако в исследованных водоемах высокие значения pH не были для него губительны. Предполагалось негативное влияние кальция (в концентрациях 33.6–42 мг/дм^3) на прорастание семян водяного ореха и морфометрические показатели розеток (Лесков, 2010), однако, в исследованных озерах с наиболее высоким содержанием кальция (оз. Медвежье, Лебяжье) не наблюдалось уменьшения размера розеток. Крупные скопления водяного ореха были обнаружены при глубине озера от 40 см (Медвежье) до 230 см (Упканкуль). При этом водяной орех оказался единственным водным растением, пережившим очистку оз. Манжерокское, средняя глубина которого ранее составляла 2.5 м, а после, соответственно, увеличилась. Водяной орех произрастает как в ультрапресных водоемах (Бильгиляр), так и в озерах с повышенной минерализацией (Лебяжье, Медвежье). Во всех исследованных водоемах наблюдается превышение установленных нормативов по содержанию железа и марганца (табл. 2), что, скорее всего, обусловлено природными ландшафтно-геохимическими условиями (заболоченностью территорий). Анализ состава донных отложений выявил сульфатное засоление практически во всех пробах, при этом содержание хлоридов было низким (за исключением оз. Лебяжье). По остальным исследованным параметрам превышения нормативов не наблюдалось. Тогда как способность водяного ореха аккумулировать тяжелые металлы хорошо известна (Kumar, Chopra, 2018), влияние сульфатов и хлоридов на жизнеспособность водяного ореха ранее не обсуждалось, и поэтому представляет интерес для дальнейшего исследования.

В связи с существующим риском полного вымирания северных популяций водяного ореха представляются актуальными работы по его интродукции. Интродукцию проводили двумя способами, рассевая либо стратифицированные в течение осенне-зимнего периода, либо свежесобранные семена водяного ореха из оз. Упканкуль. Стратификацию проводили с сентября по май при +5°C в темноте в закрытом пластиковом сосуде, наполненном водой для предотвращения высыхания семян. Посев осуществляли в мае в озера бассейна р. Уфы: Аркылы-аккан, Басмалы-куль, Муса-куль и Киндер-куль (Артюхин и др., 2019), отличающиеся температурой, pH, а также составом растительных сообществ, приближенными к оз. Упкан-

Таблица 2. Результаты анализа воды и донных отложений в местообитаниях водяного ореха на Южном Урале и на Алтае ($P = 0.95$)

Показатель	ПДК (рыбохозяйственный)	Место и время сбора									
		Упканкуль-1 2017	Упканкуль-2 2017	Бильгиляр 2017	Упканкуль-1 2018	Упканкуль-2 2018	Бильгиляр 2018	Медвежье 2018	Лебяжье 2018	Канонерское 2019	Долгое 2019
Глубина, см	–	156	180	113	180	230	130	40	45	130	45
pH	6.5–8.5	6.78	6.88	6.73	6.8	6.82	6.75	8.6	8.3	8	8.75
Общая жесткость, °Ж	–	1.2 ± 0.1	1.3 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1 ± 0.1	3.4 ± 0.25	3.6 ± 0.25	0.9 ± 0.1	1.3 ± 0.1
Химический состав поверхностных вод, мг/дм^3											
Минерализация	–	111.8 ± 7.4	106.7 ± 4.8	65.6 ± 4.3	128.5 ± 10.2	120.5 ± 9.4	78 ± 8.6	362.5 ± 39	457.2 ± 45	83.5 ± 6	94 ± 10
Общая щелочность	–	67.1 ± 6	67.1 ± 6	36.6 ± 6	73.2 ± 6	73.2 ± 6	30.5 ± 6	170.8 ± 6	152.5 ± 18	54.9 ± 6	36.6 ± 6
NO_3^-	40	<6.2	<6.2	<6.2	<6.2	<6.2	<6.2	<6.2	<6.2	<6.2	<6.2
SO_4^{2-}	100	<10	<10	<10	<10	<10	<10	29 ± 5	75 ± 10	<10	14 ± 2.8
Cl^-	300	<10	12.5 ± 2	<10	16.2 ± 2.5	14.2 ± 2.3	17.6 ± 2.8	56.5 ± 5	85 ± 7.6	<10	16.3 ± 2.5
$Na^+ + K^+$	120	6.8 ± 2.3	6.3 ± 2.4	2.8 ± 1	11.1 ± 3.2	7.4 ± 2.9	4.4 ± 1.7	43.1 ± 17.1	75.5 ± 27.8	5.3 ± 1.9	0.14 ± 0.06
Mg^{2+}	40	1.7 ± 0.2	3.2 ± 0.4	2.0 ± 0.3	3.7 ± 0.6	11 ± 1.8	4.8 ± 0.7	18.2 ± 2.6	18.2 ± 2.7	2.3 ± 0.3	1.3 ± 0.2
Ca^{2+}	180	21.2 ± 2.2	18.7 ± 2.1	12.5 ± 1.4	20 ± 1.9	10 ± 1.5	12.1 ± 1.3	38.3 ± 4.3	42 ± 4.5	13.3 ± 1.5	25.1 ± 2.7
Li	0.08	<0.006	<0.006	<0.006	<0.006	<0.006	<0.006	0.0097 ± ± 0.0023	0.0088 ± ± 0.0025	<0.006	<0.006
Cu	0.001	0.0072 ± 0.0013	0.0036 ± 0.008	0.0028 ± 0.006	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Ni	0.1	0.003 ± 0.0005	0.0028 ± 0.0005	<0.002	<0.002	<0.002	<0.002	0.002 ± 0.0003	0.002 ± 0.0003	<0.002	0.0043 ± ± 0.0006
Fe	0.1	0.31 ± 0.05	0.5 ± 0.04	0.15 ± 0.03	<0.1	0.4 ± 0.05	0.77 ± 0.12	0.2 ± 0.01	0.27 ± 0.05	0.45 ± 0.05	0.3 ± 0.03
Sr	0.4	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	0.5 ± 0.15	0.55 ± 0.15	<0.1	<0.1
Ba	0.74	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	0.052 ± 0.015	0.055 ± 0.015	<0.05	<0.05
Br	1.35	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	0.073 ± 0.02	0.12 ± 0.03	<0.05	<0.05
Mn	0.01	0.025 ± 0.002	0.035 ± 0.003	0.011 ± 0.002	0.038 ± 0.05	0.017 ± 0.02	0.022 ± 0.03	0.26 ± 0.07	0.092 ± 0.025	0.09 ± 0.024	0.063 ± 0.016
Химический состав донных отложений, %											
Плотный остаток	0.3	0.36 ± 0.04	1.18 ± 0.09	0.08 ± 0.05	<0.1	0.48 ± 0.04	<0.1	0.6 ± 0.05	0.46 ± 0.03	0.29 ± 0.03	0.12 ± 0.024
SO_4^{2-}	0.08	0.19 ± 0.001	0.61 ± 0.06	0.01 ± 0.001	<0.02	0.16 ± 0.001	<0.02	0.34 ± 0.03	0.28 ± 0.02	0.18 ± 0.001	<0.02
Ca^{2+}	–	0.066 ± 0.007	0.214 ± 0.02	0.006 ± 0.001	<0.01	0.046 ± 0.005	<0.01	0.11 ± 0.01	0.088 ± 0.09	0.007 ± 0.001	0.012 ± 0.02
HCO_3^-	–	0.012 ± 0.004	0.015 ± 0.004	0.099 ± 0.004	0.006 ± 0.004	0.012 ± 0.004	0.006 ± 0.004	0.021 ± 0.004	0.019 ± 0.004	0.019 ± 0.004	0.008 ± 0.004
Cl^-	0.01	0.001 ± 0.0005	0.001 ± 0.0005	0.001 ± 0.0005	<0.001	0.001 ± 0.0005	<0.001	0.005 ± 0.001	0.014 ± 0.002	0.001 ± 0.0005	<0.001
Mg^{2+}	–	0.009 ± 0.001	0.027 ± 0.003	<0.006	<0.006	0.007 ± 0.001	<0.006	0.021 ± 0.003	0.023 ± 0.003	0.01 ± 0.001	<0.006

куль. Все весенние интродукции оказались неудачными. Свежие семена интродуцировали в озера Муса-куль, Осаеш, Урускуль, Басмалы-куль, Долгое, Теплое и Мельничное в сентябре сразу после сбора без прохождения ими периода покоя для естественной стратификации на дне озера. Весной всходы обнаружились только в озерах Муса-куль (посажено 30 семян, появилось 14 розеток), Теплое (из 30 семян – 36 розеток), Урускуль и Мельничное (в каждом из 30 семян – 2 розетки) и Долгое. Наиболее успешной оказалась интродукция в оз. Долгое – было посеяно 100 семян, из них образовалось ~900 розеток, что говорит о том, что на одном растении в среднем было как минимум 9 розеток. В связи с этим, в данном озере были взяты пробы воды и донных отложений (табл. 2). В оз. Долгое наблюдались наиболее высокие значения pH среди всех исследованных водоемов, а также самые низкие концентрации ионов Na, K и Mg. По сравнению с оз. Упканкуль, откуда семена были интродуцированы, выше было содержание SO_4^{2-} и Mn, а глубина озера была значительно меньше.

Одним из параметров, которые сложно измерить в естественных условиях, является оптимальная температура, в частности, температура, при которой начинается прорастание семян. Из покоящихся на дне водоема плодов водяного ореха сначала появляется гипокотиль, затем развивается стебель, только потом – корни, которые некоторое время растут вверх и лишь затем опускаются вниз и прикрепляются ко дну (Кулуев и др., 2017). Достоверно не известно, когда именно это происходит в природных водоемах, где температура меняется в очень большом диапазоне в зависимости от погодных условий. Известно, что исследованные алтайские озера – наиболее хорошо прогревающиеся в этом регионе (20–24°C), чем и обусловлен повышенный интерес к ним туристов. Оз. Упканкуль, по нашим данным, в июле прогревалось до 27°C на глубине 50 см, а Бильгиляр – до 25°C, тогда как в Басмалы-куль, Осаеш, Урускуль, Мельничное – только до 23°C (Артюхин и др., 2019). Оз. Муса-куль прогревалось до 26°C, тогда как оз. Долгое, по всей видимости, прогревалось лучше всего (>27°C), поскольку было наиболее мелким. Оз. Теплое – искусственный водоем, являющийся охладителем ТЭЦ и не замерзающий даже зимой. Именно в этом озере плавающие розетки водяного ореха достигали поверхности воды уже в конце мая, тогда как в других озерах это происходило только в июне. Отсутствие всходов в озерах Осаеш и Басмалы-куль, а также плохая всхожесть в озерах Урускуль и Мельничное может быть связана именно с более низкой температурой.

Для проверки предположений, выдвинутых в ходе наблюдений за естественными популяциями, был заложен опыт по выращиванию водяного ореха в аквариумной культуре. Перед посадкой в аквариумы семена проходили стратификацию при тех же условиях, что и в экспериментах по интродукции. В аквариумах объемом 60 л, содержащихся при естественном освещении, семена проращивали по истечении 30, 60, 100, 150 и 240 сут стратификации. Для наполнения аквариумов использовали отстоянную водопроводную воду (pH 8.4) из северного водозабора г. Уфы, который питается из р. Уфа, к бассейну которой относятся все озера, исследованные в Республике Башкортостан. Было использовано шесть аквариумов с комбинированными значениями температуры (22 и 25°C) и pH (8.4 и 6.7). Именно такие значения pH наблюдались в озерах Упканкуль и Бильгиляр (6.7–6.8) и озерах Медвежье, Лебяжье и Канонерское (8–8.6) (табл. 2). Кислотность доводили соляной кислотой (HCl), которая обычно используется в приготовлении питательных сред для культур *in vitro*, а также серной кислотой H_2SO_4 (поскольку в местообитаниях водяного ореха наблюдалось сульфатное засоление, тогда как содержание хлоридов было низким). Еще один аквариум был использован для имитации естественных условий – в нем в качестве грунта использовался сапропель FLORIZEL (Россия) слоем в 2 см, после внесения которого устанавливался pH 7.2, поддерживалась температура 25°C. В каждый аквариум единовременно высаживали 10 семян.

Для вывода семян из состояния покоя требовалась стратификация не менее 100 сут. При более длительной стратификации всхожесть семян, перенесенных в аквариумы, не увеличивалась. Таким образом, для аквариумной культуры водяного ореха 100 сут стратификации, вероятно, является наиболее оптимальным периодом. Всхожесть была наивысшей в аквариуме, где использовался богатый органикой грунт (сапропель). Всходило 80% семян, в среднем в течение 7 сут. Среди аквариумов без грунта наилучшие показатели всхожести наблюдались при 25°C и pH 8.4 – в течение 14 сут всходило 60% семян. В более теплом аквариуме с кислой реакцией, обусловленной добавлением H_2SO_4 (25°C, pH 6.7), в течение 14 сут всходило 50% семян. 30% семян всходило в аналогичных аквариумах при температуре 22°C. Наихудшие показатели всхожести наблюдались в аквариуме, где использовалась соляная кислота (при 22°C взошло одно семя на 37-й день после посадки, при 25°C – ни одного).

Семена, стратифицированные в течение менее продолжительного периода (30 и 60 сут) после переноса в аквариумы, не всходили ни при одном из использованных вариантов культивирования. По истечении 240 сут семена начинали прорастать даже при +5°C, во время стратификации. В 90%

случаев семена с появившимися гипокотилями не продолжали свое развитие после помещения в аквариумы ни при одном из использованных вариантов культивирования. Имеются данные о том, что семена водяного ореха из более теплых местообитаний (Хорватия) хотя и переживали заморозки до –14°С, не прорастали при температуре ниже +10/2°С (день/ночь), а проростки с появившимися гипокотилями оказывались чувствительны к температуре ниже –4°С (Phartyal et al., 2018). В других источниках сообщается, что прорастание водяного ореха российских северных популяций возможно при температуре 15–20°С (Лесков, 2017). Несмотря на способность исследованных нами семян прорастать при +5°С, длительное содержание при этой температуре, по всей видимости, оказывалось губительно для проростков. Этим же может объясняться и неуспешность проведенной весенней интродукции плодов, поскольку к моменту посадки семян (в мае) большая их часть дала всходы в процессе стратификации, и эти всходы некоторое время находились под действием низких положительных температур.

Выводы. Водяной орех способен расти в водоемах с широким диапазоном pH, минерализации, глубины и других параметров, устойчив к засолению сульфатного типа. Такой тип засоления, а также повышенное содержание железа и марганца и низкое содержание хлоридов были характерны для естественных местообитаний водяного ореха на Южном Урале и на Алтае. В аквариумной культуре соляная кислота либо ее соли приводили к практически полной потере всхожести семян. Хотя семена и способны прорастать при +5°С, низкие положительные температуры оказывают негативное воздействие на проростки, поэтому необходимо прекращать стратификацию своевременно, через 100–150 сут, и помещать семена в оптимальные для развития температурные условия (не ниже 25°С). При снижении температуры всего на 3°С всхожесть семян падала на 40–50%. На Алтае наибольшую угрозу водяному ореху представляет увеличение рекреационной нагрузки, тогда как на Южном Урале ситуация более стабильная. Численность редкого вида можно сохранить путем интродукции. Посев предпочтительно проводить сразу после сбора семян в водоемы, прогревающиеся летом до 25°С и выше, с pH от 6.7 до 8.8.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 18-74-00056).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л.М., Баишева З.З., Галеева А.Х. и др. 2011. Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1: Растения и грибы. Уфа: МедиаПринт. 384 с.

Артюхин А.Е., Михайлова Е.В., Кулуев Б.Р. 2019. Исследование изолированных популяций водяного ореха *Trapa sibirica* Fler. (Lythraceae) в республике Башкортостан // Вестник ПГУ. Сер. Биология. № 3. С. 217–226. https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-3-217–226

Бляхарчук Т.А., Митрофанова Е.Ю., Эйрих А.Н. 2015. Комплексные палеоэкологические исследования донных отложений озера Манжерокское в предгорьях Алтая // Труды КарНЦ РАН. № 9. С. 81–99.

Васильев А.С. 1998. Красная книга Оренбургской области. Животные и растения. Оренбург: Оренбургское книжное издательство. 176 с.

Дробот В.И. 1997. Состояние популяций водяного ореха *Trapa natans* L. s 1. и некоторые итоги его расселения в Республике Марий Эл // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства: Матер. науч. конф. Киров. С. 22–24.

Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф., Болотова Я.В. и др. 2019. Ценокомплекс и экологические особенности *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (*Hydrocharitaceae*) в Северной Евразии // Биология внутренних вод. № 1. С. 31–41.

Каршина Л.Е., Трофимов М.М. 1951. О возможности культуры чилима в дельте р. Волги // Бюллетень МОИП. Отд. биологии. Т. 1(1). С. 94–96.

Кашин А.С., Пархоменко А.С., Богослов А.В. и др. 2019. Результаты реинтродукции *Trapa natans* L. в р. Хопер на территории Саратовской области // Науч. тр. Национального парка “Хвалынский”. С. 67–72.

Кулуев Б.Р., Артюхин А.Е., Шевченко А.М., Михайлова Е.В. 2017. Водяной орех плавающий *Trapa* L.: биология, ареал распространения и исследование его изолированных популяций в озерах Нуримановского района Республики Башкортостан // Биомика. Т. 9. № 2. С. 101–118.

Лесков А.П. 2010. Экология и биология *Trapa natans* L. (восточное Забайкалье) // Ученые записки ЗабГУ. Сер. Биол. науки. № 1. С. 140–146.

Манеев А.Г., Ачимова А.А., Седельникова Н.В., Горбунова И.А. 2017. Красная книга Республики Алтай. Растения. Горно-Алтайск. 267 с.

Черемисин А.А., Важов С.В., Фефелова А.Ю., Важов В.М. 2017. Озера Колыванское, Манжерокское и Ая: рекреация и экологические проблемы // Соврем. пробл. науки и обр. № 2. С. 230.

Artyukhin A.E., Mikhaylova E.V., Kuluev B.R. 2019. Genetic variation of water caltrop (*Trapa* L.) in several Russian populations // Curr. Challenges Plant Genet., Genom., Bioinform., Biotechnol. P. 44–45. https://doi.org/10.18699/ICG-PlantGen2019-12

Kumar V., Chopra A.K. 2018. Phytoremediation potential of water caltrop (*Trapa natans* L.) using municipal wastewater of the activated sludge process-based municipal wastewater treatment plant // Env. Technol. V. 39(1). P. 12–23.

Kurihara M., Ikusima I. 1991. The ecology of the seed in *Trapa natans* var. *japonica* in a eutrophic lake // Vegetatio. V. 97(2). P. 117–124. https://doi.org/10.1007/BF00035385

Phartyal S.S., Rosbakh S., Poschlod P. 2018. Seed germination ecology in *Trapa natans* L., a widely distributed freshwater macrophyte // Aquat. Bot. V. 147. P. 18–23. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.02.001

Growth Conditions of Water Caltrop *Trapa natans* L. on the Northern Border of its Habitat

E. V. Mikhaylova[1, *], A. Ye. Artyukhin[2], M. A. Panfilova[2], and B. R. Kuluev[1, 2]

[1]*Institute of Biochemistry and Genetics Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia*

[2]*Bashkir State University, Ufa, Russia*

**e-mail: mikhele@list.ru*

Water caltrop is a relic aquatic plant, protected in 36 regions of Russia. Its most northern and isolated populations in Southern Urals and Altai are poorly studied. Results of chemical analysis of water and aquarium culture experiments revealed that this plant can tolerate a wide range of environmental factors. The species appear to be sensitive to chlorides and low water temperature, but resistant to sulfate salinization. Human factor is the main threat to the northern populations of water caltrop, in Altai it already resulted in the extinction of this plant in Lake Aya and population decline in lakes Manzherok and Kanonerskoye.

Keywords: water caltrop, *Trapa natans*, extinction, rare species, introduction

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 91–94

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.5(285.2)

ПЕРВАЯ НАХОДКА *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Copepoda) В БАССЕЙНЕ р. ОКИ

© 2021 г. В. И. Лазарева*

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

**e-mail: lazareva_v57@mail.ru*

Поступила в редакцию 19.03.2020 г.
После доработки 29.06.2020 г.
Принята к публикации 06.07.2020 г.

Описана новая находка вида *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) в водоемах Европейской России. В октябре 2019 г. восточно-азиатская копепода *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) впервые обнаружена в Шатском водохранилище (54° с.ш., 38° в.д.), которое относится к системе р. Оки – правого притока р. Волги. Численность популяции *T. taihokuensis* превышала 100 тыс. экз./м^3. При температуре воды 13°С вид активно размножался, половозрелые самки с яйцами в яйцевых мешках составляли 45% их общего количества, плодовитость достигала 17 ± 1 яйц на самку. Шатское водохранилище является наиболее западным местообитанием вида в Европейской России. Вероятность дальнейшего расселения вида вниз по р. Оке в водохранилища Средней и Нижней Волги оценена как высокая.

Ключевые слова: Средняя Волга, бассейн р. Ока, Шатское водохранилище, *Thermocyclops taihokuensis*, новые местообитания, обилие, особенности биологии

DOI: 10.31857/S0320965221010071

Копепода *Thermocyclops taihokuensis* (sin. *T. asiaticus* (Kiefer, 1932)) – валидный вид, последнее переописание сделано Монченко (Monchenko, 2008). Внешне по вооружению ног 4–5-й пары и фуркальных ветвей *Thermocyclops taihokuensis* сходен с *T. oithonoides* (Sars, 1863), дифференциальный диагноз этих двух видов приведен в книге В.М. Рылова (1948). В современных работах (Guo, 1999; Dela Paz et al., 2016) выделены следующие важные отличительные признаки *Thermocyclops taihokuensis*: сильно изогнутые боковые ветви семяприемника самки; мощный медиальный шип дистального членика эндоподита четвертой пары ног, вооруженный крепкими зубцами; отношение длины дорзальной щетинки фурки к таковой внешней латеральной щетинки >1.5.

Основной ареал *Thermocyclops taihokuensis* охватывает Центральную и Восточную Азию (Kuzmetov, 1997; Guo, 1999; Mirabdullayev, Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008; Dela Paz et al., 2016). Вид известен из Казахстана и Узбекистана (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008; Степаньянц и др., 2015; Калымбетова, 2017). В 2000-х годах *T. taihokuensis* обнаружили в Северо-Восточном и Среднем Каспии (Monchenko, 2008; Шарапова, 2014; Степаньянц и др., 2015). В 2010-х годах вид проник в бассейн р. Волги, он зарегистрирован в Волго-Ахтубинской пойме (Нечаев, 2016), р. Волге ниже г. Волгограда (Лазарева и др., 2018) и увстьевой области р. Суры в подпоре Чебоксарского водохранилища (Жихарев и др., 2019).

В 2012 г. *T. taihokuensis* появился в Цимлянском водохранилище (р. Дон) (Вехов и др., 2014). В 2018 г. этот вид формировал очень высокую численность (более 600 тыс. экз./м^3) в Верхнем и Чирском участках Цимлянского водохранилища, он также был многочислен (>25 тыс. экз./м^3) в Бреславском и Карповском водохранилищах канала Волга-Дон (Лазарева, Сабитова, 2020). До 2015 г. в Европейской России вид не был зарегистрирован западнее Цимлянской ГЭС (42° в.д.), в дельте р. Дон и Таганрогском заливе Азовского моря его не обнаруживали (Селифонова, 2013; Свистунова и др., 2014). Самое северное (56° с.ш., 46° в.д.) местонахождение *T. taihokuensis* расположено в устье р. Суры (Средняя Волга) (Жихарев и др., 2019). Обзор недавних находок вида указывает на тот факт, что *T. taihokuensis* быстро расселяется к западу от р. Волги.

В начале октября 2019 г. был проанализирован зоопланктон Любовского пруда-охладителя Новомосковской ГРЭС на Шатском водохранилище (Тульская обл.). Шатское водохранилище (коор-

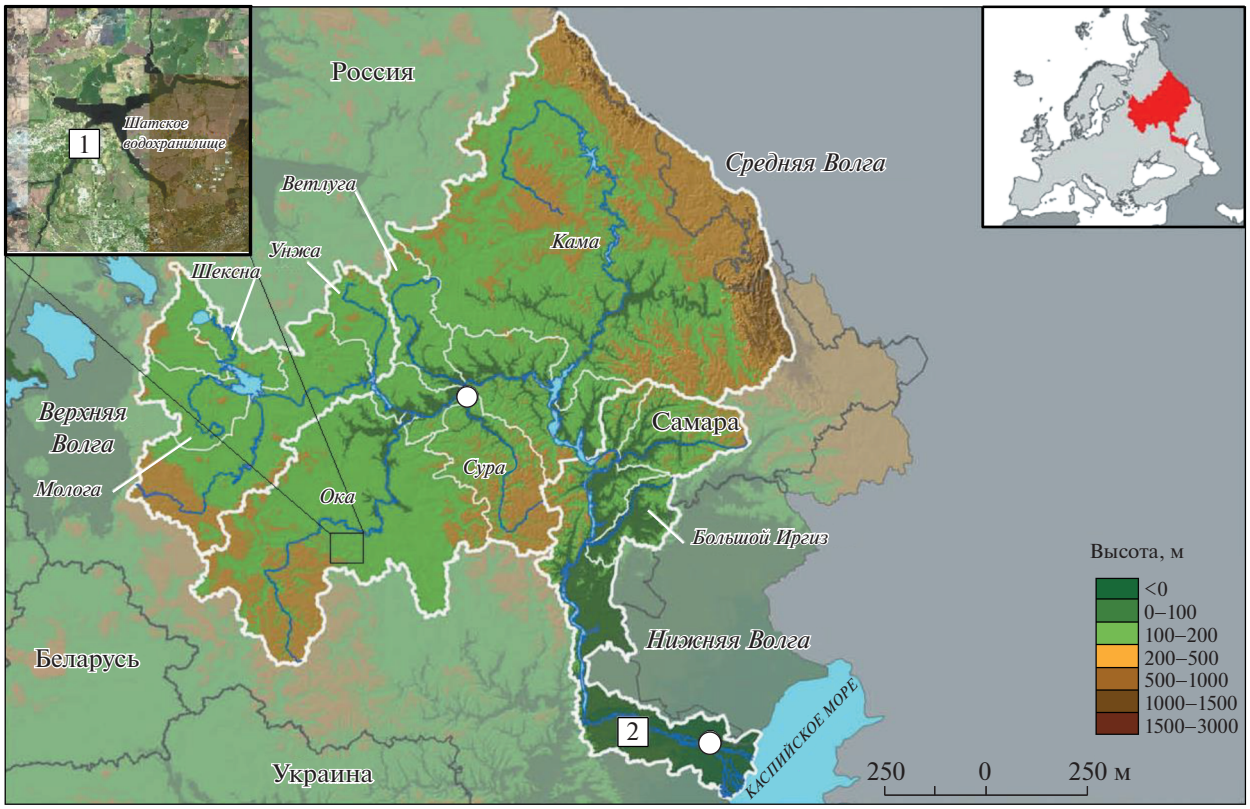

Рис. 1. Распространение *Thermocyclops taihokuensis* в бассейне р. Волги. Круглые метки – данные работ (Жихарев и др., 2019; Нечаев, 2016), прямоугольники – находки автора: 1 – Шатское водохранилище (настоящая статья), 2 – р. Волга ниже г. Волгограда (Лазарева и др., 2018). Схема бассейна р. Волги дана по (Litvinov et al., 2009) с дополнениями автора.

динаты центра 54.0998° с.ш., 38.2744° в.д.) расположено в верховье р. Шат, которая относится к системе р. Оки (бассейн Средней Волги) (рис. 1). Площадь водоема 12.5 км^2, максимальная глубина 13 м (Григорьева, 2020), в подпоре водохранилища находятся устьевые области притоков р. Шат – реки Любовка, Аселок и Белоколодезь.

Пробы зоопланктона отбирали в открытом прибрежье (глубина 0.8 м, температура воды 13°C) мерным ведром с последующей фильтрацией 100 л воды через сито с ячеей 74 мкм. Пробы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Таксономическую идентификацию копепод проводили с использованием работ В.М. Рылова, (1948), В.И. Монченко (Monchenko) (1974, 2008), Guo (1999), Mirabdullayev et al. (2003).

Определяли общую численность и возрастную структуру популяции *T. taihokuensis*, размеры половозрелых особей и плодовитость самок. Измерения проводили с помощью окулярного микрометра 50/10 мм Stemi при увеличении 25–50×. Фотографии выполнены камерой AxioCam MRc5 (микроскоп StereoDiscovery V.12) при увеличении 60×.

В октябре в водохранилище обнаружены четыре вида копепод: пелагические *T. taihokuensis* (110.5 тыс. экз./м^3) и *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) (3.4 тыс. экз./м^3), а также малочисленные литоральные *Eucyclops macrurus* (Sars, 1863) и *E. macruroides* (Lilljeborg, 1901) (в сумме ~1 тыс. экз./м^3). Это первая регистрация *Thermocyclops taihokuensis* в бассейне р. Оки и вторая находка вида в водоемах Средней Волги. В целом, к 2019 г. в бассейне р. Волги выявлены 4 местообитания вида (рис. 1).

Копепода *T. taihokuensis* – сравнительно крупный вид: длина тела самок 0.9–1.0 (в среднем 0.95 ± 0.01 мм), самцов – 0.7–1.0 (0.86 ± 0.03 мм). Это сопоставимо с размерами *Mesocyclops leuckarti* (0.8–1.0 мм). Важным признаком вида, заметным при небольшом увеличении (20–25×), являются S-образно изогнутые апикальные щетинки фурки (рис. 2а). Боковые ветви сравнительно узкого и длинного семяприемника самки широко раздвинуты и заметно изогнуты (рис. 2б), прямой и толстый внутренний шип дистального членика эндоподита 4-й пары ног вооружен редкими зубцами, симметрично расположенными на обоих его краях (рис. 2в).

Вклад *Thermocyclops taihokuensis* составлял 95% количества копепод и 90% всех ракообразных

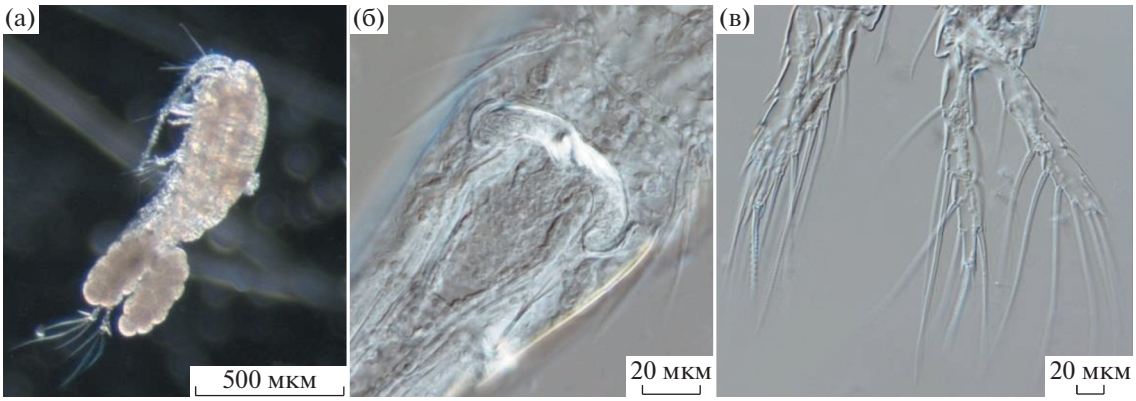

Рис. 2. Самка *Thermocyclops taihokuensis* из Шатского водохранилища: а – общий вид яйценосной самки, б – семяприемник, в – строение четвертой пары ног.

планктона Шатского водохранилища. Другие представители рода *Thermocyclops* в водоеме отсутствовали. Известно (Монченко, 1974), что обычные для центра Европейской России *T. oithonoides* и *T. crassus* (Fischer, 1853) к началу октября переходят к диапаузе. Напротив, популяция *T. taihokuensis* в эти сроки интенсивно размножалась, 45% общего количества половозрелых самок несли яйцевые мешки. Индивидуальная плодовитость достигала 12–28 яиц на самку (в среднем 17 ± 1). Основную часть популяции (>80%) составляли науплиусы (90 тыс. экз./м^3), вклад копеподитов (8 тыс. экз./м^3) и взрослых особей (11.5 тыс. экз./м^3) варьировал в пределах 7–10%. Соотношение самцов и самок в пробах было примерно одинаковым.

Питание такой многочисленной популяции было обеспечено массовым развитием в водохранилище крупных (0.2–0.6 мм) коловраток *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 (17 тыс. экз./м^3) и *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 (42 тыс. экз./м^3). Науплиусы копепод являются фильтраторами и потребляют фито- и бактериопланктон, у взрослых Cyclopoida при недостатке пищи обычен каннибализм (Монаков, 1998).

Таким образом, осенью 2019 г. *Thermocyclops taihokuensis* впервые обнаружен в верхней части бассейна р. Оки – крупного правого притока р. Волги. В настоящее время Шатское водохранилище является наиболее западным (38° в.д.) местообитанием вида в Европейской России. Большая численность (>100 тыс. экз./м^3) популяции *T. taihokuensis* указывает на высокую вероятность дальнейшего расселения вида вниз по р. Оке в водохранилища Средней и Нижней Волги.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признательна Е.А. Боровиковой и Д.П. Карабанову за организацию экспедиционных работ, Р.З. Сабитовой за сбор материала и С.М. Ждановой за помощь в подготовке иллюстраций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в соответствии с госзаданиями АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П. и др. 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. СПб., Гос. ин-т реч. рыб. хоз-ва (ГосНИОРХ). С. 116–145.

Григорьева И.Л. 2020. Шатское водохранилище // Вода России. Водные ресурсы. Электронный ресурс. URL. https://water-rf.ru/Водные_объекты/3411/Шатское_водохранилище (обращение март 2020 г.).

Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В. 2019. Находка тропического вида *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) в Европейской части России // Поволжский экологический журн. № 2. С. 264–270.

Калымбетова М.Т. 2017. Современное состояние зоопланктона Шардаринского водохранилища // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. № 5–6. С. 80–83.

Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В. и др. 2018. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Тр. Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 83(86). С. 62–84. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030

Лазарева В.И., Сабитова Р.З. 2020. Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга-Дон // Зоол. журн. 2020. (В печати).

Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН. 319 с.

Монченко В.І. 1974. Щелепнороті циклоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наук. думка. 452 с. (Фауна України; Т. 27, вип. 3).

Нечаев Д.Ю. 2016. Фаунистическое разнообразие планктонных беспозвоночных Волго-Ахтубинской поймы // Матер. Всерос. молодежной гидробиол. конф. "Перспективы и проблемы современной гидробиологии", пос. Борок, Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 10–13 ноября 2016 г. Ярославль: Филигрань. С. 117–119.

Рылов В.М. 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Cyclopoida пресных вод. Т. 3. Вып. 3. Москва; Ленинград: АН СССР. 318 с.

Селифонова Ж.П. 2013. Состояние таксоцена веслоногих раков (Copepoda) в Азовском море // Vestnik zoologii. Т. 47. № 5. С. 421–430.

Свистунова Л.Д., Брынько В.А., Набоженко М.В. 2014. Современное состояние летнего зоопланктона дельты реки Дон // Вестник Южного научного центра РАН. Т. 10. № 3. С. 75–82.

Степаньянц С.Д., Хлебович В.В., Алексеев В.Р. и др. 2015. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 2: Стрекающие, гребневики, многощетинковые черви, веслоногие ракообразные и мизиды. Санкт-Петербург; Москва: Товарищество науч. изданий КМК. 244 с.

Шарапова Л.И. 2014. Зоопланктон Северо-Восточного Каспия. Приложение 2 // Мониторинг окружающей природной среды Северо-Восточного Каспия при освоении нефтяных месторождений. Алматы: АджипККО. С. 228–229.

Guo X. 1999. The genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 (Copepoda: Cyclopidae) in China // Hydrobiologia. V. 403. P. 87–95.

Dela Paz E.S.P., Holyn'ska M.K., Papa R.D.S. 2016. *Mesocyclops* and *Thermocyclops* (Copepoda, Cyclopidae) in the major visayas islands (Central Philippines) // Crustaceana. V. 89. № 6–7. P. 787–809. https://doi.org/10.1163/15685403-00003547

Litvinov A.S., Mineeva N.M., Papchenkov V.G. et al. 2009. Volga River Basin // Rivers of Europe. Amsterdam: Elsevier. P. 23–57.

Monchenko V.I. 2008. Redescription of the Oriental *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) from its westernmost population // Zoology in the Middle East. V. 43. № 1. P. 99–104. https://doi.org/10.1080/09397140.2008.10638274

Mirabdullayev I.M., Kuzmetov A.R. 1997. The Genus *Thermocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // International Review of Hydrobiology. V. 82. Iss. 2. P. 201–212.

Mirabdullayev I.M., Reid J.W., Ueda H. 2003. Copepoda: Cyclopoida genera *Mesocyclops* and *Thermocyclops*. Genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 // Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 20. Leiden: Backhuys Publishers. P. 214–302.

First Record of *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Copepoda) in the Oka River Basin

V. I. Lazareva*

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

**e-mail: lazareva_v57@mail.ru*

A new find of the species *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) in reservoirs of European Russia is described. In October 2019, the East Asian copepod *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) was first record in the Shat Reservoir (54°N, 38°E), which belongs to the Oka River system. Oka River represents the right tributary of the Volga River. The population of *T. taihokuensis* exceeded 100 thousand ind./m^3. At a water temperature of 13°C, the species actively bred, sexually mature females with eggs in egg sacs accounted for 45% of their total number, and fecundity reached 17 ± 1 eggs per female. The Shat Reservoir is the westernmost habitat of the species in European Russia. It is estimated as the high probability of further distribution of the species down the Oka River into the reservoirs of the Middle and Lower Volga.

Keywords: Middle Volga, Oka River basin, Shat Reservoir, *Thermocyclops taihokuensis*, new records, abundance, features of species live cycle

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 95–98

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.583(285.2):591

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕСЕННЕГО ЗООПЛАНКТОНА ПЕЛАГИАЛИ оз. СЕВАН (АРМЕНИЯ) В ХОДЕ ПОВЫШЕНИЯ ИХТИОМАССЫ

© 2021 г. А. В. Крылов[a, *], А. О. Айрапетян[b], А. А. Овсепян[b], Р. З. Сабитова[a], Б. К. Габриелян[b]

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

[b] *Институт гидроэкологии и ихтиологии Национальной академии наук Республики Армении, Ереван, Армения*

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

Поступила в редакцию 11.06.2019 г.
После доработки 22.09.2019 г.
Принята к публикации 10.12.2019 г.

Показано, что весной на фоне повышения ихтиомассы оз. Севан за счет планктофага *Coregonus lavaretus* L. сократилось число видов, численность и биомасса зоопланктона, количественные характеристики *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus, величина индекса Шеннона. Уменьшение количества ветвистоусых-фильтраторов привело к снижению прозрачности воды и увеличению доли Rotifera в общей численности и биомассе зоопланктона.

Ключевые слова: высокогорное озеро, зоопланктон, ихтиомасса, *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus

DOI: 10.31857/S032096522101006X

С начала XXI в. в высокогорном (~1900 м над уровнем моря) большом (площадь ~1262 км^2) оз. Севан (Армения, между 40°18′38.16″ с.ш., 45°20′57.12″ в.д.) повышается уровень воды, что, наряду со значительными колебаниями биомассы сига (*Coregonus lavaretus* L.), определяет качественный и количественный состав зоопланктона, играющего важную роль в формировании структуры экосистемы и ее функционировании (Озеро..., 2016). Особая роль в период 2011–2014 гг. принадлежала Cladocera, которые на фоне значительного снижения ихтиомассы достигли максимальных за всю историю изучения водоема количественных показателей. Увеличение плотности и биомассы рыб за счет *C. lavaretus*, наблюдающееся с 2013 г., привело к тому, что в июле и октябре 2018 г. в составе планктона не отмечена *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus (Крылов и др., 2020). Указывалось, что этот вид ракообразных попадал в озеро весной и ранее, но быстро выедался рыбами (Озеро..., 2016). Однако до 2016 г. изучение планктона водоема проводили лишь летом и осенью, в результате чего современная информация о состоянии весеннего комплекса организмов отсутствует.

Очевидно, что изменения количественных показателей и структуры весеннего зоопланктона оз. Севан при увеличении биомассы рыб стали предметом изучения авторов очень своевременно.

ЗП собирали в мае 2016–2018 гг. на 15–20 станциях пелагиали (>15 м) Большого и Малого Севана от дна до поверхности сетью Джеди с ячеей 64 мкм, а также батометром Молчанова объемом 4 л через каждые 1–5 м. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975), биомассу рассчитывали с учетом размеров организмов (Балушкина, Винберг, 1979). Сбор ФП осуществляли батометром Молчанова от поверхности до дна через каждые 1–5 м, консервирование и камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975). Рыбное население озера оценивали гидроакустическим методом (Озеро..., 2016). Прозрачность воды измеряли диском Секки.

Статистический анализ показал нормальное распределение данных, достоверность различий средних величин оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа ($p < 0.05$, ANOVA), множественные сравнения групповых средних – с помощью критерия наименьшей значимой разности (LSD-test), для определения корреляции использовали коэффициент Пирсона ($p < 0.05$).

Максимальная температура и минимальная прозрачность воды, а также наибольшая биомас-

Сокращения: ЗП – зоопланктон, ФП – фитопланктон.

Таблица 1. Температура воды, ее прозрачность, биомасса ФП, количественные показатели и индекс Шеннона ЗП оз. Севан в мае 2016–2018 гг.

Показатель	2016[a] г.	2017[b] г.	2018[c] г.
Температура воды, °C	9.0 ± 0.4*[b]	8.5 ± 0.3*[c]	14.8 ± 0.4
Прозрачность воды, м:	5.3 ± 0.4*[c]	5.0 ± 0.2	4.3 ± 0.3
Биомасса ФП, г/м^3:			
Bacillariophyta	0.073 ± 0.007*[b]	0.125 ± 0.005*[c]	0.085 ± 0.002
Chlorophyta	0.143 ± 0.006*[b]	0.07 ± 0.004*[c]	0.162 ± 0.016
Cyanophyta	0.107 ± 0.001*[b, c]	0.046 ± 0.0004*[c]	0.187 ± 0.006
Прочие	0.067 ± 0.009	0.029 ± 0.003	0.049 ± 0.014
Общая	0.39 ± 0.011*[b, c]	0.27 ± 0.013*[c]	0.483 ± 0.022
Число видов ЗП:			
Rotifera	2.8 ± 0.3*[c]	3.0 ± 0.2*[c]	3.9 ± 0.3
Copepoda	4.9 ± 0.2	4.7 ± 0.2	4.3 ± 0.3
Cladocera	2.0 ± 0.1*[b, c]	0.8 ± 0.1	0.9 ± 0.1
Всего	9.7 ± 0.3*[b]	8.5 ± 0.4	9.1 ± 0.5
Численность ЗП, тыс. экз./м^3:			
Rotifera	9.06 ± 2.84*[b, c]	17.22 ± 9.11*[c]	3.15 ± 1.11
Copepoda	14.54 ± 3.44*[c]	9.69 ± 5.28*[c]	1.73 ± 0.76
Cladocera	1.58 ± 0.60*[b, c]	0.22 ± 0.10	0.31 ± 0.30
Общая	25.18 ± 6.51*[c]	27.12 ± 14.34*[c]	5.20 ± 1.85
Daphnia longispina	0.12 ± 0.03	0.10 ± 0.10	0.31 ± 0.21
D. magna	1.46 ± 0.60*[b, c]	0.12 ± 0.10	0.0012 ± 0.0007
Биомасса ЗП, г/м^3:			
Rotifera	0.004 ± 0.001	0.009 ± 0.004*[c]	0.003 ± 0.001
Copepoda	0.920 ± 0.261*[c]	0.415 ± 0.216*[c]	0.078 ± 0.036
Cladocera	0.910 ± 0.555*[b, c]	0.085 ± 0.041*[c]	0.016 ± 0.013
Общая	1.835 ± 0.744*[b, c]	0.509 ± 0.222*[c]	0.097 ± 0.050
Daphnia longispina	0.068 ± 0.038*[b, c]	0.020 ± 0.008	0.015 ± 0.013
D. magna	0.842 ± 0.556*[b, c]	0.065 ± 0.041*[c]	0.0008 ± 0.0006
Индекс Шеннона, бит/экз.	2.63 ± 0.09*[b, c]	2.30 ± 0.07	2.23 ± 0.19

Примечание. Даны средние значения ± ошибка. Индекс Шеннона рассчитан по численности ЗП, бит/экз.
*Статистически значимые различия.

са ФП были отмечены в 2018 г. (табл. 1). Основу биомассы ФП в 2016 г. составляли зеленые водоросли, в 2017 г. – диатомовые, в 2018 г. – цианобактерии. Доминантный комплекс в 2016 г. представляли *Tribonema affine* (Kützing) G.S.West и *Sphaerocystis schroeterii* Chod., в 2017 г. – *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Sphaerocystis schroeterii*, *Cyclotella kutzingiana*, в 2018 г. – *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Aphanothece clathrata* West & G.S. West, *Sphaerocystis schroeterii* и *Oocystis solitaria* Wittr.

В течение периода наблюдений в пелагиали озера наблюдался постепенный рост ихтиомассы, за счет сигов, для которых характерно преимущественное питание ракообразными зоопланктона: в 2016 г. – 450 т, в 2017 г. – 554, в 2018 г. – 737 т.

За период изучения количество видов Rotifera в пробе увеличилось, Cladocera – уменьшилось (табл. 1). Численность ЗП в 2018 г. была ниже, таковой в 2016 и 2017 гг. (табл. 1). В 2017 г. плотность *Daphnia magna* оказалась меньше, чем в 2016 г. в 6.7 раза, в 2018 г. – в 183 раза (табл. 1). За время исследования в общей численности ЗП возросла доля Rotifera (с 26.9% в 2016 г. до 69.6% в 2018 г.), но сократилась доля Copepoda (с 65.3 до 28.5%) и

Таблица 2. Доминирующие виды ЗП и их встречаемость на станциях пелагиали оз. Севан в мае 2016–2018 гг.

Виды	Доля общего числа станций, %					
	по численности			по биомассе		
	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.
Polyarthra dolichoptera Idelson	5.9	–	–	–	–	–
P. vulgaris Carlin	52.9	56.3	–	–	–	–
Filinia terminalis (Plate)	–	43.8	72.7	–	–	–
Keratella quadrata (Müller)	52.9	100.0	100.0	–	6.3	9.1
Asplanchna girodi Guerne	–	–	–	–	–	9.1
Arctodiaptomus bacilifer (Koelbel)	47.1	12.5	–	82.4	62.5	63.6
Acanthodiaptomus denticornis (Wierzejski)	–	25.0	–	47.1	81.3	81.8
Копеподиты Calanoida	–	–	18.2	–	–	9.1
Cyclops abyssorum sevani Meshkova	–	6.3	–	–	37.5	81.8
C. strenuus (Fischer)	–	–	–	–	18.8	36.4
Thermocyclops crassus (Fischer)	35.3	–	–	17.6	–	9.1
Науплиусы Copepoda	94.1	100.0	63.6	–	25.0	–
Daphnia longispina	–	–	9.1	23.5	–	18.2
D. magna	29.4	12.5	–	70.6	37.5	–

Примечание. “–” – вид отсутствует в составе доминантов на всех станциях.

Cladocera (с 7.7 до 1.9%). Среди доминирующих по численности организмов обнаружено 4 вида Rotifera, 4 – Copepoda и 2 – Cladocera, при этом к 2018 г. увеличилось число станций, где преобладали индикаторы высокотрофных вод (*Filina terminalis* и *Keratella quadrata*), сократилась доля станций, где доминировали Calanoida, из числа доминантов исчезла *Daphnia magna* (табл. 2). В течение изучения также снизилась величина индекса Шеннона (табл. 1).

Биомасса ЗП в 2017 г. была меньше, чем в 2016 г. в 3.6 раза, в 2018 г. – в 19.0 (табл. 1). Основу биомассы ежегодно составляли Copepoda, причем, с 2016 по 2018 гг. их доля возросла (с 63.6 до 84.2%), также увеличилась доля Rotifera (с 0.3 до 8.6%), но снизилась доля Cladocera (с 36.1 до 7.2%). Биомасса *D. magna* ежегодно сокращалась и в 2017 г. оказалась меньше, чем в 2016 г. в 10 раз, в 2018 г. – в 108 раз (табл. 1). В составе доминантов отмечено 2 вида Rotifera, 5 – Copepoda, 2 – Cladocera, к 2018 г. повысилась доля станций, где доминировали представители Cyclopoida, из состава доминантов исчезла *D. magna* (табл. 2).

Как мы указывали выше, *D. magna*, зарегистрированная в бассейне оз. Севан в первой половине прошлого века (Бенинг, 1941; Мешкова, 1968), и ранее попадала в водоем, но быстро выедались рыбами, в результате чего не отмечалась в составе ЗП (Озеро..., 2016). В период максимального снижения ихтиомассы в 2011–2014 гг. попавшие в водоем экземпляры получили возможность развития, и вид вошел в состав доминирующего комплекса. Уменьшение браконьерской нагрузки из-за нерентабельности постановки сетей способствовало увеличению биомассы сигов, благодаря которым с 2016 по 2018 гг. в весеннем планктоне значительно сократились численность и биомасса Cladocera (соответственно $r = -0.33$ и -0.36), и в большей степени крупной и окрашенной *D. magna* ($r = -0.46$ и -0.53), которая исчезла из состава доминантов (табл. 1, 2). Это подтверждает значительную роль рыб-планктофагов в формировании видового состава Cladocera оз. Севан.

В период максимальной представленности *D. magna* ее жизнедеятельность определяла ряд характеристик воды и планктонных организмов (Krylov et al., 2018). Сокращение количественных показателей дафнии привело и к их изменению. Так, в период с 2016 по 2018 г. в среднем на 1 м уменьшилась прозрачность воды. При снижении конкуренции с ракообразными-фильтраторами в общей численности и биомассе ЗП возросла доля Rotifera.

Необходимо отметить, что при увеличении ихтиомассы уменьшилась величина индекса Шеннона ЗП ($r = -0.45$) (табл. 1). Однако в летний и осенний сезоны обычно наблюдалась противоположная закономерность, которую мы связываем с

выеданием рыбами наиболее заметных и многочисленных пищевых объектов, что приводит к снижению степени доминирования одного вида (Озеро..., 2016; Крылов и др., 2020). По-видимому, направление изменений индекса Шеннона имеет сезонные особенности и зависит от ряда факторов среды. Так, весной, когда ЗП только формируется, степень доминирования одного вида минимальна, сообщество наиболее выравнено и выедание доступных ракообразных приводит к повышению степени доминирования мелких коловраток, увеличению встречаемости и массовому количественному развитию которых в 2018 г. способствовала также и высокая температура воды.

Весной в меньшей степени проявилось влияние ЗП на ФП, показатели которого в большей степени определялись температурой воды, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции с общей биомассой ФП ($r = 0.56$), биомассами диатомовых ($r = -0.41$), зеленых ($r = 0.58$) водорослей и цианобактерий ($r = 0.74$).

Выводы. Весной при повышении ихтиомассы в оз. Севан сократились число видов в пробе, индекс Шеннона, численность и биомасса зоопланктона, крупной и окрашенной *D. magna*, которая исчезла из доминирующего комплекса организмов. При уменьшении количества ветвистоусых-фильтраторов снизилась прозрачность воды, возросла доля Rotifera в общей численности и биомассе сообщества.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690106-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 169.

Бенинг А.Л. 1941. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: Грузмедгиз.

Крылов А.В., Айрапетян А.О., Косолапов Д.Б. и др. 2020. Особенности изменений структуры планктона пелагиали горного озера при увеличении плотности рыб летом и осенью // Зоол. журн. Т. 99. № 12. (В печати).

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.

Мешкова Т.М. 1968. Зоопланктон озер, прудов и водохранилищ Армении. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР.

Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. 2016. Ярославль: Издательское бюро “Филигрань”.

Krylov A.V., Kosolapov D.B., Kosolapova N.G. et al. 2018. The plankton community of Sevan lake (Armenia) after invasion of *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus, 1820 // Biology Bulletin. V. 45. № 5. P. 505.

Interannual Changes in the Spring Zoplankton of the Pelagic Zone of Lake Sevan (Armenia) in the Course of Increasing Fish Biomass

A.V. Krylov[1, *], A. O. Hayrapetyan[2], A. A. Ovsepyan[2], R. Z. Sabitova[1], and B. K. Gabrielyan[2]

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

[2]*Institute of Hydroecology and Ichthyolog, National Academy of Sciences of Armenia, Yerevan, Armenia*

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

It is shown that in spring an increasing fish biomass due to planktophage *Coregonus lavaretus* L. in Lake Sevan leads to a reduction in the number of species, abundance and biomass of spring zooplankton, quantitative characteristics of a large species of Cladocera, *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus, and a decrease in the Shannon index value. A decrease in the number of filter feeding cladocerans contributes to a decrease in water transparency and an increase in the proportion of Rotifera in the total abundance and biomass of the community.

Keywords: high-altitude lake, zooplankton, biomass of fish, *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 1, с. 99–103

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.4.57.045

ПИТАНИЕ АНАБАСА *Anabas testudineus* В ТЕМНОТЕ: НАБЛЮДЕНИЯ В ИНФРАКРАСНОМ СВЕТЕ

© 2021 г. Е. Д. Павлов[a], *, Е. В. Ганжа[a], Д. С. Павлов[a]

[a] *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия*

**e-mail: p-a-v@nxt.ru*

Поступила в редакцию 15.06.2020 г.
После доработки 17.07.2020 г.
Принята к публикации 30.07.2020 г.

Выполнено сравнительное исследование питания анабаса *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) плавающим на поверхности воды гранулированным кормом на свету (~100 лк), в темноте и при освещении инфракрасным светом (780–900 нм). Выяснено, что анабас способен в равной мере питаться в темноте и при освещении ИК-светом (37 и 30% гранул), что значительно хуже, чем на свету (73% гранул). Если на свету рыбы мгновенно реагировали на внесенный корм и начинали потреблять его, то при инфракрасном свете первые гранулы они схватывали в среднем лишь через две с лишним минуты после начала опыта. Это указывает на отсутствие у анабаса зрительной реакции на корм при инфракрасном свете.

Ключевые слова: анабас *Anabas testudineus*, пищевое поведение, инфракрасный свет, темнота

DOI: 10.31857/S0320965221010101

Анабас *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) широко распространен в Юго-Восточной Азии, часто обитает в стоячих и слабо текучих водоемах, в том числе в прудах и каналах системы рисовых чеков с высокой мутностью воды. Суточный ритм и особенности питания анабаса слабо изучены. Есть данные, что основным рационом для молоди анабаса служит зоопланктон; взрослые особи анабаса всеядны – питаются водными насекомыми, их личинками и другими беспозвоночными, мелкой рыбой, а также растительностью (Shingh, Samuel, 1981). Ранее проведенная работа (Павлов и др., 2019) показала, что количество потребляемого анабасом искусственного гранулированного корма увеличивается в вечерние часы. Данные, указывающие на способность анабаса питаться в темноте, в доступной литературе не найдены.

Для наблюдения в темноте за поведением рыб применяют излучение в инфракрасном спектре при условии отсутствия чувствительности к нему у объекта исследований. Пресноводные рыбы, в том числе анабас (Ahmadi Ahmadi, 2018), как правило, лучше воспринимают свет большей длины волны – желтую часть спектра (Павлов и др., 1970; Протасов, 1978; Lythgoe, 1984). По электрофизиологическим (Протасов, 1978) и поведенческим (Павлов и др., 1970) исследованиям показано, что спектральная чувствительность пресноводных рыб не затрагивает инфракрасный спектр излучения. Однако появились данные по наличию восприятия пресноводными рыбами света в инфракрасном диапазоне: карпа *Cyprinus carpio* L. (Matsumoto, Kawamura, 2005), нильской (*Oreochromis niloticus* L.) (Kobayashi et al., 2002; Matsumoto, Kawamura, 2005) и мозамбикской тиляпии *O. Mossambicus* (Peters, 1852) (Shcherbakov et al., 2012, 2013), *Pelvicachromis taeniatus* (Boulenger, 1901) (Meuthen et al., 2012). Имеется предположение, что спектральная чувствительность рыб к красному и инфракрасному свету в сильно замутненных водоемах может отражать их эволюционную адаптацию к сложившимся условиям обитания (Shcherbakov et al., 2013). Присутствует ли такая адаптация у анабаса на данный момент неизвестно.

Цель работы – изучить возможность питания анабаса в темноте и его восприимчивость к инфракрасному свету.

Исследования проведены в январе–феврале 2020 г. в Приморском отделении Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (СРВ, г. Нячанг). Особей анабаса (средняя длина 71 ± 1.9 мм, масса 12 ± 1.2 г) отловили в прудах при помощи традиционных искусственных укрытий-ловушек. Средняя глубина прудов составляла 70 см, средняя температура воды – 24 °С, прозрачность воды – 20–30 см. Отловленных рыб перевозили в лабораторию и содержали при температуре воды 25–26°С в четырех аквариумах объемом 100 л по 25 особей в каждом. Чтобы исключить попытки анабаса выпрыгнуть, аквариумы заполняли водой наполо-

вину (50 л) и накрывали стеклянными крышками с небольшим зазором для доступа воздуха. В период акклимации (3 дня после пересадки в аквариумы) смену воды в аквариумах осуществляли 2 раза в сут, в последующие дни – 1 раз в сут. Рыб кормили ежедневно сухим гранулированным кормом Humpy Head ("Yi Hu Fish Farm Traiding", Сингапур) с диаметром гранул около 3 мм и средней массой 10 мг, рацион избыточный – 15% от средней массы тела особи. Корм длительное время (>30 мин) плавал на поверхности воды. Бóльшая часть рыб начинала потреблять гранулированный корм в течение первых трех суток.

Для проведения опытов рыб, не получавших корм в течение последних 6–8 ч, по 5 экз. из общих аквариумов пересаживали в четыре аквариума с объемом воды 14 л. Дно и боковые стенки аквариумов были изолированы от внешнего света при помощи черной матовой непрозрачной пленки. Над аквариумами был смонтирован полог из непрозрачной плотной пленки, закрывающей их сверху и с боков. Для дополнительной изоляции аквариумов от внешнего света их накрывали крышками с наклеенной черной пленкой. Эксперименты проводили в темное время суток (с 18:00 по 21:00) в помещении, где уровень освещенности в это время не превышал 0.1 лк (минимальное детектируемое значение люксметром Amtast LX1330B).

Выполняли три группы опытов, разделенных по типу освещения в аквариумах в период опыта: контрольные опыты на свету (включена люминесцентная лампа, освещенность ~100 лк); опыты в темноте (лампа выключена); опыты при инфракрасном свете (включена инфракрасная подсветка видеокамеры, лампа выключена).

В контрольных опытах (на свету) аквариумы с пересаженными рыбами были закрыты прозрачным стеклом для исключения выпрыгивания особей. Во время проведения опытов в темноте аквариумы закрывали непрозрачной крышкой и опускали полог. В опытах с инфракрасной подсветкой аквариумы с рыбами закрывали непрозрачной крышкой с прорезью (4 × 4 см^2) в верхней части, в которую устанавливали видеокамеру SJcam A10, оборудованную по периметру 6-ю диодными излучателями, работающими в инфракрасном диапазоне. Расстояние от объектива камеры до поверхности воды составляло 30 см, до дна аквариума – 45 см. Видео записывали с разрешением кадра 1280 × 720 p (30 к/с); в течение всего опыта LCD-экран видеокамеры был выключен. Инфракрасные светодиоды излучали свет с длиной волны от 780 до 900 нм. Измеряли длину световой волны спектрометром Ocean Optics HR 2000.

По прошествии периода акклимации рыб к условиям непосредственно эксперимента (30 мин) верхнее стекло над аквариумами (в контрольных опытах) или крышку (опыты в темноте и при ИК-свете) на короткое время (5–10 с) сдвигали на 1–2 см; в получившуюся прорезь в каждый аквариум засыпали 25 гранул корма. В темноте и на свету в связи с сильными бликами от стекла видеорегистрацию поведения анабаса в течение опыта (последующих 20 мин после акклимации) не проводили. В опытах с инфракрасной подсветкой на видеозаписях оценивали потребление анабасом корма и фиксировали время схватывания первой гранулы. Через 20 мин после подачи корма опыт прекращали, рыб пересаживали в аквариумы постоянного содержания и подсчитывали число гранул, оставшихся несъеденными, в экспериментальных аквариумах. Аквариумы чередовали по группам выполняемых опытов. Всего было проведено 77 опытов (26 на свету, 25 в темноте, 26 при инфракрасной подсветке).

Статистическая обработка материала выполнена по индивидуальным значениям с использованием: непараметрического дисперсионного анализа (*H*-критерия Краскела-Уоллиса), *U*-критерия Манна–Уитни, критерия Стьюдента для долей.

По нашим наблюдениям рыбы на свету активнее, чем при инфракрасном свете – они чаще перемещались в аквариуме, держались преимущественно в толще воды. Рыбы, находящиеся на свету (в 25 опытах из 26) моментально (в первые секунды) реагировали на подачу корма и начинали его потреблять.

При инфракрасном свете особи плавали медленно, чаще держались у стенок аквариума головой вверх, перемещаясь вдоль них в разных направлениях. При этом рыбы редко сталкивались друг с другом. Часть из них практически в течение всего опыта неподвижно лежали на дне аквариума. При инфракрасном свете особи на подачу корма не реагировали – не подплывали к корму, не пытались схватить гранулу. Потребление корма начиналось не ранее, чем через 25 с после подачи корма. В среднем успешное обнаружение и потребление первой гранулы в большинстве опытов (17 из 26) занимало 2.2 ± 0.46 (0.4–8.4) мин. В ряде опытов (в 9 из 26) ни одна из гранул не была потреблена.

У рыб, содержащихся при инфракрасном свете, доверительный интервал для генерального среднего времени начала потребления первой гранулы корма (135 с) составил 59 с. С вероятностью 0.95 можно утверждать, что среднее время, необходимое для успешного обнаружения гранулы, при выборке большего объема не выйдет за пределы этого интервала.

Проведенный анализ видео показал, что в инфракрасном свете обнаружение рыбами первой гранулы, вероятно, происходит случайным образом. Для вентиляции наджаберной полости, где

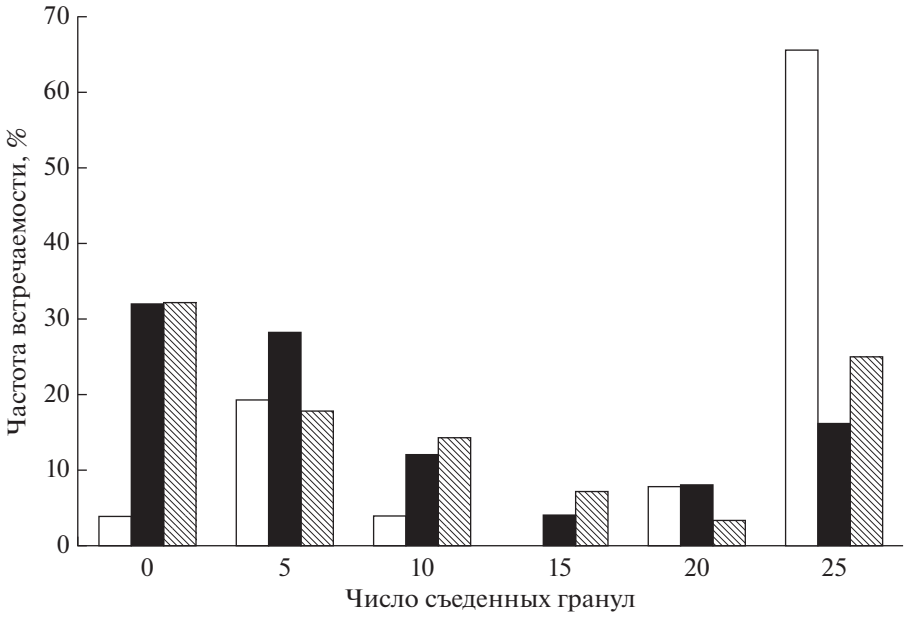

Рис. 1. Число съеденных анабасом *Anabas testudineus* гранул корма в опытах при различной освещенности: на свету (□), в темноте (■), при инфракрасном свете (▨).

располагается лабиринтовый орган анабасу необходимо время от времени всплывать к поверхности и захватывать атмосферный воздух (Graham, 1997; Hughes, Singh, 1970). Иногда они заглатывали гранулу корма, плавающую на поверхности воды. В некоторых случаях рыбы эту гранулу отвергали. После схватывания первой гранулы рыба начинала поиск других гранул, плавающих на поверхности воды, их схватывание происходило в результате прямолинейного движения к грануле с расстояния, не превышающего 3 см.

Непараметрический дисперсионный анализ показал, что потребление анабасом корма зависит от наличия света (*H*-критерий Краскела–Уоллиса: $p < 0.001$). Рыбы в контрольных опытах в большинстве случаев (15 опытов из 26) потребляли за время опыта весь доступный корм (см. рис. 1).

Доля съеденных гранул у рыб в контрольных опытах была заметно выше (критерий Стьюдента для долей: $p < 0.001$), чем у особей в темноте и при инфракрасном свете (73% гранул против соответственно 30 и 37%). Различий по количеству потребляемого корма между особями, содержащимися в темноте и при инфракрасном свете, не обнаружено (критерий Стьюдента для долей: $p = 0.3$; *U*-критерий Манна–Уитни: $p = 0.6$). В темноте и при инфракрасном свете рыбы реже потребляли корм (*U*-критерий Манна–Уитни: $p < 0.01$), чем особи на свету (68% случаев против 96%).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что анабас способен питаться искусственным плавающим на поверхности воды кормом не только на свету, но и в темноте и при инфракрасной подсветке. При инфракрасной подсветке в диапазоне 780–900 нм потребление особями корма сходно с таковым у рыб в темноте.

При инфракрасном свете рыбы тратят значительное время на обнаружение корма по сравнению с особями на свету, обнаруживающими и схватывающими гранулы моментально после их внесения в аквариум. Потребление корма в инфракрасном свете у анабаса, вероятно, носит случайный характер – происходит при систематическом подъеме к поверхности воды и захватывании атмосферного воздуха. По-видимому, число съеденных гранул в опыте зависит от времени обнаружения первой гранулы, после которого рыбы начинают чаще подниматься вверх, исследуя всю площадь водной поверхности.

Не исключено, что при использовании корма с другими характеристиками плавучести (взвешенного в толще воды или лежащего на дне), разница в скорости питания рыб контрольной и опытных групп будет еще большей. Для других видов рыб известна способность питаться в темноте не только неподвижным, но и подвижным кормом (Гирса, 1981). Это характерно, в частности, для хищных рыб – налима *Lota lota* L., обыкновенного сома *Silurus glanis* L., речного угря *Anguilla anguilla* L., – при освещенности ≤0.01 лк и связано со снижением зрительной доступности хищника для жертвы и прекращения у последней стайного поведения (Гирса, 1981; Касумян, Павлов, 2018; Павлов 1959, 1963). Остается неясным вопрос, способен ли ана-

бас питаться подвижными организмами в темноте и проявляется ли у него суточная динамика питания.

Во время опытов рыб содержали в малом объеме воды (плотность посадки 0.36 экз./л). В отсутствие возможности визуального обнаружения корма анабас мог обнаруживать гранулы при помощи тактильной рецепции, боковой линии и обоняния. Эти сенсорные системы играют ведущую роль при питании рыб в темноте, но они остаются недостаточно изученными у анабаса (Касумян и др., 2020; Begum et al., 2013; Binoy et al., 2015). Известно, что дистантность действия боковой линии относительно мала (не превышает 1–2 двух длин тела рыб) (Kasumyan, 2003), при этом она дает возможность точно оценивать в основном подвижные предметы. Проведенная работа А.О. Касумяном с соавторами (2020) указывает на хорошую способность анабаса к "локальному обонятельному поиску".

Отсутствие реакции на инфракрасную подсветку позволяет применять данную видеоаппаратуру для оценки поведения анабаса в темное время суток. В целях корректности применения метода необходимо подвергать спектральному анализу инфракрасные диоды используемых видеокамер.

Выводы. Анабас способен в темноте потреблять искусственный гранулированный корм с поверхности воды. Особи, содержащиеся в темноте и при инфракрасном свете, не реагируют на подачу корма и начинают питаться в среднем на 2 мин позже, чем особи на свету (освещенность ~100 лк). При инфракрасном свете и в темноте рыбы съедают меньше гранул, чем на свету – соответственно 37 и 30% против 73%. Отсутствие различий в питании у рыб в темноте и при инфракрасной подсветке свидетельствует о том, что анабас не чувствителен к ИК-свету с длиной волны от 780 до 900 нм, что позволяет применять инфракрасную подсветку для наблюдений за поведением рыб в темное время суток.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, М.А. Ручьеву (Карнц РАН), Чан Дык Зьену за помощь в сборе и обработке материала; К.И. Бойко (ИПЭЭ РАН) за спектральный анализ излучения инфракрасных светодиодов; А.О. Касумяну (МГУ), В.В. Костину, Д.Д. Зворыкину и В.А. Бастакову (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала осуществлен при финансовой поддержке Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (программа Эколан 3.2); анализ материала и подготовка статьи – при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гирса И.И. 1981. Освещенность и поведение рыб. Москва: Наука.

Касумян А.О., Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К. 2020. Морфология органа обоняния анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae, Perciformes) // Зоол. журн. Т. 99. № 11. (В печати).

Касумян А.О., Павлов Д.С. 2018. Стайное поведение рыб. Москва: Товарищество научных изданий КМК.

Павлов Д.С. 1959. Опыты по питанию налима *Lota lota* (L.) при различной освещенности // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 4. С. 42.

Павлов Д.С. 1963. Доступность атерины для ночного хищника – морского налима в разных условиях освещенности // Вопр. ихтиол. Т. 3. Вып. 1(26). С. 152.

Павлов Д.С. 1970. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. Москва: Наука.

Павлов Е.Д., Звездин А.О., Павлов Д.С. 2019. Воздействие тиомочевины на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus* и потребление им корма // Вопр. ихтиол. Т. 59. № 5. С. 606. https://doi.org/10.1134/S0042875219050163

Протасов В.Р. 1978. Поведение рыб. Москва: Наука.

Ahmadi Ahmadi. 2018. Phototactic response and morphometric characteristic of climbing perch Anabas testudineus (Bloch, 1792) under culture system // Croatian Journal of Fisheries. V. 76. № 4. P. 164. https://doi.org/10.2478/cjf-2018-0020

Begum A., Goswami U.C., Dey S. 2013. Ultramicroscopic structure of the lens of *Anabas testudineus* and its significance // Clarion. V. 2. P. 52–55.

Binoy V.V., Kasturirangan R., Sinha A. 2015. Sensory cues employed for the acquisition of familiarity-dependent recognition of a shoal of conspecifics by climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch) // J. Biosci. V. 40. P. 225–232.

Graham J.B. 1997. Air-breathing fishes: evolution, diversity, and adaptation. San Diego, CA: Academic Press. 299 p.

Hughes G.M., Singh B.N. 1970. Respiration in an air-breathing fish, the climbing perch *Anabas testudineus* Blach. I. Oxygen uptake and carbon dioxide release into air and water // J. Exp. Biol. V. 53. P. 265–280.

Kasumyan A.O. 2003. The lateral line in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 43. Suppl. 2. P. S175.

Kobayashi R., Endo M., Yoshizaki G., Takeuchi T. 2002. Sensitivity of tilapia to infrared light measured using a rotating striped drum differs between two strains // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 68. P. 646.

Lythgoe J.N. 1984. Visual pigments and environmental light // Vision Res. V. 24. P. 1539.

Matsumoto T., Kawamura G. 2005. The eyes of the common carp and Nile tilapia are sensitive to near-infrared // Fish Sci. V. 71. P. 350.

Meuthen D., Rick I.P., Thünken T., Baldauf S.A. 2012. Visual prey detection by near-infrared cues in a fish // Naturwissenschaften. V. 99. P. 1063. https://doi.org/10.1007/s00114-012-0980-7

Shcherbakov D., Knörzer A., Hilbig R. et al. 2012. Near-infrared orientation of Mozambique tilapia Oreochromis mossambicus // Zoology. V. 115. P. 233. https://doi.org/10.1016/j.zool.2012.01.005

Shcherbakov D., Knörzer A., Espenhahn S. et al. 2013. Sensitivity differences in fish offer near -infrared vision as an adaptable evolutionary trait // PLoS ONE V. 8. № 5. P. 1. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064429

Shingh K.P., Samuel P. 1981. Food, feeding habits and gut contents of *Anabas testudineus* (Bloch) // Matsya. V. 7. P. 96.

Feeding of Climbing Perch *Anabas testudineus* in the Darkness: Observation in Infrared Light

E. D. Pavlov[1, *], E. V. Ganzha[1], and D. S. Pavlov[1]

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: p-a-v@nxt.ru*

It was carried out a comparative study of the nutrition of climbing perch *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) by the granular food with positive buoyancy in light (~100 lux), in the darkness and in the infrared light (780–900 nm). It was found that climbing perch is able to eat equally in the darkness and in the infrared light (37 and 30% of the feeding granules), which is much worse than in the light (73% of the granules). Fish instantly reacted to the introduced feed and began to consume it in the light, but they captured the first granules in infrared light only on average after more than two minutes after the start of the experiment. This indicates that climbing perch have no visual reaction to food in infrared light.

Keywords: climbing perch *Anabas testudineus*, feeding behavior, infrared light, darkness

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595

ВЫСОКАЯ ЧАСТОТА ЗАРАЖЕНИЯ ЭНДОПАРАЗИТАМИ (ГЕЛЬМИНТАМИ) ЖАБ (Anurans) В НИЖНЕМ ДИРЕ, ПРОВИНЦИЯ ХАЙБЕР-ПАХТУНХВА, ПАКИСТАН[1]

© 2021 г. А. Ю. Хан[a], М. Аттаулла[b], В. Хан[b], А. Варис[c], Ш. Халид[a], А. Басет[d, *]

[a]*Университет Шахид Беназир Бхутто, кафедра зоологии, Шерингал, Верхний Дир, Хайбер-Пахтунхва, Пакистан*
[b]*Университет Малаканд, кафедра зоологии, Малаканд, провинция Хайбер-Пахтунхва, Пакистан*
[c]*Университет Каид-и-Азам, кафедра биотехнологии, Исламабад, Пакистан*
[d]*Университет Бача Хан, кафедра зоологии, Чарсадда, Пакистан*
**e-mail: drabdulbaset@bkuc.edu.pk*

Поступила в редакцию 28.04.2020 г.
После доработки 15.06.2020 г.
Принята к публикации 03.09.2020 г.

Полученные результаты подчеркивают важность дальнейших исследований в Нижнем Дире для получения более полного представления об экологических отношениях гельминтов-паразитов с их хозяевами. 27 экземпляров *Bufo stomaticus* (Lutken, 1864) (Anura: Bufonidae) были собраны в округе Нижний Дир, провинция Хайбер-Пахтунхва, Пакистан в период с апреля по август 2016 г. и исследованы на наличие гельминтов (эндопаразитов). 20 особей (44.44%) были заражены двумя видами гельминтов-паразитов. Всего собран 41 экземпляр гельминтов, из них 6 определены как цестоды, остальные 35 – нематоды. Доминирующими паразитами были нематоды (*Cosmocerca* sp., 56.09% и *Cosmocercoides* sp., 29.26%). Из цестод обнаружена лишь *Nematotania dispar* (14.63%). Самки жаб характеризовались наибольшим разнообразием паразитов по сравнению с самцами.

Ключевые слова: гельминты-паразиты, *Bufo stomaticus*, биометрия, Нижний Дир, Пакистан

DOI: 10.31857/S0320965221010046

High Rate of Endoparasites (Helminth) Infection of Toad (Anurans) in the Dir Lower, Khyber Pakhtunkhwa, Pakistan

A. U. Khan[1], M. Attaullah[2], W. Khan[2], A. Waris[3], Sh. Khalid[1], and A. Baset[4, *]

[1]*Department of Zoology, Shaheed Benazir Bhutto University, Sheringal, Dir Upper, Khyber Pakhtunkhwa, Pakistan*
[2]*Department of Zoology, University of Malakand, Malakand, Khyber Pakhtunkhwa, Pakistan*
[3]*Department of Biotechnology, Quaid-i-Azam University, Islamabad, Pakistan*
[4]*Department of Zoology, Bacha Khan University, Charsadda, Pakistan*
**e-mail: drabdulbaset@bkuc.edu.pk*

The results emphasise the significance of further studies in the Dir Lower to get well understanding of the helminth parasites with ecological relations of their hosts. 27 specimens of *Bufo stomaticus* (Lutken, 1864) (Anura: Bufonidae) were collected in the Dir Lower, Khyber Pakhtunkhwa province of Pakistan in the period from April to August 2016, and examined for helminths (endoparasites) parasites. 20 (44.44%) specimens were infected by two types of helminths parasites. Total of 41 helminths parasites were collected, among them 6 were identified Cestode and the remaining 35 were nematodes. The dominant parasites were nematodes (*Cosmocerca* sp. with 56.09% followed by *Cosmocercoides* sp. with 29.26%). But the Cestodes were found with single species (*Nematotania dispar* with 14.63%). Female toads showed higher parasite diversity than male toads.

Keywords: Helminths parasites, *Bufo stomaticus*, biometry, Dir Lower and Pakistan

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 1.