СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2022

Водная флора и фауна

Флора золотистых водорослей (Chrysophyceae) двух провинций Южного Вьетнама

Е. С. Гусев, Е. Е. Гусева, Чан Дык Зьен, М. С. Куликовский 211

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Морфологическая изменчивость и особенности биологии анабаса *Anabas testudineus* в водных объектах разного типа

К. Ю. Самойлов, Чан Дык Зьен 212

Новые для флоры России виды рода *Cryptomonas* (Cryptophyceae)

П. В. Кулизин, Н. А. Мартыненко, Е. С. Гусев, Д. А. Капустин, Е. Л. Воденеева, М. С. Куликовский 222

Два новых для науки вида хромадорид (Nematoda, Chromadorida) из водных объектов Вьетнама

Фан Ке Лонг, В. Г. Гагарин, Нгуен Динь Ты 233

Пространственное изменение формы и химического состава сагиттальных отолитов у популяций *Channa punctatus* (Channidae) р. Ганг (Индия)

М. Сингх, А. Кашьяп, Дж. А. Ансари, М. Сераджуддин 245

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Пространственно-временной анализ развития нанопланктонных динофитовых в оз. Байкал

Н. А. Бондаренко 247

Растительные пигменты в кернах как показатели трофии крупных мелководных озер Воже и Лача (северо-запад России)

Л. Е. Сигарева, Н. А. Тимофеева, В. В. Законнов 256

Зоопланктон, зообентос, зооперфитон

Трофические взаимодействия в зоопланктоне Цимлянского водохранилища (Россия)

В. И. Лазарева 264

Ихтиология

Рост муксуна *Coregonus muksun* в различных условиях водности р. Обь

А. К. Матковский, Т. А. Красноперова 278

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Влияние биогенных элементов на рост нитчатых цианобактерий – возбудителей “цветения” воды – и синтез ими метаболитов

Т. Б. Зайцева, Н. Г. Медведева 290

Особенности структурных и функциональных характеристик диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis*
Л. В. Стельмах 300

Водная токсикология

Оценка мощности доз облучения рыб в низовье р. Обь
В. Г. Городецкий, А. В. Трапезников, В. Н. Трапезникова, А. В. Коржавин 310

Методы исследования

Оценка потенциального запаса рыб, поддерживаемого доступной кормовой базой озера
Б. К. Габриелян, Т. В. Варданян, Н. Э. Барсегян, А. Хосровян 317

Краткие сообщения

Реакция макрофитов на периодические изменения уровня воды в оз. Большое Миассово (Южный Урал, Россия)
Е. И. Вейсберг, Н. А. Исакова 318

Влияние никеля и меди на развитие проростков череды лучистой *Bidens radiata*
Е. Г. Крылова 324

Влияние изменений магнитного фона на пищевое поведение карася *Carassius auratus gibelio*
В. В. Кузьмина, Е. А. Куливацкая, В. В. Крылов 328

Активное участие печени в реакции организма леща *Abramis brama* при инфицировании трипаносомами рода *Trypanosoma*
Т. Б. Лапирова 332

EDN: GUISUR
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 211

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 582.26+581.9

ФЛОРА ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (Chrysophyceae) ДВУХ ПРОВИНЦИЙ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА[1]

© 2022 г. Е. С. Гусев[a], *, Е. Е. Гусева[a], Чан Дык Зьен[b], М. С. Куликовский[a]

[a] *Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия*

[b] *Приморское отделение Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам*

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

Поступила в редакцию 16.09.2021 г.
После доработки 22.10.2021 г.
Принята к публикации 29.10.2021 г.

Исследована флора чешуйчатых золотистых водорослей порядков Synurales, Paraphysomonadales и Chromulinales южных провинций Вьетнама Бинь Тхуан и Донг Най. В 37 исследованных водоемах выявлено 48 таксонов, из них 40 относится к роду *Mallomonas*, 5 – к роду *Synura*, по 1 из родов *Paraphysomonas*, *Spiniferomonas*, *Chrysosphaerella*. Один таксон впервые отмечен во Вьетнаме. Также найдены редкие виды, эндемичные для Юго-Восточной Азии. Обнаружены единичные чешуйки трех потенциально новых для науки видов. В провинции Бинь Тхуан найдено 42 таксона золотистых водорослей, в провинции Донг Най – 30, с учетом ранее сделанных находок – 52.

Ключевые слова: золотистые водоросли, *Mallomonas*, *Synura*, *Paraphysomonas*, *Spiniferomonas*, *Chrysosphaerella*, флора, Южный Вьетнам

DOI: 10.31857/S032096522203007X

Flora of Silica-Scaled Chrysophytes (Chrysophyceae) of Two Provinces in Southern Vietnam

E. S. Gusev[1], *, E. E. Guseva[1], Tran Duc Dien[2], and M. S. Kulikovskiy[1]

[1] *Timiryazev Institute of Plant Physiology Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[2] *Coastal Branch, Russian–Vietnamese Joint Tropical Research and Technology Center, Nha Trang, Vietnam*

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

The flora of silica-scaled chrysophytes from the orders Synurales, Paraphysomonadales and Chromulinales of the southern provinces of Vietnam Binh Thuan and Dong Nai was investigated. A total of 48 taxa were identified in 37 water bodies, of which 40 belong to the genus *Mallomonas*, 5 to the genus *Synura*, 1 each from the genera *Paraphysomonas*, *Spiniferomonas*, *Chrysosphaerella*. One taxon was recorded for the first time in Vietnam. Single scales of three species potentially new for science were discovered. In Binh Thuan province, 42 taxa of silica-scaled chrysophytes were found, in Dong Nai province, 30 were noted, and taking into account earlier findings, totally 52.

Keywords: silica-scaled chrysophytes, *Mallomonas*, *Synura*, *Paraphysomonas*, *Spiniferomonas*, *Chrysosphaerella*, flora, South Vietnam

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 3 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

EDN: LAXFKM
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 212–221

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.58:59.018

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ АНАБАСА *Anabas testudineus* В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ РАЗНОГО ТИПА

© 2022 г. К. Ю. Самойлов[a], *, Чан Дык Зьен[b]

[a] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*
[b] *Приморское отделение Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам*
**e-mail: bioluh@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.02.2021 г.
После доработки 17.03.2021 г.
Принята к публикации 11.06.2021 г.

Исследована морфологическая изменчивость анабаса *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) в трех водных объектах провинции Кханьхоа, Вьетнам: р. Кай, пруд на рисовых плантациях и пересыхающий пруд. Определен размерный, возрастной, половой состав выборок анабаса, выявлены спектры его питания. Анализ по 16 пластическим и 10 меристическим характеристикам показал отличия речных рыб по признакам, связанным с локомоцией (меньшие значения высоты спинного, анального, брюшных и грудных плавников, меньшая длина головы) и со строением челюстного аппарата (наибольшие из трех выборок длина челюстей, а также высота головы и длина рыла). Выявлен высокий уровень паратипической изменчивости вида по совокупности признаков морфологии. Наиболее обособлена выборка из пересыхающего пруда из-за обитания в неблагоприятных условиях. Установлено, что в р. Кай для анабаса важную роль играет относительно крупная пища животного происхождения. Высокая экологическая пластичность вида позволяет выживать в широком спектре условий среды, включая антропогенную нагрузку и прессинг со стороны инвазионных видов.

Ключевые слова: Anabas testudineus, Вьетнам, морфология, структура популяции, модификационная изменчивость

DOI: 10.31857/S0320965222020127

ВВЕДЕНИЕ

Анабас или рыба-ползун *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) относится к семейству анабасовые Anabantidae и обитает преимущественно в тропической зоне Азии (So et al., 2019). Типичные места обитания вида – неглубокие водоемы со спокойной водой и обилием растительности (Thakur, Das, 1986; Binoy, Prasanth, 2016). Анабас способен существовать в широком диапазоне факторов внешней среды, таких как температура воды, количество растворенного в ней кислорода, антропогенное загрязнение (Marimuthu et al., 2009; Khatun et al., 2019). Благодаря наличию наджаберного органа при необходимости этот вид способен перемещаться по суше (Davenport, Matin, 1990). Почти по всему ареалу анабас служит объектом аквакультуры благодаря неприхотливости, способности выживать длительное время в малых объемах воды, а также высоким пищевым качествам мяса (Зворыкин, 2012; Zalina et al., 2012). Анабас широко распространен во Вьетнаме, является объектом рыболовства и аквакультуры (Kottelat, 2001; Зворыкин, 2014). Несмотря на высокое хозяйственное значение, вид остается слабо изученным, а имеющиеся данные по его биологическим особенностям порой противоречивы и нуждаются в дополнении (Bernal et al., 2015; Ramos et al., 2016; Uddin et al., 2017).

Сокращения: ПОС – пруд оросительной системы рисовых плантаций, ПП – пересыхающий пруд, *aO* – предглазничное расстояние, *Ar*, *As* – количество мягких и колючих лучей в анальном плавнике соответственно, *C* – длина головы, *CF* – число лучей в хвостовом плавнике, *Dr, Ds* – число мягких и колючих лучей в спинном плавнике соответственно, *H* и *h* – наибольшая и наименьшая высота тела соответственно, *HA* – высота четвертого колючего луча анального плавника, *HC* – высота головы, *HD* – высота четвертого колючего луча спинного плавника, *HP* - максимальная длина левого грудного плавника, *HV* – высота левого брюшного плавника, *l.l.* – число прободенных чешуй боковой линии, *LA* - длина основания анального плавника, *LD* – длина основания спинного плавника, *Lj* – длина нижней челюсти, *LP* – длина основания левого грудного плавника, *O* – продольный диаметр глаза, *OP* – заглазничное расстояние, *P* – число лучей в грудном плавнике, *Q* – масса тела, *q* – масса порки (без учета внутренних органов), *SL* – стандартная длина тела, *TL* – полная длина тела, *Uj* – длина верхней челюсти, *vert.* – количество позвонков, *Vr*, *Vs* – число мягких и колючих лучей в левом брюшном плавнике соответственно.

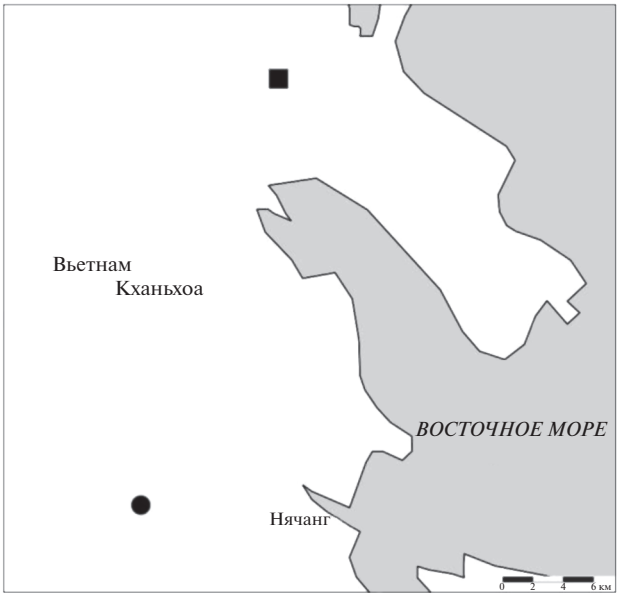

Рис. 1. Карта-схема района работ. ■ – расположение ПОС и ПП, ● – р. Кай.

Цель работы – исследование морфологической изменчивости и биологии анабаса в водных объектах разного типа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анабаса отлавливали в провинции Кханьхоа на трех водных объектах: ПОС у г. Ниньхоа ПП в 500 м от ПОС и нижнее течение р. Кай (у г. Нячанг, ~30 км от ПОС и ПП) (рис. 1). Первый этап работ проведен в феврале–марте 2018 г., второй – в январе–феврале 2020 г. В качестве орудий лова использовали набор жаберных сетей с ячеей 20 и 30 мм, сачки и ставные ловушки. В каждом водном объекте с помощью портативного прибора TDS-3, тестов Sera Aqua Test Box и шеста-линейки оценивали параметры среды: температуру, глубину, тип донного субстрата и ряд гидрохимических свойств. Значения гидрохимических параметров представлены в табл. 1.

ПОС – искусственный водоем площадью ~400 м^2, соединяемый при необходимости с каналами оросительной системы. Дно илистое, с большим количеством остатков водных растений. Глубина в местах отлова 0.2–1.1 м, температура воды 27–28°C. Помимо анабаса обнаружены представители следующих родов рыб: *Oreochromis, Trichopodus, Trichopsis, Rasbora, Pterygoplichthys, Notopterus, Channa*.

ПП располагался в ~500 м от ПОС и не имел с ним ни прямого, ни опосредованного соединения. Глубина пруда ≤20 см, площадь – ~4 м^2, илистое дно, температура воды 28°C.

Водоем опоясывала зона влажного ила, что свидетельствует о прогрессировавшем процессе его осушения на момент сбора материала. Кроме анабаса (40 экз.) встречены представители родов *Esomus*, *Oreochromis, Rasbora, Trichopodus, Trichopsis*, а также три вида карповых рыб подсем. Barbinae. Наиболее многочисленными были анабас и пятнистый гурами *Trichopodus trichopterus* (Pallas, 1770).

Выбранный участок р. Кай расположен у г. Нячанг. Глубина в местах лова 1.5–2.5 м, скорость течения 0.3–0.7 м/с, температура воды – 25–26°C. Дно реки глинисто-песчаное, с большим количеством древесного и бытового мусора. В 2018 г. поймано 20 особей анабаса, в 2020 г. на том же участке – еще 30.

Отловленных рыб подвергали эвтаназии в растворе MS-222 и фиксировали в 6%-ном растворе формальдегида. Проводили биоанализ каждой особи: измеряли полную *TL* и стандартную *SL* длины тела, массу тела *Q* и массу порки *q* (без внутренних органов брюшной полости), визуально определяли пол и стадию зрелости гонад. Инструментальный морфометрический анализ включал измерение 18 пластических и просчет 10 меристических признаков (рис. 2, табл. 2).

Использовали, главным образом, признаки, применявшиеся другими авторами в исследованиях по морфологии анабаса (Alam et al., 2007; Hossen et al., 2017). Коэффициенты упитанности рыб рассчитывали по формулам Фультона (K_f) и Кларк (K_k):

Таблица 1. Значения гидрохимических показателей в исследованных водных объектах

Водный объект	TDS, ppm	pH	GH, °dGH	KH, °dKH	NH_3/NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	Fe
					мг/л				
р. Кай	22.0	6.5	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.5
ПОС	140.0	7.0	15.0	4.0	1.0	0.0	0.0	1.0	>1.0
ПП	–	7.5	22.0	13.0	1.0	0.2	10.0	0.0	1.0

Примечание. TDS – общее содержание солей; GH и KH – общая и карбонатная жесткость воды соответственно; NH_3/NH_4^+ – концентрация аммиака/ионов аммония; NO_2^- – нитриты; NO_3^- – нитраты; PO_4^{3-} – фосфаты; Fe – ионы железа.

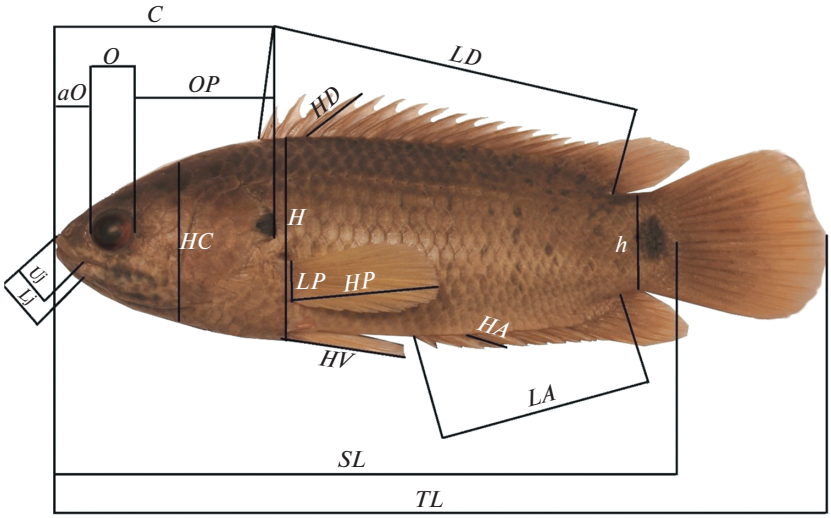

Рис. 2. Схема измерения пластических признаков анабаса. *TL* – полная длина тела, *SL* – стандартная длина тела, *Uj, Lj* – длины верхней и нижней челюстей соответственно, *aO* – предглазничное расстояние, *O* – продольный диаметр глаза, *OP* – заглазничное расстояние, *C* и *HC* – длина и высота головы соответственно, *H* и *h* – наибольшая и наименьшая высота тела соответственно, *LD* – длина основания спинного плавника, *HD* – высота четвертого колючего луча спинного плавника, *LP*, *HP* – длина основания и максимальная длина левого грудного плавника соответственно, *HV* – высота левого брюшного плавника, *HA*, *LA* – высота четвертого колючего луча и длина основания анального плавника соответственно.

$$K_f = Q \times 100/SL^3; \quad K_k = q \times 100/SL^3,$$

где Q – масса тела, q – масса порки, SL – стандартная длина тела, выраженная в сантиметрах.

Для выявления спектров питания изучено содержимое 80 желудков рыб из ПОС, 20 из р. Кай и 40 из ПП. Для определения возраста использовали чешую (взятую под колючей частью спинного плавника над боковой линией), отолиты, крышечную кость и позвонки туловищного отдела позвоночника. Чешуя и отолиты были основными регистрирующими структурами (Habib, Hoque, 2015; Nargis, 2010). В работе использовали согласованные оценки возраста по всем использованным регистрирующим структурам.

Статистическую обработку результатов проводили в пакете STATISTICA 10. Нормальность распределений проверяли с помощью критерия Шапиро–Уилка. Для сравнения выборок по параметрам, распределение которых отличалось от нормального, применяли непараметрические критерии (U-Манна–Уитни, Краскела–Уоллиса). Для выявления морфологических различий трех выборок использовали дискриминантный анализ (DFA), дисперсионный анализ ANOVA и Тьюки post-hoc тест для неравных выборок. Различия считали достоверными при $p < 0.05$. Выборки из р. Кай за 2018 и 2020 гг. не различались достоверно по подавляющему большинству признаков, поэтому в работе использовали обобщенную выборку. Межвыборочное сравнение по морфологии проводили без разделения по полу, поскольку внешний половой диморфизм анабаса в период сбора материала оказался почти не выражен (критерий Манна–Уитни, $p > 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Возрастной состав выборок анабаса оказался неоднородным. В р. Кай и ПОС обнаружено по пять возрастных классов (от 0+ до 4+), в ПП – 3 (от 0+ до 2+) (рис. 3). В р. Кай и ПП преобладали сеголетки, в ПОС – двух- и трехлетки. Во всех выборках наименьшая доля приходилась на старшие возрастные классы. Наибольшие средние значения *SL* и *q* сеголеток и двухлеток отмечены у рыб из ПОС, трех-, четырех- и пятилеток – из р. Кай. Наименьшие средние размеры во всех возрастных классах отмечены для анабаса из ПП (табл. 3).

Средние значения коэффициентов упитанности минимальны у анабаса из ПП в каждом возрастном классе и в среднем по выборке ($K_f = 3.1$; $K_k = 2.8$). У рыб из ПОС и р. Кай значения оказались сходными (табл. 4). У 51% особей из ПОС и 25% рыб из р. Кай отмечены жировые отложения на внутренних органах. У анабаса из ПП подобных отложений не обнаружено.

Половой состав и стадии зрелости гонад. Соотношение самцов и самок в выборке ПОС составило 1 : 1. Доли самцов в ПП и р. Кай достигали 62 и 54% соответственно. Гонады исследованных рыб находились на стадиях развития от II до VI (VI – только в ПОС, что говорит о недавнем нересте). В ПОС и ПП доли самцов с гонадами на разных стадиях сопоставимы (табл. 5). И самцы, и

Таблица 2. Морфометрическая характеристика половозрелых особей анабаса в исследованных водных объектах

Признак	р. Кай (n =39)		ПОС (n = 76)		ПП (n = 39)		F
	$M \pm m$ / min–max	C_v, %	$M \pm m$ / min–max	C_v, %	$M \pm m$ / min–max	C_v, %	
*TL**, мм	97.0 ± 3.9 / 62.0–193.0	28.6	109.3 ± 2.1 / 62.0–148	16.8	64.1 ± 1.9 / 42.0–95.0	17.2	66.6
*SL**, мм	79.3 ± 3.2 / 51.0–155.0	28.4	88.7 ± 1.7 / 50.0–122.0	16.8	50.2 ± 1.5 / 35.0–76.0	17.3	74.0
*Q**, г	23.0 ± 3.6 / 4.6–142.8	110.5	27.3 ± 1.5 / 4.6–62.3	49.1	4.4 ± 0.4 / 1.1–15.8	60.8	27.4
*q**, г	20.7 ± 3.3 / 4.2–133.7	113.4	24.7 ± 1.4 / 4.3–57.3	48.6	3.9 ± 0.4 / 1.0–13.9	60.7	26.9
			% C				
*aO**	24.8 ± 0.2 / 21.4–28.0	7.1	22.9 ± 0.2 / 17.9–27.3	9.4	23.2 ± 0.4 / 17.6–26.7	10.0	10.4
*O**	21.9 ± 0.6 / 15.4–28.6	18.9	19.7 ± 0.2 / 15.0–23.1	8.3	24.2 ± 0.5 / 18.5–31.3	13.0	29.1
*OP**	56.7 ± 0.6 / 50–64.5	7.2	60.6 ± 0.3 / 52.6–67.5	4.4	54.7 ± 0.8 / 31.8–61.5	9.4	28.7
*HC**	83.9 ± 0.9 / 74.1–100.0	7.2	77.0 ± 0.6 / 64.0–86.8	6.4	74.1 ± 0.5 / 69.2–81.3	4.5	42.8
*Uj**	34.1 ± 0.5 / 27.9–42.1	10.0	32.6 ± 0.2 / 28.2–39.3	6.5	32.4 ± 0.4 / 28.6–40.0	8.2	5.4
*Lj**	39.0 ± 0.5 / 32.6–47.4	9.9	36.4 ± 0.3 / 29.4–42.1	6.3	37.6 ± 0.4 / 33.3–43.8	7.1	11.0
			% SL				
*C**	33.8 ± 0.2 / 28.7–36.7	4.6	35.2 ± 0.2 / 31.0–41.5	5.0	39.7 ± 0.3 / 35.2–46.2	5.4	101.3
*H**	33.1 ± 0.3 / 27.1–36.8	6.8	33.7 ± 0.3 / 29.0–40.0	7.3	31.5 ± 0.3 / 27.7–34.6	5.7	15.8
h	15.5 ± 0.1 / 13.6–18.1	6.4	15.5 ± 0.1 / 12.8–17.3	5.9	15.6 ± 0.2 / 13.2–19.2	7.8	0.2
*HD**	10.3 ± 0.2 / 7.5–12.6	12.0	11.8 ± 0.1 / 8.6–14.3	9.7	11.9 ± 0.2 / 9.1–15.4	12.0	22.1
*LD**	56.8 ± 0.2 / 54.5–60.7	2.4	57.5 ± 0.2 / 52.2–62.3	3.7	55.3 ± 0.4 / 51.1–63.5	4.3	12.4
*HP**	22.9 ± 0.3 / 19.7–31.3	9.2	23.3 ± 0.3 / 18.7–28.3	9.8	26.6 ± 0.4 / 17.7–30.8	9.8	56.2
*LP**	7.8 ± 0.1 / 6.3–9.5	10.1	7.5 ± 0.1 / 5.6–9.4	9.5	8.1 ± 0.1 / 5.6–10.3	10.5	49.8
*HV**	18.4 ± 0.2 / 15.9–21.5	7.0	19.7 ± 0.2 / 16.7–22.7	7.0	21.3 ± 0.2 / 18.9–25.0	5.8	48.1
*HA**	7.5 ± 0.1 / 5.6–8.9	10.3	9.4 ± 0.1 / 7.1–11.8	10.7	9.8 ± 0.2 / 6.4–13.0	15.1	47.5

Таблица 2. Окончание

Признак	р. Кай (n =39)		ПОС (n = 76)		ПП (n = 39)		F
	$M \pm m$ / min–max	C_v, %	$M \pm m$ / min–max	C_v, %	$M \pm m$ / min–max	C_v, %	
*LA**	35.2 ± 0.2 / 31.6–37.6	4.7	35.1 ± 0.2 / 30.8–39.0	5.0	36.5 ± 0.4 / 31.7–42.3	6.4	7.8
Меристические признаки							
*Ds**	17.1 ± 0.1 / 16.0–18.0	3.3	17.3 ± 0.1 / 17.0–18.0	2.7	17.4 ± 0.1 / 16.0–18.0	3.7	4.9
*Dr**	9.6 ± 0.1 / 8.0–11.0	6.7	9.3 ± 0.1 / 6.0–10.0	7.2	8.9 ± 0.1 / 7.0–10.0	7.2	10.3
*P**	14.8 ± 0.1 / 13.0–17.0	6.2	14.7 ± 0.1 / 13.0–16.0	5.0	14.4 ± 0.1 / 13.0–15.0	4.1	3.9
Vs	1.0 ± 0.0 / 1.0–1.0	0.0	1.0 ± 0.0 / 1.0–1.0	0.0	1.0 ± 0.0 / 1.0–1.0	0.0	–
Vr	5.0 ± 0.0 / 5.0–5.0	0.0	5.0 ± 0.0 / 5.0–5.0	0.0	4.9 ± 0.01 / 4.0–5.0	6.4	–
As	9.3 ± 0.1 / 8.0–10.0	5.6	9.5 ± 0.1 / 9.0–11.0	6.1	9.6 ± 0.1 / 8.0–11.0	6.8	2.4
*Ar**	10.0 ± 0.1 / 8.0–11.0	7.1	9.8 ± 0.1 / 9.0–11.0	6.7	9.4 ± 0.1 / 8.0–11.0	8.5	7.0
*CF**	15.9 ± 0.1 / 14.0–17.0	3.3	17.0 ± 0.11 / 4.0–18.0	6.2	16.8 ± 0.2 / 16.0–18.0	5.9	18.4
*l.l.**	27.7 ± 0.25 / 25.0–31.0	5.7	27.9 ± 0.2 / 21.0–30.0	5.9	24.2 ± 0.4 / 19.0–28.0	10.1	42.7
*vert.**	26.0 ± 0.1 / 24.0–28.0	3.5	26.7 ± 0.1 / 25.0–29.0	3.2	26.4 ± 0.1 / 25.0–28.0	3.1	8.6

Примечание. M – среднее значение, m – ошибка среднего, min, max – пределы варьирования, n – количество исследованных особей, C_v – коэффициент вариации, F – значение критерия Фишера в ANOVA. Q – масса тела, q – масса порки. *Ds*, *Dr* – число колючих и мягких лучей в спинном плавнике соответственно; *P* – число лучей в грудном плавнике; *Vs*, *Vr* – число колючих и мягких лучей в левом брюшном плавнике соответственно; *As, Ar* – колючих и мягких лучей в анальном плавнике соответственно; *CF* – число лучей в хвостовом плавнике; *l.l.* – число прободенных чешуй боковой линии; *vert.* – количество позвонков. “*” – достоверно различающиеся признаки ($p < 0.05$).

самки анабаса в р. Кай имели гонады преимущественно на II и IV стадиях зрелости. Гонады большинства самок из ПОС находились на IV, а из ПП – на II стадии зрелости.

Анабас в исследованных водных объектах достигает половой зрелости в конце первого или на втором году жизни, при достижении *TL* 60–80 мм. Так, среди сеголетков доля рыб с гонадами на III стадии развития была от 19% (ПОС) до 47% (ПП), а среди двухлеток – от 65% (р. Кай) до 100% (ПП).

Морфология анабаса. Морфометрическая характеристика половозрелых особей анабаса из исследуемых водных объектов представлена в табл. 2.

Три выборки анабаса достоверно различаются друг от друга ($p < 0.05$, $df = 2$) по всем признакам, кроме *h*, *Vs*, *As* и *Vr*. HSD тест Тьюки для неравных выборок показал ($p < 0.05$), что различия по наибольшему числу признаков обнаружены между анабасом из р. Кай и ПП. Из 26 признаков они не различаются лишь по пяти (*OP*, *Lj*, *h*, *LP*, *vert.*). В паре ПП–ПОС достоверные различия ($p < 0.05$) выявлены по 15 признакам (кроме *aO*, *Uj*, *Lj*, *h*, *HD*, *HA*, *Ds*, *P*, *Cf*, *vert.*). Наиболее схожими по признакам морфологии оказались анабасы из р. Кай и ПОС. Не выявлено достоверных различий ($p < 0.05$) по 11 признакам из 26: *H*, *h*, *LD*, *HP*, *LP*, *LA*, *Ds*, *Dr*, *P*, *Ar*, *l.l.*

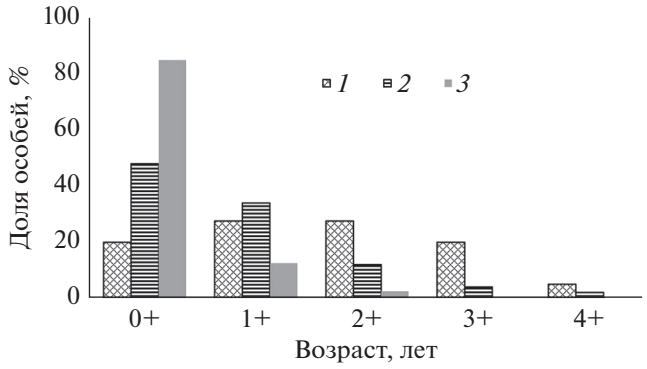

Рис. 3. Возрастная структура выборок анабаса из ПОС (*1*), р. Кай (*2*) и ПП (*3*).

Питание. Во всех выборках доли пустых желудков превышали 50%. Наибольшее разнообразие кормовых объектов зарегистрировано у анабаса из р. Кай (табл. 6): нитчатые водоросли, высшие растения, личинки насекомых, рыба и, вероятно, мелкое млекопитающее (в желудке одного анабаса найдена челюсть и трубчатая кость). В желудках рыб из ПП были только водоросли, не обнаружена пища животного происхождения. Анабас из ПОС питался высшими растениями, молодью рыб и насекомыми. Анабасы из р. Кай чаще питались рыбой, в их желудках присутствовали отолиты, крупная циклоидная и ктеноидная (предположительно принадлежавшая анабасу) чешуя.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Взаимное расположение выбранных водных объектов и отсутствие соединения между рекой и прудами позволяет заключить, что анабас из р. Кай представляет собой обособленную популяцию от обитающих в ПП и ПОС. Из-за близкого расположения последних и их возможного соединения в сезон дождей, живущие в них анабасы, по-видимому, – части единой популяции.

Различия по гидрологии и другим параметрам среды повлияли на морфологию, размерно-возрастную и половую структуру выборок анабаса. Так, в прудах отмечена относительно высокая концентрация аммиака/ионов аммония и железа. Это может быть связано с внесением удобрений в систему рисовых чеков для возделывания риса и лотоса. Известно, что попадание удобрений (например, тиомочевины) в воду может изменять поведение анабаса и ускорять созревание гонад (Павлов и др., 2018, 2019а, 2019б). Наши наблюдения подтверждают этот факт – в ПОС отмечены самцы и самки с посленерестовыми гонадами на VI стадии зрелости, тогда как естественный нерест анабаса порционный и приурочен к сезону дождей в сентябре-декабре (Зворыкин, 2012), или с марта по май и осенью (Saha et al., 2009; Ramos et al., 2016). Судя по состоянию гонад, размножение анабаса в ПОС произошло в январе–феврале. В связи с тем, что в других выборках не обнаружили посленерестовых рыб, смещение сроков нереста в ПОС могло возникнуть именно из-за воздействия удобрений.

Разные условия обитания повлияли на темпы роста и морфологию анабаса. Средняя стандартная длина и масса анабаса р. Кай в первые два года жизни меньше, чем в ПОС, а с третьего года – наоборот. Важную роль в формировании этих различий могла сыграть скорость течения. Известно, что более крупные особи разных видов рыб способны лучше противостоять течению (Павлов, 1979; Павлов, Скоробогатов, 2014), поэтому их нагульные площади в реке могут быть значительно шире, чем у молоди. Кроме того,

Таблица 3. Стандартная длина тела и масса порки анабаса в разном возрасте из исследованных водных объектов

Возраст, лет	р. Кай		ПОС		ПП	
	SL, мм	*q*, г	*SL*, мм	*q*, г	*SL*, мм	*q*, г
0+	57.8 ± 2.0 / 41.0–63.0	6.6 ± 0.8 / 3.4–9.0	61.4 ± 3.0 / 50.0–67.0	8.1 ± 1.0 / 4.3–9.8	47.1 ± 1.1 / 35.0–63.0	3.0 ± 0.2 / 1.0–5.6
1+	76.9 ± 2.9 / 64.0–92.0	15.5 ± 1.7 / 8.3–25.0	82.6 ± 1.6 / 66.0–99.0	18.4 ± 1.0 / 9.7–27.2	62.0 ± 3.8 / 52.0–70.0	8.5 ± 1.4 / 5.9–8.1
2+	94.8 ± 4.1 / 89.0–97.0	29.5 ± 4.0 / 20.8–32.2	93.4 ± 1.2 / 83.0–105.0	26.8 ± 1.1 / 18.9–35.2	73.0 ± 3.0 / 70.0–76.0	11.6 ± 2.35 / 9.2–13.9
3+	124.5 ± 13.5 / 111.0–138.0	61.3 ± 16.2 / 45.1–77.5	101.9 ± 2.3 / 86.0–107.0	36.7 ± 2.6 / 22.4–46.0	–	–
4+	155.0 ± 0.0 / 155.0–155.0	133.7 ± 0.0 / 133.7–133.7	111.8 ± 4.0 / 101.0–122.0	45.6 ± 4.2 / 39.0–57.3	–	–

Примечание. Над чертой – среднее ± ошибка среднего, под чертой – min–max.

Таблица 4. Коэффициенты упитанности анабаса *Anabas testudineus* разных возрастов из водных объектов разного типа

Возраст	р. Кай		ПОС		ПП	
	K_f	K_k	K_f	K_k	K_f	K_k
0+	3.5 ± 0.1	3.2 ± 0.1	3.4 ± 0.1	3.1 ± 0.1	3.1 ± 0.1	2.8 ± 0.1
1+	3.6 ± 0.1	3.2 ± 0.1	3.6 ± 0.1	3.2 ± 0.1	3.5 ± 0.6	3.1 ± 0.5
2+	3.8 ± 0.1	3.4 ± 0.1	3.6 ± 0.1	3.3 ± 0.1	3.2 ± 0.4	2.9 ± 0.2
3+	3.6 ± 0.4	3.1 ± 0.2	3.8 ± 0.1	3.4 ± 0.1	–	–
4+	3.8 ± 0.0	3.6 ± 0.0	3.6 ± 0.2	3.3 ± 0.2	–	–

Примечание: K_f, K_k – коэффициенты упитанности рыб, рассчитанные по формулам Фультона и Кларка соответственно.

Таблица 5. Половой состав (%) по состоянию гонад анабаса из исследованных водных объектов (январь–февраль 2018 и 2020 гг.)

Стадия зрелости гонад	р. Кай (n = 39)		ПОС (n = 76)		ПП (n = 38)	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
II	41.7	48.1	10.5	28.9	60.0	30.4
III	0.0	18.5	15.8	39.5	20.0	34.8
IV	50.0	33.4	55.3	28.9	20.0	34.8
V	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
VI	0.0	0.0	18.4	2.6	0.0	0.0

анабас из р. Кай достоверно отличается от прудового меньшими значениями высоты спинного, анального, брюшных и грудных плавников, а также относительно меньшей длиной головы (табл. 2). Вероятно, у рыб в р. Кай изменения пропорций тела и плавников обеспечивают более эффективную локомоцию, как это описано для ряда других видов (Brinsmead, Fox, 2002; Franssen et al., 2013).

Дискриминантный анализ по совокупности пластических и меристических признаков показал, что наибольший вклад в дискриминацию ($F > 2.12$; $p < 0.05$) внесли пропорции головы (*C*, *O*, *HC*, *OP*, *aO*, наибольшие собственные нагрузки векторов), а также относительная высота тела *H* и некоторые другие признаки (*HA*, *CF*, *l.l.*). При этом наиболее обособлена выборка из ПП (рис. 4). Судя по выявленным различиям в пропорциях тела между рыбами из ПП и расположенного в ~500 м ПОС, анабас обитал в ПП продолжительное время. Следовательно, особенности морфологии анабаса из ПП носят паратипический характер. Об этом говорят и признаки “затянутости”: мелкий размер рыб, относительно большие голова и глаза, прогонистое тело, низкие значения коэффициентов упитанности и отсутствие жировых отложений. Также в выборке анабаса из ПП отмечены максимальные значения коэффициентов вариации по 7 из 10 меристических и по 10 из 16 пластических признаков. Вероятно, это не только следствие прямого воздействия плохих условий на темпы роста и пропорции тела анабаса, но и проявление модификационной изменчивости, направленной на выживание вида в стрессовых условиях.

Таблица 6. Частота встречаемости кормовых объектов в желудках анабаса из исследованных водных объектов

Кормовые объекты	Частота встречаемости, %		
	р. Кай (n = 20)	ПОС (n = 80)	ПП (n = 40)
Пустой желудок	73.3	53.8	50.0
Водоросли	12.5	0.0	75.0
Высшие растения	37.5	5.4	0.0
Рыбы	37.5	5.4	0.0
Насекомые	25.0	2.7	0.0
Неидентифицируемые остатки, слизь	37.5	86.5	25.0
Кости наземных позвоночных	12.5	0.0	0.0

В ПП не обнаружено рыб старше двух лет. Известно, что анабас способен перемещаться между водоемами в поисках более благоприятных условий (Davenport, Matin, 1990). Возможно, более крупные особи мигрировали из пересыхающего пруда в другие водоемы, тогда как пороговые значения уровня воды и других стимулов миграции для более мелких анабасов могут быть иными.

Важный фактор, влияющий на формирование внутривидовой изменчивости морфологических

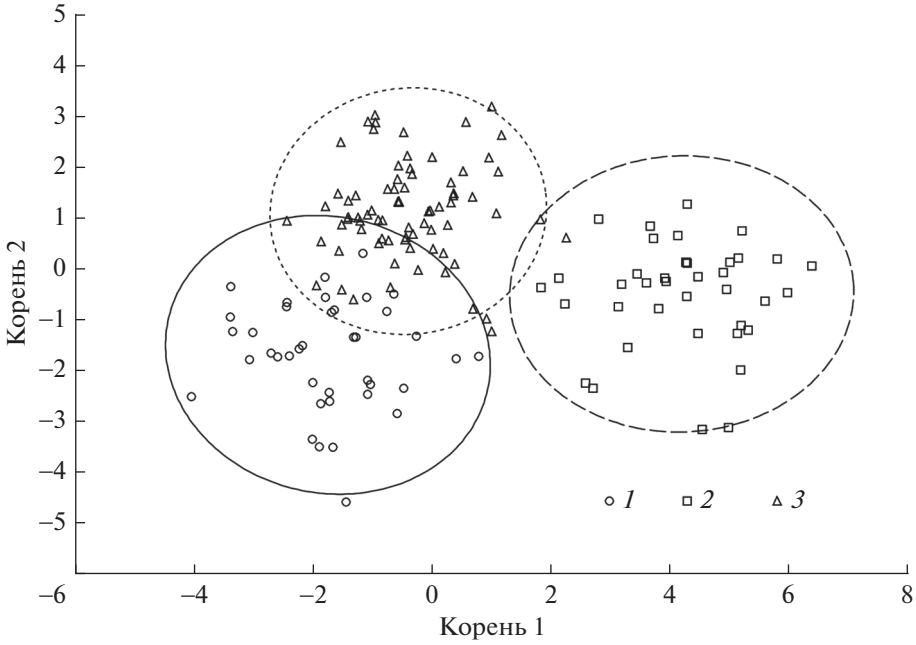

Рис. 4. Диаграмма рассеяния канонических значений по совокупности из 16 пластических и 8 меристических признаков анабаса из водных объектов разного типа в пространстве первых двух дискриминантных функций. *1* – р. Кай, *2* – ПП, *3* – ПОС.

характеристик и роста рыб, – кормовая база и доступность пищи (Wainwright, Richard, 1995; Дгебуадзе, 2001; Vila-Gispert et al., 2007). Растительная пища, детрит и личинки насекомых часто присутствуют в рационе анабаса в разных частях ареала, значительно реже он поедает молодь рыб; может быть выражена сезонность питания (Bhattacharjee, Chandra, 2016; Binoy, Prasanth, 2016). Всеядность способствует выживанию анабаса в сложных условиях и сосуществованию с инвазионными видами рыб (нильской тиляпией *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), кольчужными сомами *Pterygoplichthys* spp. и т.д.) (Столбунов, Гусаков, 2015; Гусаков и др., 2018; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019; Столбунов и др., 2020, 2021). В выбранных нами водных объектах анабас также питался по-разному. В желудках рыб из ПП не было животной пищи, а в р. Кай частота встречаемости последней и, в частности, позвоночных, относительно высокая. Охота анабаса на относительно крупную рыбу и мелких млекопитающих представляется неправдоподобной. Более разумным объяснением может послужить питание падалью: р. Кай в местах сбора материала характеризуется сильным турбулентным течением и наличием водоворотов, где, по-видимому, концентрируются погибшие животные. В пользу этого свидетельствуют высокие средние значения длины и массы тела старшевозрастных особей из р. Кай, что может быть связано с увеличением доли животной пищи у речных рыб старше двух лет. Кроме того, у анабаса из р. Кай средние значения относительной длины челюстей (*Uj*, *Lj*), а также высоты головы (*HC*) и антеорбитального расстояния (*aO*) оказались максимальными среди исследованных выборок. Эти признаки связаны с питанием крупными объектами (Gidmark et al., 2019), что свидетельствует о высокой трофической пластичности вида.

Выводы. Выявлено, что гидрологические и гидрохимические характеристики исследованных прудов и реки повлияли на пропорции тела, размерный состав, питание и размножение анабаса. Наиболее морфологически обособленными оказались рыбы в ПП из-за продолжительного обитания в неблагоприятной среде. Из трех водных объектов наилучшие условия обитания для вида были в р. Кай. Экологическая пластичность позволила анабасу адаптироваться к жизни на течении, питанию относительно крупными объектами животного происхождения и, вероятно, падалью. Полученные результаты вносят вклад в понимание формирования внутривидовой изменчивости и биологии анабаса. Для получения более полного представления необходимо провести популяционно-генетическое исследование анабаса из водных объектов разного типа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Приморского отделения совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра за предоставленную возможность и содей-

ствие в проведении исследований, а также К.В. Кузищину и М.А. Груздевой (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за ценные замечания и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (программа Эколан 3.2 “Таксономическое разнообразие, экология и поведение пресноводных гидробионтов”) и гранта Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова для поддержки ведущих научных школ Московского государственного университета “Депозитарий живых систем Московского университета” в рамках Программы развития МГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гусаков В.А., Столбунов И.А., Чан Дык Зьен. 2018. Современное распространение кольчужных сомов (Siluriformes: Loricariidae) в Центральном Вьетнаме // Биология внутр. вод. Т. 11. № 2. С. 94.

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Москва: Наука.

Зворыкин Д.Д. 2014. Список рыб, населяющих внутренние водоемы Вьетнама // Экология внутренних вод Вьетнама. Москва: Товарищество науч. изданий КМК. С. 256.

Зворыкин Д.Д. 2012. Размножение и репродуктивное поведение рыбы-ползуна *Anabas testudineus* (Perciformes, Anabantidae) в аквариуме // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 469.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. Москва: Наука.

Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Павлов Е.Д., Павлов Д.С., Ганжа Е.В. и др. 2018. Влияние тиомочевины на поведение анабаса *Anabas testudineus* в потоке воды // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 584.

Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Павлов Д.С. 2019а. Влияние тиомочевины и голодания на физиолого-биохимическое состояние и репродуктивную систему анабаса *Anabas testudineus* // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 3. С. 364.

Павлов Е.Д., Звездин А.О., Павлов Д.С. 2019б. Воздействие тиомочевины на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus* и потребление им корма // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 606.

Столбунов И.А., Гусаков В.А. 2015. Спектр питания и особенности роста нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) в нативных условиях: озера Вьетнама // Рыбное хозяйство. № 6. С. 91.

Столбунов И.А., Чан Дык Зьен. 2019. Массовые чужеродные виды в рыбном населении внутренних вод Центрального Вьетнама // Биология внутр. вод. Т. 4. № 1. С. 101.

Столбунов И.А., Чан Дык Зьен, Армбрустер Дж.В. 2020. Кольчужные сомы (Siluriformes: Loricariidae) центрального и южного Вьетнама // Биология внутр. вод. № 5. С. 502. https://doi.org/10.31857/S0320965220050125

Столбунов И.А., Гусаков В.А., Зьен Чан Дык, Тхань Нгуен Тхи Хай. 2021. Спектр питания, трофические и размерно-массовые характеристики чужеродных кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) Вьетнама // Биология внутр. вод. № 5. С. 518. https://doi.org/10.31857/S0320965221050211

Alam M.A., Al-Minan-Noor, Rahman Khan M.M., Rahman L. 2007. Growth performance and morphological variations of local and Thai climbing perch (*Anabas testudineus*, Bloch) // Bangladesh J. Fish. Res. V. 11. № 2. P. 163.

Bernal R.A.D., Aya F.A., De Jesus-Ayson E.G., Garcia L.M.B. 2015. Seasonal gonad cycle of the climbing perch *Anabas testudineus* (Teleostei: Anabantidae) in a tropical wetland // Ichthyol. Res. V. 62. № 4. P. 389. https://doi.org/10.1007/s10228-014-0454-3

Bhattacharjee I., Chandra G. 2016. Food and feeding habits of three air-breathing fish in its natural habitat // Int. J. Fish. Aquat. Studies. V. 4. № 3. P. 586.

Binoy V.V., Prasanth P.S. 2016. Diet variation in climbing perch populations inhabiting eight different types of ecosystems // arXiv preprint arXiv:1610.03668. P. 1.

Brinsmead J., Fox M.G. 2002. Morphological variation between lake- and stream-dwelling rock bass and pumpkinseed populations // J. Fish Biol. V. 61. № 6. P. 1619. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02502.x

Davenport J., Abdul Matin A.K.M. 1990. Terrestrial locomotion in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidea, Pisces) // J. Fish Biol. V. 37. № 1. P. 175. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05938.x

Franssen N.R., Stewart L.K., Schaefer J.F. 2013. Morphological divergence and flow-induced phenotypic plasticity in a native fish from anthropogenically altered stream habitats // Ecology and Evolution. V. 3. № 14. P. 4648. https://doi.org/10.1002/ece3.842

Gidmark N.J., Pos K., Matheson B. et al. 2019. Functional Morphology and Biomechanics of Feeding in Fishes // Feeding in Vertebrates. Evolution, Morphology, Behavior, Biomechanics. Cham: Springer. P. 297. https://doi.org/10.1007/978-3-030-13739-7_9

Habib A.S., Hoque B. 2015. Effect of age on the recruitment of oocytes in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) // Bangladesh J. Zool. V. 43. № 1. P. 27. https://doi.org/10.3329/bjz.v43i1.26135

Hossen B., Sharker R., Rahman A., Hoque S. 2017. Morphometric and Meristic Variation of Indigenous and Thai Koi, *Anabas testudineus* Available in Coastal Region of Bangladesh // Int. J. Innov. Res. V. 2. № 1. P. 1.

Khatun D., Hossain Y., Rahman A. et al. 2019. Life-History Traits of the Climbing perch *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) in a Wetland Ecosystem // Jordan J. Biol. Sci. V. 12. № 2. P. 175.

Kottelat M. 2001. Freshwater fishes of northern Vietnam. A preliminary check-list of the fishes known or expected to occur in northern Vietnam with comments on sys-

tematics and nomenclature. Washington, D.C.: The World Bank.

Marimuthu K., Arumugam J., Sandragasan D., Jegathambigai R. 2009. Studies on the fecundity of native fish climbing perch (*Anabas testudineus*, Bloch) in Malaysia // American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture. V. 3. № 3. P. 266.

Nargis A. 2010. Ageing and Growth Records of *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidae: Perciformes) // Bangladesh J. Sci. Ind. Res. V. 45. № 3. P. 283.

Ramos G.B., Corcino R., Rivera H. et al. 2016. Some Aspects of the Reproductive Biology of Two Freshwater Fish Species, *Puntius tumba* and *Anabas testudineus*, of Lake Lanao, Philippines // Search. Proquest. Com. V. 10. № 3. P. 1.

Saha A., Kabir R.M., Ali M.M. 2009. Breeding performances of Thai Koi, *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) In Different Months of The Breeding Season Under Two Sex Ratios // Bangladesh Res. Publ. J. V. 2. № 4. P. 667.

So N., Utsugi K., Shibukawa K. et al. 2019. Fishes of Cambodian Freshwater Bodies. Phnom Penh: Inland Fisheries Research and Development Institute, Fisheries Administration.

Thakur N.K., Das P. 1986. Synopsis of Biological Data on KOI, *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) // CIFRI Bulletin. № 40. P. 47.

Uddin S., Hasan H., Iqbal M.M., Hossain M.A. 2017. Study on the reproductive biology of Vietnamese climbing perch (*Anabas testudineus*, Bloch) // Punjab University Journal of Zoology. V. 32. № 1. P. 1.

Vila-Gispert A., Fox M.G., Zamora L., Moreno-Amich R. 2007. Morphological variation in pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced into Iberian lakes and reservoirs; adaptations to habitat type and diet? // J. Fish Biol. V. 71. № 1. P. 163. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01483.x

Wainwright P.C., Richard B.A. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes // Environ. Biol. Fishes. V. 44. № 1–3. P. 97. https://doi.org/10.1007/BF00005909

Zalina I., Saad C.R., Christianus A., Harmin S.A. 2012. Induced Breeding and Embryonic Development of Climbing Perch (*Anabas testudineus*, Bloch) // J. Fish. and Aquat. Sci. V. 7. № 5. P. 291. https://doi.org/10.3923/jfas.2012.291.306

Morphological Plasticity and Biological Patterns of the Climbing Perch *Anabas testudineus* from Different Types of Water Bodies in Khanh Hoa Province, Vietnam

K. Yu. Samoilov[1, *] and Tran Duc Dien[2]

[1]*Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, Russia*

[2]*Coastal Branch, Russian–Vietnamese Joint Tropical Research and Technology Center, Nha Trang, Vietnam*

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

The morphological plasticity of the climbing perch *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) was investigated in three water bodies of Khanh Hoa province, Vietnam: Kai river, rice pond, and drying up pond. The size, age, sex composition, and feeding spectrums of the samples were determined. Analysis of 16 plastic and 10 meristic characteristics showed significant differences of riverine fish in features associated with locomotion (lower values of the height of the dorsal, anal, pelvic, and pectoral fins, shorter head) and with the structure of the mouth (the highest length of the jaws, the head height, and snout length). A high level of paratypical plasticity of the species was found. The most detached is the sample from a drying up pond due to its habitat in unfavorable conditions. In the Kai river, an animal-based diet plays an important role. The high ecological plasticity of the climbing perch allows it to survive in a wide range of environmental conditions, including anthropogenic influence and competition by invasive species.

Keywords: climbing perch, *Anabas testudineus*, Vietnam, morphology, population structure, modification plasticity

EDN: MQMYXI
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 222–232

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.276(470+571)

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ ВИДЫ РОДА *Cryptomonas* (Cryptophyceae)

© 2022 г.
П. В. Кулизин[a], *, Н. А. Мартыненко[b], Е. С. Гусев[b], Д. А. Капустин[b], Е. Л. Воденеева[a, c], М. С. Куликовский[b]

[a] *Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия*
[b] *Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия*
[c] *Нижегородский филиал "Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии", Нижний Новгород, Россия*
**e-mail: KulizinPavel@yandex.ru*

Поступила в редакцию 09.12.2020 г.
После доработки 16.11.2021 г.
Принята к публикации 05.01.2022 г.

Выявлены находки трех новых для альгофлоры России видов *Cryptomonas loricata*, *C. gyropyrenoidosa* и *C. lundii*, определенных с помощью световой микроскопии и молекулярно-генетических методов. Все виды проиллюстрированы оригинальными фотографиями. Дан обзор современного состояния систематики крупнейшего рода криптофитовых водорослей *Cryptomonas*. Обсуждаются проблемы идентификации видов рода, и подчеркивается необходимость применения интегративного подхода для корректной видовой идентификации.

Ключевые слова: криптофитовые водоросли *Cryptomonas lundii*, *Cryptomonas loricata*, *Cryptomonas gyropyrenoidosa*

DOI: 10.31857/S032096522203010X

ВВЕДЕНИЕ

Криптофитовые водоросли, или криптомонады (Cryptophyceae Fritsch), – обособленная эволюционная линия сравнительно небольших организмов, населяющих пресноводные, солоноватоводные и морские местообитания. Это преимущественно одноклеточные организмы 5–70 мкм в длину, с двумя жгутиками, с дорсовентральным строением, с бороздой и глоткой. Характерными признаками этой группы водорослей являются: эжектосомы в области глотки и в покровах клетки, трехкомпонентный перипласт, хлоропласты (1–2) в окружении четырех мембран, содержащие в перипластидном пространстве рудиментарное ядро красной водоросли (эндосимбионта) – нуклеоморф (Hoef-Emden, Archibald, 2017).

Основные фотосинтетические пигменты криптомонад – хлорофиллы *a*, c_2, фикобилины и каротиноиды. Известно ~20 родов и >100 видов криптомонад, однако реальное разнообразие группы недооценено и гораздо выше этих оценок (Lane, Archibald, 2008; Hoef-Emden, Archibald, 2017). В частности, в последнее время описано два новых рода криптомонад (Laza-Martinez, 2012; Daugbjerg et al., 2018). Подавляющее большинство криптофит – подвижные планктонные организмы, что определяет особенности выделения клеток в культуру. Небольшие размеры у большинства видов, подвижность, плохая сохранность клеток в пробах и трудности содержания культур (требовательность к составу сред в зависимости от условий обитания, необходимость частых пересевов, неустойчивость в культуре) определяют сравнительно небольшое число видов и штаммов в коллекциях культур водорослей, даже самых крупных. Живые культуры данной группы водорослей имеются только из ограниченного числа регионов и местообитаний. Наиболее крупные коллекции пресноводных криптомонад получены при изучении водоемов Германии (Hoef-Emden, Melkonian, 2003; Hoef-Emden, 2007) и Южной Кореи (Choi et al., 2013). В систематике криптомонад для разграничения видов традиционно использовали следующие морфологические признаки: форма и размеры клетки, форма хлоропласта, количество пиреноидов, форма и строение борозды и глотки и др. (Киселев, 1954; Матвієнко, Литвиненко, 1977). Изучение ультраструктуры криптомонад с применением методов электронной микроскопии позволило выявить значительные отличия в строении и провести первые ревизии отдельных родов (Hill, Wetherbee, 1989; Hill, 1991a, 1991b). Последующая ревизия рода *Cryptomonas*, проведенная Hoef-Emden, Melkonian (2003) на основе изучения культур с применением молекулярно-генетических методов и параллельным исследованием морфологии клеток (свето-

вая и электронная микроскопия), выявила диморфизм у видов рода, т.е. один и тот же вид (с идентичными нуклеотидными последовательностями) может, в зависимости от стадии жизненного цикла, иметь "полигональные пластинки" ("polygonal plates") – для него предложено название "криптоморфа" ("cryptomorph"), или цельный чехол ("irregular sheet", "sheet-like periplast") – "кампиломорфа" ("campylomorph"). Причем, иногда встречались культуры, где обе формы присутствовали одновременно ("dimorphic strains"). Диморфизм криптомонад, а также то, что эти организмы имеют простую и не всегда постоянную форму клетки с небольшим количеством признаков, привели к конфликту традиционной системы, построенной только на морфологических характеристиках, с молекулярно-генетическими данными, которые выявили большое разнообразие группы (Hoef-Emden, Archibald, 2017). На мелкоклеточных представителях рода *Cryptomonas* показано, что часто штаммы, сходные морфологически, различаются по генетическим признакам, а организмы в пределах одного штамма и с одинаковыми нуклеотидными последовательностями генов могут иметь морфологическое строение, соответствующее различным видам по традиционной "морфологической" системе (Hoef-Emden, 2007). Есть примеры, когда кампиломорфы двух видов различны, а криптоморфы не различаются. В частности, это установлено для широко распространенных видов *Cryptomonas curvata* Ehrenberg emend. Hoef-Emden et Melkonian и *C. pyrenoidifera* Geitler emend. Hoef-Emden et Melkonian (Hoef-Emden, Melkonian, 2003). На уровне культивируемых организмов выявлены близкородственные таксоны внутри клад, неотличимые морфологически (Choi et al., 2013; Martynenko et al., 2020a). При метабаркодинговых исследованиях водоемов Европы (Boenigk et al., 2018) и оз. Байкал (Annenkova et al., 2020) также выявлено много клад некультивируемых организмов и большое разнообразие на видовом уровне внутри рода *Cryptomonas*. Таким образом, можно констатировать, что молекулярно-генетический подход становится единственным надежным методом идентификации криптомонад, и, в частности, видов рода *Cryptomonas* (Hoef-Emden, 2007).

В России специализированных исследований криптофитовых водорослей почти не проводили, большая часть информации о данной группе содержится в работах, посвященных фитопланктону. Идентификация криптомонад в таких работах вызывает большие сомнения из-за несовершенной методики сбора и фиксации проб и невозможности изучить живой материал. Недавнее исследование криптомонад с применением молекулярно-генетического подхода позволили описать новые виды рода *Cryptomonas* из водоемов Пермского края и Республики Коми (Martynenko et al., 2020a, 2022). Таким образом, полноценное изучение криптофитовых водорослей требует применения молекулярно-генетических методов исследований.

Цель работы – обобщить данные о находках видов рода *Cryptomonas* в водоемах России и дополнить список флоры страны новыми видами рода, идентифицированными с помощью молекулярно-генетических методов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Культуры криптофитовых водорослей (всего 18 штаммов), использованные в данной работе, были выделены из различных удаленных местообитаний, расположенных в Европейской части России (табл. 1). Пробы водорослей отобраны с помощью планктонной сети с размером ячеи 20 мкм.

Регионы исследований. Семь штаммов выделены из озер Мордовского государственного природного заповедника (МГПЗ). Эта охраняемая территория занимает >40 тыс. га лесного массива и считается заповедником большого водоохранного значения. Территория заповедника расположена на лесистом правобережье р. Мокша, площадь водосбора которой до границы заповедника 15800 км^2. Водная сеть заповедника представлена малыми реками (Пуштой, Большой и Малой Черной, Аргой) и ручьями (Шавецом, Ворскляем, Нулуем) – притоками р. Мокша. Бóльшая часть территории заповедника входит в водосбор р. Пушта, впадающей в р. Сатис на границе заповедника. Наибольшая степень озерности характерна для юго-западной части заповедника. Культуры криптомонад выделены из пойменных озер Инорки, Пичерки и Большая Вальза. Наибольшая площадь (28 га) у оз. Инорки, оно более остальных вытянуто в длину (4.3 км) с более широкими (>100 м) плесами и достаточно большими глубинами (максимальная 10 м). Площадь других озер заметно меньше, максимальная ширина плеса этих озер колеблется в пределах 80 м, в его средней части находятся котловины глубиной 6.0–7.5 м. Оно наиболее удалено от современного русла р. Мокша. Озеро Пичерки, расположенное вдоль р. Пушта, представляет собой расширенный участок русла этой реки. В настоящее время сама река приобретает вид коротких протоков, соединяющих между собой цепь озер Кочеулово, Таратино, Каретное, Пичерки. Эти протоки узкие, неглубокие, сильно заросшие, местами труднопроходимые от обилия коряг, естественных плотин, образовавшихся из упавших в воду деревьев прилегающего леса. Весной все группы озер обычно сливаются в один огромный водоем, затопляющий леса и луга прилегающего пространства поймы. Только в годы очень низких паводков наблюдается объединение лишь части озер (Широкова, 2015; Широкова и др., 2015).

Таблица 1. Штаммы водорослей, выделенные в ходе исследований, и характеристика их местообитаний

Номер штамма	Вид	Место взятия проб	Дата сбора	Температура, °C	pH	Электропроводность, мкСм/см	Координаты места сбора, с.ш., в.д.
NN2, NN6, NN10, NN12, NN20	*Cryptomonas lundii*	Республика Мордовия, мочажина у оз. Инорки	08.08.2017	19.5	6.44	–	54°33.398′, 43°51.193′
NN9	*C. lundii*	Республика Мордовия, оз. Пичерки, в зарослях урути	10.08.2017	24	7.18	–	54°44.573′, 43°47.367′
NN19	*C. lundii*	Республика Мордовия, оз. Большая Вальза, выжимка из пузырчатки	09.08.2017	22.6	6.85	–	54°42.498′, 43°11.678′
R179	*C. lundii*	Владимирская обл., Национальный парк “Мещера”, болотный водоем	21.10.2016	4.2	6.3	42	55°35.077′, 40°26.485′
NN27, NN28, NN30, NN32, NN33, NN34, NN35	*C. gyropyrenoidosa*	Нижегородская обл., р. Вьюница	19.08.2017	22	7.13	341	56°15.552′, 43°44.387′
M230	*C. gyropyrenoidosa*	г. Москва, Главный ботанический сад РАН, пруд	08.07.2019	18.4	8.53	306	55°50.584′, 37°35.393′
5F, 9C	*C. loricata*	Мурманская обл., природный заповедник “Пасвик”, сфагновое болото на берегу р. Паз	19.06.2019	–	–	–	69°23.489′, 29°45.388′

Примечание. “–” – данные отсутствуют.

Один штамм (R179) получен из болотного водоема Национального парка “Мещера”, расположенного на территории Владимирской и Рязанской областей в пределах Мещерской низменности. Территория парка относится к бассейну р. Ока. Основные реки – Бужа и ее левый приток Поль. В питании рек значительную роль играют болота.

Семь штаммов выделены из малой р. Вьюница (притока второго порядка р. Ока) в Нижегородской обл. Длина реки 10 км, площадь водосборного бассейна 74.8 км^2, протекает по окраине г. Нижний Новгород. Исток реки находится в болотной местности к северо-западу от пос. Горбатовка (Ресурсы..., 1966). Река имеет три искусственных прудовых расширения с замедленным течением.

Одна культура (M230) получена из пруда, расположенного у главного входа в Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук РАН. Пруд находится на особо охраняемой природной территории федерального значения, в Северо-Восточном административном округе г. Москва. Его берега укреплены бетонными плитами, в теплый период акваторию заселяют водоплавающие птицы (утки, огари, лебеди). Диаметр пруда ~200 м. В мелководной зоне произрастают роголистник и рогоз.

Два штамма рода *Cryptomonas* (5F и 9C) выделены из сфагнового болота на берегу р. Паз на территории Государственного природного заповедника “Пасвик” площадью 146.8 км^2. Заповедник расположен в Печенгском районе Мурманской обл. между российско-норвежской государственной границей и линией инженерно-технических сооружений, простирается узкой полосой по правому берегу р. Паз от Хевоскоски ГЭС на юге до оз. Сальмиярви на севере. Река Паз общей длиной 147 км берет начало из оз. Инари в Финляндии, протекает по территории России и впадает в Баренцево море в Норвегии. Река представляет собой озерно-речную систему, поскольку имеет много крупных заливов и расширений

русла (озера Хеюхенъярви, Боссояврре и др.), соединенных протоками. В 1950–1978 гг. на крупных порогах р. Паз построено пять российских (вне заповедника) и две норвежских ГЭС (в границах заповедника), после чего озера превратились в водохранилища (Боровичев, Бойчук, 2018).

Выделение в культуру и изучение морфологии клеток. Клетки изолировали с помощью микропипетки и культивировали на среде WC (Andersen et al., 2005). Для исследований под световым микроскопом живые клетки обездвиживали путем погружения в агарозу с низкой температурой гелеобразования и изучали с помощью дифференциального интерференционного контраста (ДИК) с масляным иммерсионным объективом (Plan-Apochromat 100x/1.4 Oil DIC M27; микроскоп Zeiss AxioScope A1). Исследовали форму и размеры клеток, расположение борозды и глотки, хлоропласты (≥25 клеток). Для описания использовали номенклатуру в работе (Hoef-Emden, Melkonian, 2003). Световые микрофотографии получены с помощью камеры AxioCam ERc 5s Rev.2.

После первоначальной идентификации на основе ITS2 рДНК количество штаммов для анализа сокращали за счет удаления дублирующих штаммов, выделенных из одного местообитания.

Выделение и амплификация ДНК. ДНК выделяли из моноклональных штаммов с помощью раствора для выделения ДНК InstaGene фирмы BioRad (USA), согласно методике производителя. Амплификацию фрагментов рибосомального оперона (18S, 28S и ITS2 рДНК), а также хлоропластного гена *psb*A проводили с помощью ПЦР. Реакционную смесь для проведения ПЦР подготавливали с помощью готовой смеси реактивов ScreenMix (“Евроген”, Россия). Для амплификации фрагмента ядерного гена малой рибосомальной субъединицы рДНК (18S, 1533 н.) использовали следующие праймеры: 18S_CrN1F, 18S_826F, 18S_956R, 18S_BRK. Фрагмент гена большой субъединицы рДНК (28S, 946 н.) амплифицировали с помощью праймеров crLSU_29F и crLSU_942R, рибосомальный межгенный спейсер ITS2 (353–419 н.) – с помощью crITS_03F и crITS_05R (Choi et al., 2013). Амплификацию регионов рибосомального кластера проводили при следующих условиях: начальная денатурация – 5 мин при 95°C, далее 35 циклов денатурации при 94°C (30 с), отжига праймеров при 52°C (30 с), элонгации при 72°C (50–80 с) и финальной элонгации при 72°C (10 мин). Фрагмент хлоропластного гена *psb*A амплифицировали с помощью праймеров psbAF и psbAR (Choi et al., 2013) при аналогичных условиях ПЦР, за исключением температуры отжига праймеров (50°C). Контроль результатов ПЦР осуществляли путем горизонтального электрофореза продуктов ПЦР в 1.5%-ном агарозном геле в 1.5× TAE буфере (Tris-acetate-EDTA), окрашивания SYBR Safe (“Bio-Rad”, USA) и фотографирования в проходящем ультрафиолетовом свете в системе гель-документации GelDoc XR (“Bio-Rad”, USA). Очистку фрагментов ДНК подготавливали с помощью ExoSAP-IT-kit (Affymetrix, SantaClara, CA, USA) согласно протоколу производителя. Для реакции секвенирования применяли набор BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (“Applied Biosystems”, USA), в качестве праймеров использовали сначала прямую, затем обратную последовательности, указанные для ПЦР. Продукты реакции секвенирования очищали от непрореагировавших меченых нуклеотидов с помощью набора BigDye® XTerminator TM Purification Kit (“Applied Biosystems”, USA). Нуклеотидные последовательности определяли методом Сэнжера с двух сторон нуклеотидной последовательности при помощи прямого и обратного праймеров, указанных для ПЦР с последующим электрофорезом с использованием секвенатора Genetic Analyzer 3500 (“Applied Biosystems”, USA).

Построение деревьев. Полученные последовательности проверяли вручную и собирали в программах BioEdit v. 7.1.3 и MegaX (Kumar et al., 2018). Для выравнивания добавляли из базы данных GenBank 39 последовательностей рода *Cryptomonas* из различных морфологических групп. Два вида (*Rhodomonas* sp. штамм M1480 и *Chroomonas* sp. штамм SAG 980-1) добавляли в массив данных в качестве внешней группы. Последовательности выравнивали в программе MAFFTv 7 с использованием модели E-INS-i (Katoh, Toh, 2010), сложные для выравнивания регионы исключали из массива данных. Для выявления филогенетических связей среди криптомонад нами построено филогенетическое дерево, содержащее последовательно все три консервативных гена у 47 штаммов: 18S+28S рДНК + *psb*A хпДНК. Также построено филогенетическое дерево на основании анализа ядерного межгенного транскрибируемого спейсера 2 (ITS2 рДНК) у 45 штаммов рода *Cryptomonas*. Трудно выравниваемые фрагменты спейсера исключали из анализа. Филогенетический анализ методом максимального правдоподобия (ML) осуществляли в программе MEGA X, используя 1000 бутстреп-реплик, а также с помощью Байесовского подхода (BI) в программе MrBayes 3.1.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). При BI-анализе создавали 1 млн генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 100 генераций. Первые 25% проб (до выхода значений -lnL на плато) исключали из анализа как “burn-in”.

Подбор модели эволюции для нуклеотидных последовательностей проводили в программе MEGAX с использованием двух критериев: информационного критерия Акаике (Akaike information criterion, AIC; Akaike, 1974) и байесовского информационного критерия (Bayesian informa-

tion criterion, BIC; Schwarz, 1978). Для визуализации и редактирования деревьев использовали программы FigTree (ver 1.4.2) и Adobe Photoshop CC (19.0).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении культур, выделенных из водоемов трех охраняемых природных территорий и водных объектов г. Москва, обнаружены три новых для флоры России вида: *Cryptomonas loricata* Chodat emend. Hoef-Emden, *C. gyropyrenoidosa* Hoef-Emden et Melkonian и *C. lundii* Hoef-Emden et Melkonian (рис. 1). Идентификация проводилась на основе ядерных молекулярных маркеров 18S рДНК, 28S рДНК, ITS2 рДНК и фрагмента хлоропластного гена *psb*A. На филогенетических деревьях, построенных на основании консервативных маркеров 18S рДНК, 28S рДНК и *psb*A (рис. 2) и изменчивого участка ITS2 рДНК (рис. 3), штаммы R179, NN19, NN20 группировались в одну кладу с типовым штаммом M0850 *C. lundii*. Штаммы M230 и NN27 кластеризовались вместе с типовым штаммом M1079 *C. gyropyrenoidosa*, штамм 9C объединялся с референтной культурой M2088 *C. loricata*. Ниже приведены морфологическое описание новых для флоры России видов рода *Cryptomonas* и данные об их распространении.

Cryptomonas gyropyrenoidosa Hoef-Emden et Melkonian 2003 (рис. 1а–1в).

Клетки уплощенные, с вентральной стороны эллиптические или широко эллиптические, с небольшим выростом (носиком) в правой части апекса, в антапикальной части закругленные. При виде сбоку клетки двояковыпуклые, со скошенной вершиной со стороны вентральной части и закругленным антапексом. Хлоропласт один, закрученный вправо при виде сверху, с четырьмя пиреноидами, антериальная пара в правой и левой частях клетки, в задней части клетки пиреноиды расположены с брюшной и спинной сторон. Размеры клеток: длина 22.1–28.0 мкм, ширина 13.6–17.5 мкм, толщина 9.5–11.0 мкм.

Распространение: Германия (Hoef-Emden, Melkonian, 2003), Россия.

Cryptomonas loricata Chodat 1922 emend. Hoef-Emden 2007 (рис. 1г–1е).

Клетки удлиненно-эллипсоидные, почти круглые в поперечном сечении, с округлыми апикальным и антапикальным концами. Хлоропласт один, двулопастный с одним или двумя пиреноидами, расположенными на перемычке между лопастями. Размеры клеток: длина 16.3–16.6 мкм, ширина 8.3–8.6 мкм, толщина 7.5 мкм.

Распространение: Швейцария (Chodat, 1922), Германия (Hoef-Emden, 2007), Россия.

Cryptomonas lundii Hoef-Emden et Melkonian 2003 (рис. 1ж–1и).

Клетки уплощенные, без пиреноидов, с вентральной стороны эллиптические до яйцевидных, со скошенным влево апексом, с небольшим выростом (носиком) в правой части апекса, в антапикальной части закругленные или немного скошенные. При виде сбоку клетки двояковыпуклые, со скошенной вершиной со стороны вентральной части и закругленным антапексом. Хлоропласт один, состоит из двух соединенных частей, занимающих периферийные области с правой и левой сторон клетки, при виде сверху закручен вправо в задней части клетки. Размеры клеток: длина 24.3–29.4 мкм, ширина 13.3–17.1 мкм, толщина 9.9–12.1 мкм.

Распространение: Великобритания (Lund, 1942), Германия (Hoef-Emden, Melkonian, 2003), Россия (Gusev et al., 2020, настоящая статья).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

За время изучения рода *Cryptomonas* описано >100 видов, однако морские и солоновато-водные, таксоны, а также часть пресноводных переведены в другие роды, в итоге к настоящему времени известно ~70 валидно описанных таксонов рода *Cryptomonas* (Hoef-Emden, Melkonian, 2003) Последние ревизии рода *Cryptomonas*, проведенные на основе изучения штаммов, выделенных преимущественно из водоемов Европы, позволили дополнить диагнозы (а, по сути, переописать) 12 видов рода: *C. borealis* Skuja emend. Hoef-Emden et Melkonian, *C. commutata* (Pascher) Hoef-Emden, *C. curvata* Ehrenberg emend. Hoef-Emden et Melkonian, *C. erosa* Ehrenberg emend. Hoef-Emden, *C. marssonii* Skuja emend. Hoef-Emden et Melkonian, *C. loricata* Chodat emend. Hoef-Emden, *C. obovoidea* Pascher emend. Hoef-Emden, *C. ovata* Ehrenberg emend. Hoef-Emden et Melkonian, *C. paramaecium* (Ehrenberg) Hoef-Emden et Melkonian, *C. phaseolus* Skuja emend. Hoef-Emden, *C. pyrenoidifera* Geitler emend. Hoef-Emden et Melkonian, *C. tetrapyrenoidosa* Skuja emend. Hoef-Emden et Melkonian (Hoef-Emden, Melkonian, 2003, Hoef-Emden, 2007). В этих работах в синонимы к роду *Cryptomonas* сведены роды *Chilomonas* Ehrenberg, *Campylomonas* Hill, *Pseudocryptomonas* Bicudo et Tell – всего 24 таксона видового и внутривидового ранга рода *Cryptomonas*, также описано два новых для науки вида *C. gyropyrenoidosa* Hoef-Emden et Melkonian и *C. lundii* Hoef-Emden et Melkonian. Изучение водоемов Республики Коми и Урала добавило в этот список еще три новых для науки вида (Martynenko et al., 2020a, 2022), а исследование тропической Азии – два таксона из Вьетнама (Martynenko et al., 2020b, Gusev et al., 2020) и один из Индии (Gusev et al., 2021). Не подверглись ревизии еще >30 известных таксонов рода *Cryptomonas*. Как справедливо отмечают Hoef-Emden, Melkonian (2003), подход, при котором эпитипом

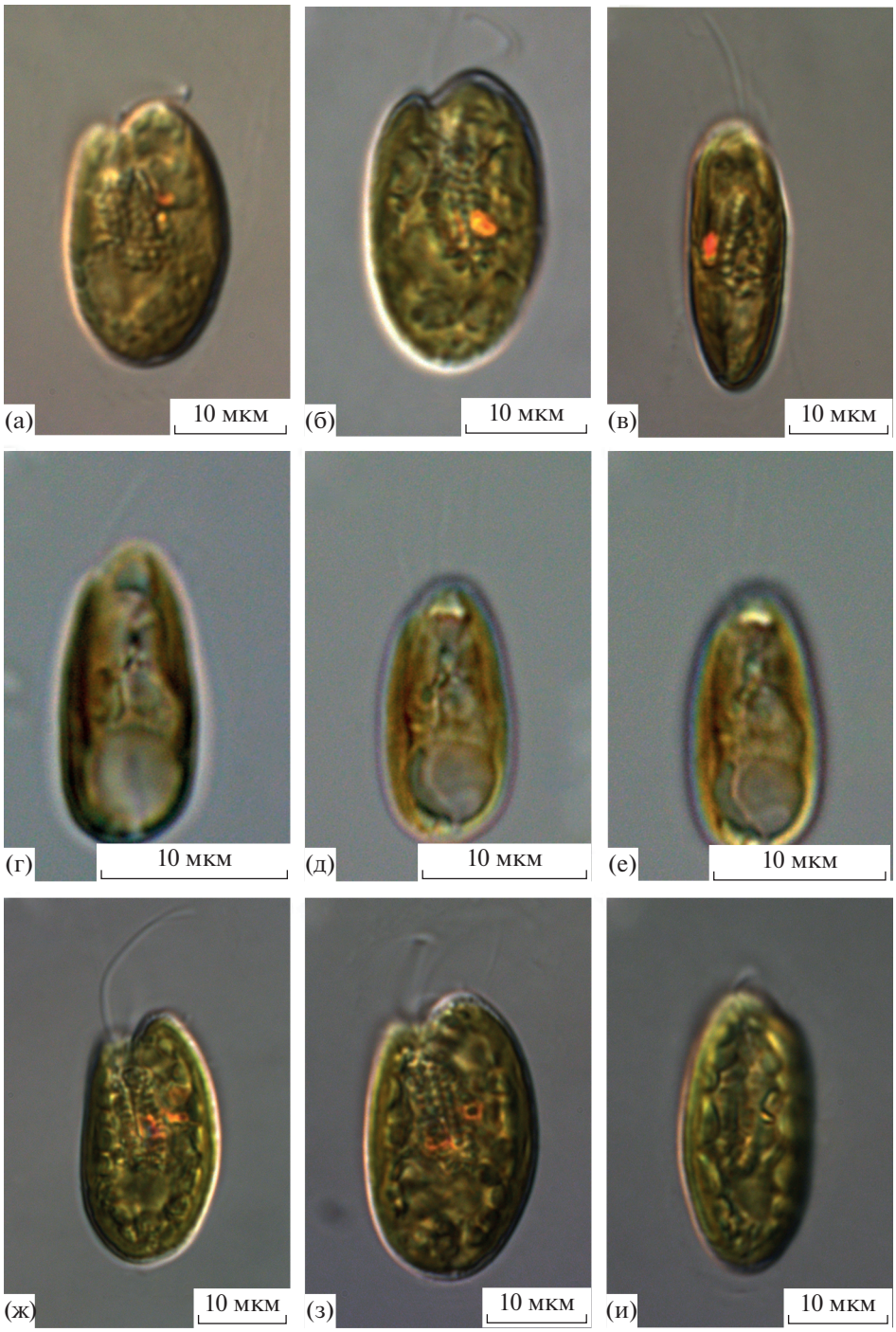

Рис. 1. Световые микрофотографии новых для альгофлоры России видов рода *Cryptomonas*: а–в – *C. gyropyrenoidosa*, г–е – *C. loricata*, ж–и – *C. lundii*. а, б, г, ж, з – вид с вентральной стороны, в, и – сбоку, д, е – с дорсальной стороны.

выбирают штамм, сходный по морфологии со сделанным ранее описанием, довольно субъективен из-за установленной изменчивости криптомонад. Однако просто “забыть” описанные ранее организмы и начать описывать новые на основе новых методических подходов тоже достаточно сомнительный выход, поскольку оставит без внимания и ревизии десятки уже описанных видов. Эта ситуация осложняет ревизию рода *Cryptomonas* и анализ флоры различных регионов.

В России ранее было отмечено 32 вида рода *Cryptomonas* (Киселев, 1954; Бондаренко, Щур, 2008; Науменко, 2014; Корнева, 2015; Martynenko et al., 2020a, 2022), из них два вида, описанные из соленых водо-

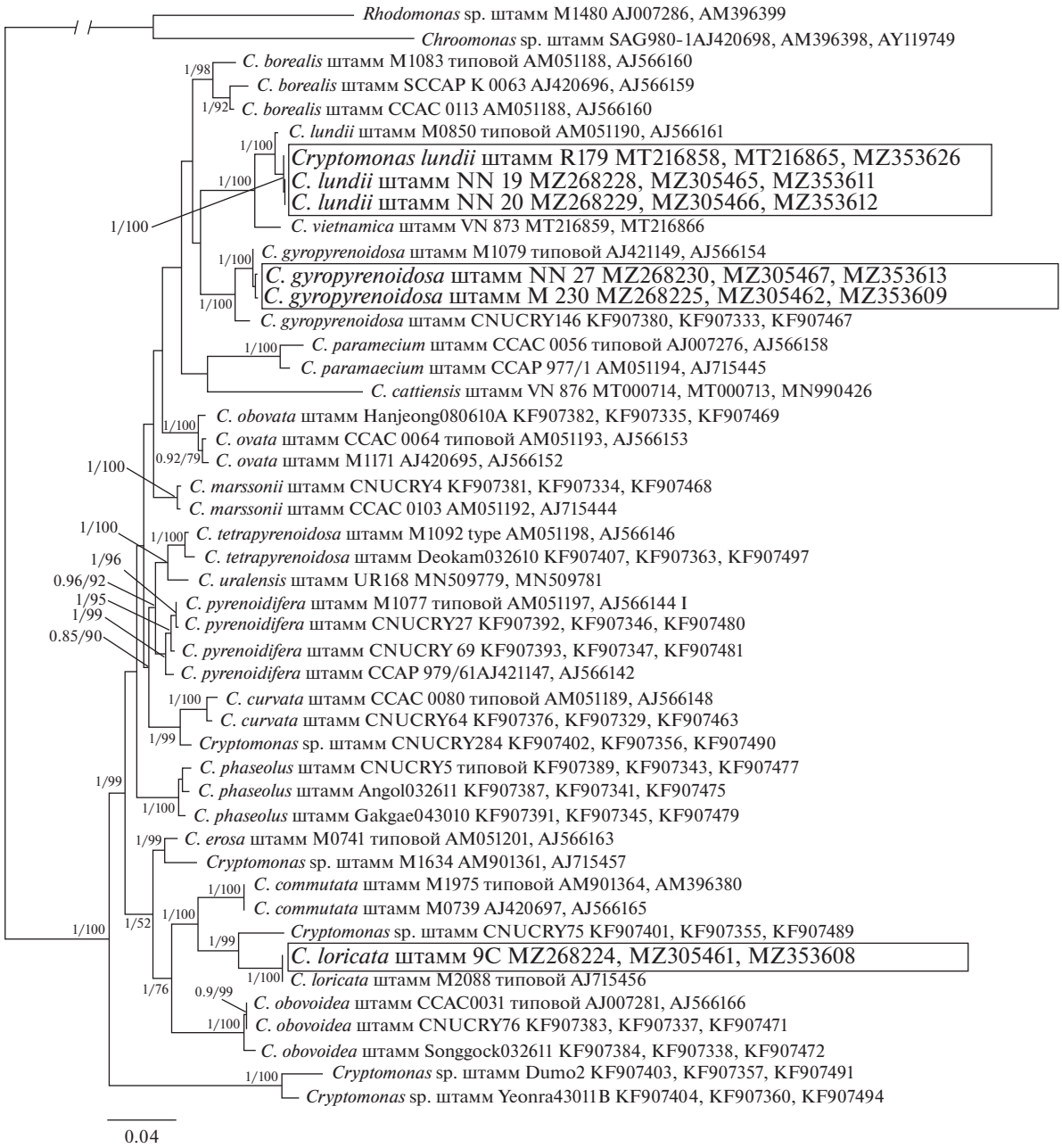

Рис. 2. Дерево, отображающее филогенетические связи 45 представителей рода *Cryptomonas*. Роды *Rhodomonas* и *Chroomonas* выбраны в качестве внешней группы. Дерево построено на основании сравнения нуклеотидных последовательностей консервативных маркеров: фрагменты генов малой и большой рибосомальных субъединиц ядерной ДНК (18S и 28S рДНК) и фрагмента гена *psbA* хпДНК с помощью Байесовского подхода (BI) и методом максимального правдоподобия (ML). В узлах Байесовская апостериорная вероятность (слева) и величина бутстрепа ML (справа).

емов Крыма (*Cryptomonas salina* Wisłouch и *C. stigmatica* Wisłouch), переведены в род *Rhodomonas* (Hill, Wetherbee, 1989; Hill, 1991b). Оставшиеся таксоны можно разделить на три группы. Первую группу представляют девять видов (*Cryptomonas borealis*, *C. curvata*, *C. erosa*, *C. marssonii*, *C. obovoidea*, *C. ovata*, *C. phaseolus*, *C. pyrenoidifera*, *C. paramaecium* (как *Chilomonas paramaecium* Ehrenberg), вошедшие в последнюю ревизию рода *Cryptomonas* (Hoef-Emden, Melkonian, 2003; Hoef-Emden, 2007), однако их находки на территории России не подтверждены молекулярно-генетическими данными. Вторая группа – виды, сведенные в синонимы при последней ревизии рода: *Cryptomonas lucens* Skuja (=*C. obovoidea*), *C. ozolinii* Skuja (=*C. pyrenoidifera*), *C. reflexa* Skuja (=*C. curvata*). Третья группа – 15 таксонов, которые не подверглись ревизии, и для большинства из них отсутствуют культуры и молекулярно-генетические данные:

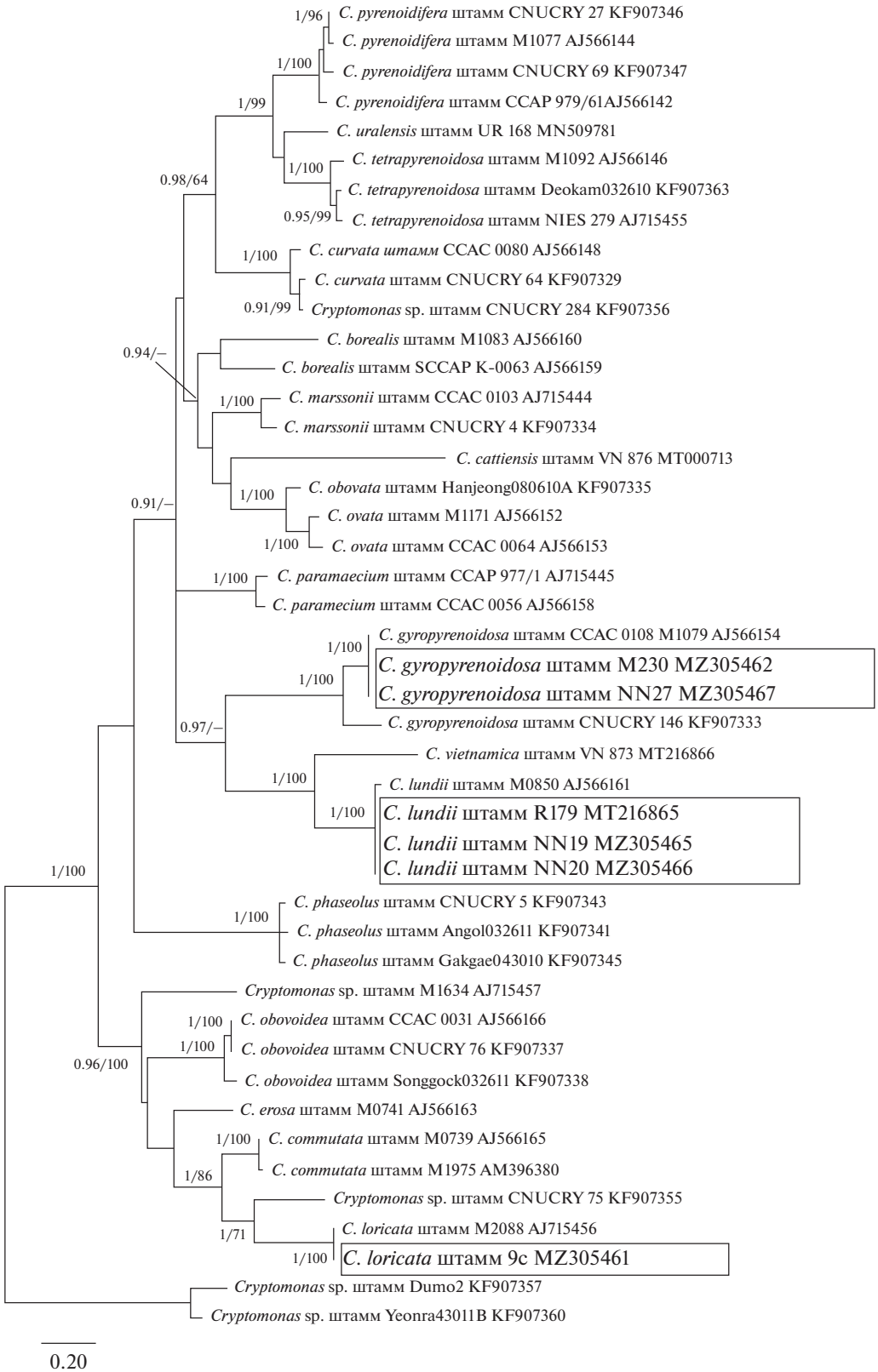

Рис. 3. Дерево, отображающее филогенетические связи 45 представителей рода *Cryptomonas*, построенное на основании анализа межгенного транскрибируемого спейсера ITS2 рДНК с помощью Байесовского подхода (BI) и методом максимального правдоподобия (ML). В узлах Байесовская апостериорная вероятность (слева) и величина бутстрепа ML (справа).

Cryptomonas brevis Schiller, *C. caudata* Schiller, *C. compressa* Pascher, *C. cylindrica* Ehrenberg, *C. czosnowskii* Kisselev, *C. gracilis* Skuja, *C. incurva* Matvienko, *C. lobata* Korshikov, *C. nasuta* Pasher, *C. obovata* Skuja, *C. parapyrenoidifera* Skuja, *C. platyuris* Skuja, *C. rufescens* Skuja, *C. spinifera* Ettl, *C. woloszynskae* Czosnowski. Таким образом, ревизия разнообразия рода *Cryptomonas* (как и других родов криптомонад) России требует применения молекулярно-генетических методов для подтверждения ранее сделанных находок. Для этого необходимо выделение и изучение культур данной группы или применение метабаркодинга – подхода, при котором секвенируется тотальная ДНК образца воды и затем проводится идентификация полученных коротких нуклеотидных последовательностей по выбранному маркерному региону ДНК на основе сравнения с базами данных. При этом необходима дополнительная работа по ревизии уже описанных ранее таксонов и выявлению новых видов криптомонад.

В настоящей работе приведены данные о трех новых для флоры России видов из рода *Cryptomonas*.

Cryptomonas loricata описан из оз. Шампекс (Швейцария), где он обитал среди сфагнума (Chodat, 1922). Автор отмечал сходство этого вида с *C. nasuta* Pascher, от которого он отличается неравными жгутиками, формой апикального конца клетки, а также слегка перетянутой оболочкой в задней части клетки (Chodat, 1922). Справедливо считая *C. loricata* весьма неполно описанным видом, И.А. Киселев (1954) не включил его в свой определитель, а лишь упомянул в примечании к *C. nasuta*. К. Хоеф-Эмден (Hoef-Emden, 2007) существенно дополнила диагноз вида, предложила эпитип и молекулярную подпись. Она отмечала, что наличие перетяжки в оболочке не может служить надежным таксономическим признаком, поскольку такие перетяжки иногда встречаются и у других видов *Cryptomonas* в культуре (Hoef-Emden, 2007). Размеры, которые приводит Хоеф-Эмден для этого вида (длина 16–20 мкм, ширина 9 мкм, толщина 8.3 мкм), сопоставимы с размерами нашего штамма.

В России *Cryptomonas loricata* найден в сфагновом болоте на берегу р. Паз на территории природного заповедника “Пасвик” (Мурманская обл.). В пробе вместе с *C. loricata* массового развития достигала золотистая водоросль *Chrysastrella paradoxa* Chodat. Есть все основания полагать, что *Cryptomonas loricata* – довольно обычный вид в сфагновых болотах, который из-за неполного описания неверно определяли, а значит, ареал его может быть существенно шире.

Находки *C. lundii* и *C. gyropyrenoidosa* – первые после первоописаний из Германии.

Вид, морфологически сходный с *C. lundii*, под названием *Cryptomonas* “B” ранее проиллюстрирован Дж. Ландом (Lund, 1942) из пруда в Ричмонд парке (Великобритания). Типовой штамм этого вида выделен из пруда в г. Кельн (Hoef-Emden, Melkonian, 2003). Авторы приводят следующие размеры: длина 19–30 мкм, ширина 12–16 мкм, толщина 11–15 мкм. В России вид впервые отмечен в Национальном парке Мещера (Gusev et al., 2020), в настоящей работе нами представлены новые данные по его распространению в водоемах Мордовского государственного природного заповедника. Размеры клеток штаммов из России соответствуют указанным выше.

Cryptomonas gyropyrenoidosa описан и до настоящего времени зарегистрирован только в трех водоемах в окрестностях г. Кельн, Германия (Hoef-Emden, Melkonian, 2003). Интересный и пока уникальный для этого вида признак – расположение пиреноидов в разных плоскостях, перпендикулярных друг к другу. У трех других видов, имеющих четыре пиреноида (*C. tetrapyrenoidosa* Skuja emend. Hoef-Emden et Melkonian, *C. parapyrenoidifera* Skuja и *C. uralensis* Martynenko, Gusev, Kulizin et Guseva), эти структуры расположены в одной плоскости по бокам клетки (Hoef-Emden, Melkonian, 2003; Martynenko et al., 2020a). Также характерным для этого вида является рассеченный закрученный хлоропласт, присущий лишь для очень ограниченного числа таксонов рода. В России *C. gyropyrenoidosa* обнаружен в р. Вьюница (Нижегородская обл.) и пруду Государственного ботанического сада РАН (г. Москва). Размеры клеток наших штаммов сопоставимы с приведенными в работе (Hoef-Emden, Melkonian, 2003): длина 19–27 мкм, ширина 12–17 мкм, толщина 10–14 мкм.

Основываясь на находках *C. lundii* и *C. gyropyrenoidosa* в достаточно удаленных друг от друга местообитаниях, можно предположить, что они имеют широкий ареал в умеренной зоне. Этот вывод подтверждают разные температурные условия и pH среды, при которых они обнаружены. Следует отметить, что молекулярно-генетические данные свидетельствуют о наличии у этих видов близкородственных таксонов из других регионов (рис. 2, рис. 3). В частности, из Вьетнама недавно описан *Cryptomonas vietnamica* Gusev, Podunay, Martynenko, Shkurina et M. Kulikovskiy, объединяющийся в одну кладу с *C. lundii* (Gusev et al., 2020), из Южной Кореи известен штамм из клады *C. gyropyrenoidosa*, по-видимому, представляющий новый для науки вид (Choi et al., 2013). *Cryptomonas loricata*, считается довольно обычным видом, однако из-за неполного описания он не включен в отечественные определители. Вероятно, ранее его могли регистрировать в сфагновых болотах России, но под другим названием, либо оставлять неидентифицированным. Следует отметить, что два из трех новых для флоры России видов описаны из бассейна Средней Волги –

ее левобережных и правобережных притоков. Ранее в этом малоисследованном с использованием современных подходов регионе изучена флора чешуйчатых золотистых водорослей, выявлены новые для флоры России и редкие виды (Gusev, 2013; Gusev et al., 2019; Kulizin et al., 2021). Регион включает большое число заболоченных территорий, малых озер и рек, которые требуют дальнейшего изучения (Кулизин и др., 2021).

Выводы. С учетом литературных данных и наших новых находок, в водоемах России отмечено 33 вида рода *Cryptomonas*. Лишь незначительная часть находок подтверждена молекулярно-генетическими методами. У половины зарегистрированных в России видов рода *Cryptomonas* не проведена современная таксономическая ревизия. Корректная идентификация криптофитовых водорослей при традиционных гидробиологических и альгофлористических исследованиях невозможна, поскольку необходимо применение интегративного подхода, включающего, помимо изучения морфологии, молекулярно-генетические методы изучения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект 18–04–01280_а и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Москвы в рамках научного проекта № 19-34-70016, а также в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121041200194–7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондаренко Н.А., Щур Л.А. 2008. Cryptophyta водоемов и водотоков Восточной Сибири (Россия) // Альгология. Т. 18(4). С. 408.

Боровичев Е.А., Бойчук М.А. 2018. Мохообразные заповедника “Пасвик”. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.

Киселев И.А. 1954. Пирофитовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6.

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

Кулизин П.В., Воденеева Е.Л., Охапкин А.Г. 2021. Фитопланктон некоторых рек юга подзоны хвойно-широколиственных лесов бассейна Средней Волги в многолетнем аспекте // Самар. науч. вестн. Т. 10. № 2. С. 45. https://doi.org/10.17816/snv2021102106

Матвієнко О.М., Литвиненко Р.М. 1977. Пірофітові водорості – Pyrrophyta // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Т. 3. Ч. 2. Киев: Наукова думка.

Науменко Ю.В. 2014. Криптофитовые водоросли в водотоках и водоемах Западной Сибири // Растительный мир Азиатской России. № 1(13). С. 3.

Ресурсы поверхностных вод СССР: гидрографическая изученность. Т. 10. Верхне-Волжский район. 1966. Ленинград: Гидрометеоиздат.

Широкова В.И. 2015. Материалы к гидробиологии водоемов Мордовского государственного заповедника // Труды МГПЗ им. П.Г. Смидовича. Вып. 13. С. 300.

Широкова В.И., Чубинская К.М., Орехова К.Т. и др. 2015. Физико-химические условия водоемов Мордовского государственного заповедника // Труды МГПЗ им. П.Г. Смидовича. Вып. 13. С. 233.

Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification // IEEE transactions on automatic control. V. 19(6). P. 716. https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705

Andersen R.A., Berges J.A., Harrison P.J., Watanabe M.M. 2005. Recipes for freshwater and seawater media // Algal culturing techniques. Oxford; New York, USA: Elsevier Academic Press.

Annenkova N.V., Giner C.R., Logares R. 2020. Tracing the Origin of Planktonic Protists in an Ancient Lake // Microorganisms. V. 8. P. 543. https://doi.org/10.3390/microorganisms8040543

Boenigk J., Wodniok S., Bock C. et al. 2018. Geographic distance and mountain range’s structure freshwater protist communities on a European scale // Metabarcoding and Metagenomics. V. 2. e21519. https://doi.org/10.3897/mbmg.2.21519

Chodat R. 1922. Matériaux pour l’histoire des Algues de la Suisse // Bulletin de la Société Botanique de Genève. V. 13. P. 66.

Choi B., Son M., Kim J.I., Shin W. 2013. Taxonomy and phylogeny of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae, Cryptophyta) from Korea // Algae. V. 28. № 4. P. 307. https://doi.org/10.4490/algae.2013.28.4.307

Daugbjerg N., Norlin A., Lovejoy C. 2018. *Baffinella frigidus* gen. et sp. nov. (Baffinellaceae fam. nov., Cryptophyceae) from Baffin Bay: Morphology, pigment profile, phylogeny, and growth rate response to three abiotic factors // J. Phycol. V. 54. № 5. P. 665. https://doi.org/10.1111/jpy.12766

Gusev E.S. 2013. Silica-scaled chrysophytes from karst lakes in Central Russia // Nova Hedwigia. Beih. V. 142. P. 17.

Gusev E.S., Perminova O.S., Guseva E.E., Startseva N.A. 2019. The genus *Mallomonas* in small urban rivers in Nizhniy Novgorod (Russia) // Nova Hedwigia. Beih. V. 148. P. 77.

Gusev E., Podunay Y., Martynenko N. et al. 2020. Taxonomic studies of *Cryptomonas lundii* clade (Cryptophyta: Cryptophyceae) with description of a new species from Vietnam // Fottea, Olomouc. V. 20(2). P. 137. https://doi.org/10.5507/fot.2020.004

Gusev E., Karthick B., Martynenko N. et al. 2021. *Cryptomonas indica* sp. nov. (Cryptophyceae: Cryptomonadales), a new species described from the Western Ghats, India // Phytotaxa. V. 518. P. 261. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.518.4.3

Hill D.R.A. 1991a. *Chroomonas* and other blue-green cryptomonads // J. Phycol. V. 27. P. 133. https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00133.x

Hill D.R.A. 1991b. A revised circumscription of *Cryptomonas* (Cryptophyceae) based on examination of Aus-

tralian strain // Phycologia. V. 30. P. 170. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-30-2-170.1

Hill D.R.A., Wetherbee R. 1989. A reappraisal of the genus *Rhodomonas* (Cryptophyceae) // Phycologia. V. 28. P. 143. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-28-2-143.1

Hoef-Emden K. 2007. Revision of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae) II: Incongruences between classical morphospecies concept and molecular phylogeny in smaller pyrenoid-less cells // Phycologia. V. 46(4). P. 402. https://doi.org/10.2216/06-83.1

Hoef-Emden K., Melkonian M., 2003. Revision of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae): a combination of molecular phylogeny and morphology provides insights into a long-hidden dimorphism. Protist. V. 154(3–4), P. 371. https://doi.org/10.1078/143446103322454130

Hoef-Emden K., Archibald J.M. 2017. Cryptophyta (Cryptomonads) // Handbook of the Protists. Cham: Springer International Publishing. P. 851.

Katoh K., Toh H. 2010. Parallelization of the MAFFT multiple sequence alignment program // Bioinformatics. V. 26. P. 1899. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq224

Kulizin P.V., Gusev E.S., Vodeneeva E.L., Okhapkin A.G. 2021. Silica-scaled chrysophytes of some left-bank tributaries of the Cheboksary reservoir // Inland Water Biology. № 4. V. 14. P. 357. https://doi.org/10.31857/S0320965221030098

Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Molecular Biology and Evolution V. 35. P. 1547. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

Lane C.E., Archibald J.M. 2008. New marine members of the genus *Hemiselmis* (Cryptomonadales, Cryptophyceae) // J. Phycol. V. 44(2). P. 439. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00486.x

Laza-Martínez A. 2012. *Urgorri complanatus* gen. et sp. nov. (Cryptophyceae), a red-tide-forming species in brackish waters // J. Phycol. V. 48. P. 423. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01130.x

Lund J.W.G. 1942. Contributions to our knowledge of British algae VIII // J. Bot. V. 80. P. 57.

Martynenko N.A., Gusev E.S., Kulizin P.V. et al. 2020a. A new species of *Cryptomonas* (Cryptophyceae) from the Western Urals (Russia) // Eur. J. Taxon. V. 649. P. 1. https://doi.org/10.5852/ejt.2020.649

Martynenko N.A., Gusev E.S., Kapustin D.A. et al. 2020b. *Cryptomonas cattiensis* sp. nov. (Cryptophyceae: Cryptomonadales), a new species described from Vietnam // Phytotaxa. V. 454(2). P. 127. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.454.2.4

Martynenko N.A., Gusev E.S., Sterlyagova I.N., Kulikovskiy M.S. 2022. Revealing hidden diversity in the *Cryptomonas erosa* clade (Cryptophyceae), with the description of two new species from acidic habitats // Phycologia. (In press). https://doi.org/10.1080/00318884.2022.2025727

Ronquist F., Huelsenbeck J.P. 2003. 2001. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. V. 19. P. 1572. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180

Schwarz G. 1978. Estimating the dimension of a model // The annals of statistics. V. 6(2). P. 461. https://doi.org/10.1214/aos/1176344136

New Species of the Genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae) for the Flora of Russia

P. V. Kulizin[1, *], N. A. Martynenko[2], E. S. Gusev[2], D. A. Kapustin[2], E. L. Vodeneeva[1, 2], and M. S. Kulikovskiy[2]

[1]*Nizhny Novgorod Lobachevsky State University, Nizhny Novgorod, Russia*

[2]*Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[3]*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Nizhny Novgorod Branch, Nizhny Novgorod, Russia*

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

Three species *Cryptomonas loricata*, *C. gyropyrenoidosa*, and *C. lundii* that are new for the algoflora of Russia have been found. Their identification was made using light microscopy and molecular genetic methods. All species are illustrated with original photos. An overview of the current state of the systematics of the largest genus of cryptophytes *Cryptomonas* is given. The problems of identification of species of the genus are discussed, and necessity for an integrative approach for correct species identification is emphasized.

Keywords: cryptophytes *Cryptomonas lundii*, *Cryptomonas loricata*, *Cryptomonas gyropyrenoidosa*

EDN: CDPPLX
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 233–244

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

ДВА НОВЫХ ДЛЯ НАУКИ ВИДА ХРОМАДОРИД (Nematoda, Chromadorida) ИЗ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ВЬЕТНАМА

© 2022 г. Фан Ке Лонг[a], В. Г. Гагарин[b], *, Нгуен Динь Ты[c]

[a] *Вьетнамский национальный музей природы, Вьетнамская академия наук и технологий, Ханой, Вьетнам*
[b] *Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия*
[c] *Институт экологии и биологических ресурсов Вьетнамской Академии наук и технологий, Отдел нематологии, Ханой, Вьетнам*
**e-mail: gagarin@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 17.02.2021 г.
После доработки 24.11.2021 г.
Принята к публикации 12.01.2022 г.

Приведено иллюстрированное описание двух новых для науки видов нематод из водных объектов Вьетнама. *Dichromadora agilis* sp. n. обнаружена в пруду для выращивания креветок. Морфологически наиболее близка к *D. apapillata* Timm, 1961 и *D. weddellensis* Vermeeren, Vanreusel, Vanhoves, 2004, но отличается от обоих видов структурой пищевода, более длинными головными щетинками и формой рулька. Приведена таблица основных морфологических признаков валидных видов рода *Dichromadora*, самцы которых не имеют преклоакальных супплементов. *Chromadorina affinis* sp. n. обнаружена в устье р. Ван Ак. Вид близок к *Ch. macropunctata* (Wieser, 1954) и *Ch. cervix* (Wieser, 1951). От *Ch. macropunctata* отличается относительно более коротким хвостом у самцов, более короткими головными щетинками и наличием преклоакальнных супплементов, от *Ch. cervix* – относительно более толстым телом, более короткими головными щетинками и наличием глазков. Приведена таблица основных морфологических признаков самцов валидных видов рода *Chromadorina*.

Ключевые слова: Вьетнам, свободноживущие морские нематоды, *Dichromadora agilis* sp. n., *Chromadorina affinis* sp. n.

DOI: 10.31857/S0320965222030032

ВВЕДЕНИЕ

Фауна свободноживущих нематод пресных и солоноватых водоемов Вьетнама исследуется с 2002 г. (Fauna ..., 2007; Gusakov, Gagarin, 2017; Gagarin, 2018; Гагарин, 2021). Выявлено >250 видов нематод, из них более половины описаны как новые для науки.

Род *Dichromadora* Kreis, 1929 довольно богат видами, широко распространенными в морских и солоноватых водах (Gerlach, Riemann, 1973). Виды рода *Chromadorina* Filipjev, 1918 также обычны в морских и солоноватых водоемах, четыре вида встречаются и в пресных водоемах (Gerlach, Riemann, 1973).

Цель работы — описать два новых для науки вида: *Dichromadora agilis* sp. n. и *Chromadorina affinis* sp. n.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2016 г. в устье р. Ван Ак (прибрежье Южно-Китайского моря) и в искусственных водоемах для выращивания креветок исследовали фауну свободноживущих нематод. Пробы отбирали на глубине 0.3–0.7 м с помощью пластикового цилиндра диаметром 3.5 см и длиной 10 см, промывали через сачок из газа с диаметром ячеи 0.08 мм и фиксировали горячим (60–70°C) 4%-ным раствором формальдегида. Затем пробу помещали в емкость объемом 200 мл, добавляли раствор Ludox-TM50 (1 : 1) и центрифугировали пять раз по 3–5 мин. Нематод переводили в чистый глицерин по методу Зайнхорста (Seinhorst, 1959), монтировали в небольшой капле глицерина на предметных стеклах и опечатывали кольцом из парафина–воска. Для измерения и определения особей, а также для фотографирования и изготовления рисунков использовали световой микроскоп Nikon Eclipse 80i с дифференциально-интерференционным контрастом и цифровую камеру Nikon DS-Fil. Для анализа данных использовали программу NIS-Elements D3.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Описание видов

Отряд **Chromadorida** Chitwood, 1933

Семейство **Chromadoridae** Filipjev, 1917

Род ***Dichromadora*** Kreis, 1929

Диагноз (по: Huang & Zhang, 2010; Tchesunov, 2014). Кутикула гомогенная, орнаментирована, с боковыми полями в форме двух продольных рядов увеличенных точек. Лабиальные сенсиллы в форме папилл, четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок. Фовеи амфидов в форме поперечной щели или петли. Ротовая полость с крупным, неподвижным полым дорсальным зубом и двумя более мелкими субвентральными зубами. Фаринкс обычно не расширен в области ротовой полости или ассиметрично расширен дорсально. Базальный бульбус фаринкса хорошо развит. Преклоакальные супплементы имеются или отсутствуют.

Типовой вид *Dichromadora cephalata* (Steiner, 1916) Kreis, 1929 (=*Chromadora cephalata* Steiner 1916).

В настоящее время в род *Dichromadora* входят 32 валидных вида (Venekey et al., 2019). Самцы 20 видов не имеют преклоакальных супплементов. В водоемах Вьетнама обнаружено пять видов этого рода (*D. affinis* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2011, *D. apapillata* Timm, 1961, *D. arcospiculum* Timm, 1961, *D. rigida* Nguyen Vu Thanh, Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2016, *D. simplex* Timm, 1961 (Gagarin, 2018).

Dichromadora agilis sp. n. (рис. 1, 2).

Материал. Голотип: самец (инвентарный номер препарата HD 4.1.13); паратипы 5♂♂, 2♀♀. Препарат голотипа хранится в коллекции Музея природы Вьетнамской академии наук и технологий (Ханой, Вьетнам), препараты паратипов – в коллекции нематод Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Северный Вьетнам, провинция Куангнинь (Quang Ninh), искусственный пруд для выращивания креветок. Координаты: 21°16′15″ с.ш., 107°23′65″ в.д. Глубина 0.5 м, грунт – заиленная дерновина. Соленость 16.8‰.

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

Самцы. Стройные черви среднего размера. Кутикула кольчатая. Толщина кутикулы в среднем отделе тела 1.0–1.5 мкм. Латеральные поля состоят из двух продольных рядов довольно крупных точек, начинаются на уровне переднего отдела фаринкса и тянутся вдоль тела до середины хвоста. Ширина полей 4–5 мкм. Шейные щетинки не обнаружены. Соматические щетинки редкие и короткие. Передний конец тела сужен. Область губ не обособлена от остального тела. Внутренние и внешние губные сенсиллы в форме мелких едва заметных папилл. Четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок длиной 7–8 мкм. Фовеи амфидов в форме поперечной щели и расположены на уровне переднего отдела фарингостомы. Хейлостома с продольными кутикулярными ребрами. Фарингостома в форме воронки и вооружена сравнительно крупным, полым дорсальным зубом и двумя мелкими субвентральными зубами. Фаринкс мускулистый, с хорошо развитым базальным бульбусом, внутренняя полость которого разделена плазматической перегородкой на два отдела, причем задний отдел более крупный, чем передний. Кардий маленький.

Семенник один, прямой, расположен справа от средней кишки. Спикулы стройные, изогнуты вентрально. Длина спикул в 1.3–1.4 раза превышает диаметр тела в области клоаки. Рулек в форме удлиненного желоба, причем, в дистальной его части вентрально расположен треугольный заостренный выступ. Длина рулька 20–23 мкм. Преклоакальные супплементы не обнаружены. Хвост удлиненно-конический, постепенно сужается. Каудальные железы хорошо развиты. Спиннерета удлиненно-коническая, “клювовидная”, длиной 8–9 мкм.

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Кутикула кольчатая, гомогенная. Боковые поля в форме двух продольных рядов крупных точек. Внутренние и внешние губные сенсиллы в форме папилл. Четыре головные сенсиллы в форме щетинок длиной 8 мкм. Фовеи амфидов в форме поперечной изогнутой щели, расположенной на уровне переднего отдела фарингостомы. Хейлостома с кутикулярными ребрами. Фарингостома в форме воронки, вооружена крупным полым дорсальным зубом и двумя мелкими субвентральными зубами. Фаринкс мускулистый, с хорошо развитым базальным бульбусом. Внутренняя полость бульбуса разделена плазматическими перегородками на два отдела. Задний отдел более крупный, чем передний.

Яичники парные, загнутые, сравнительно короткие. Вульва слегка преэкваториальная, в форме поперечной щели. Ее губы не склеротизированы и не выступают за контуры тела. Передний яичник расположен справа от средней кишки, задний – слева. Вагина короткая, с толстыми стенками. Обе матки заполнены многочисленными сперматозоидами. Хвост удлиненно-конический. Три каудальные железы хорошо развиты. Спиннерета удлиненно-коническая, длиной 8 мкм.

Дифференциальный диагноз. *Dichromadora agilis* sp. n. относится к группе видов рода, самцы которых не имеют преклоакальных

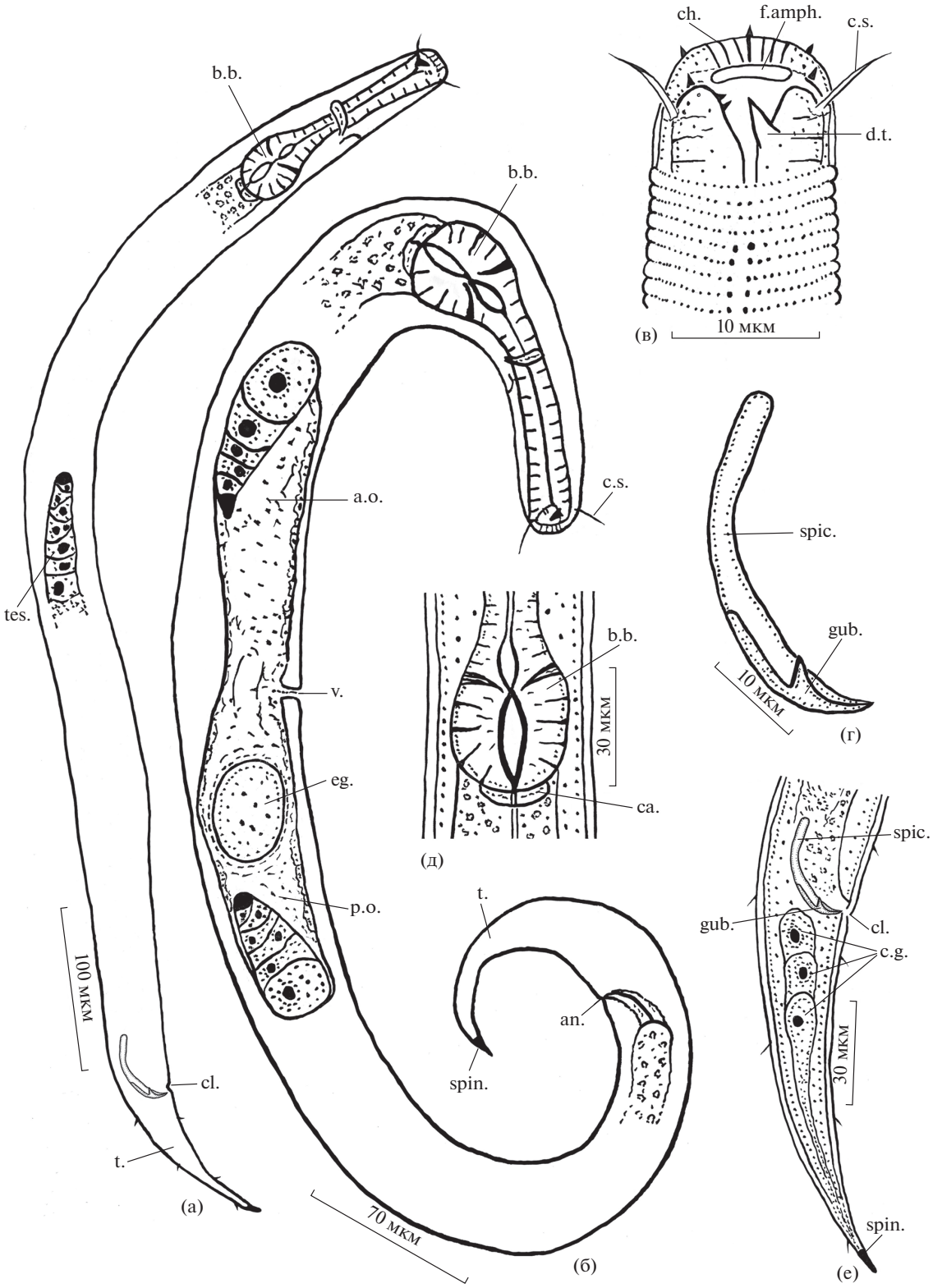

Рис. 1. Детали строения голотипа самца (а, в, г, д, е) и паратипа самки (б) *Dichromadora agilis* sp. n.: а, б – общий вид; в – передний конец тела; г – спикула и рулек; д – тело в области базального бульбуса фаринкса; е – задний конец тела. an. – анус; a.o. – передний яичник; b.b. – бульбус фаринкса; ca. – кардий; c.g. – каудальные железы; ch. – хейлостома; cl. – клоака; c.s. – головные щетинки; d.t. – дорсальный зуб; eg. – яйцо; f.amph. – фовея амфид; gub. – рулек; p.o. – задний яичник; spic. – спикула; spin. – спиннерета; t. – хвост, tes. – семенник; v. – вульва.

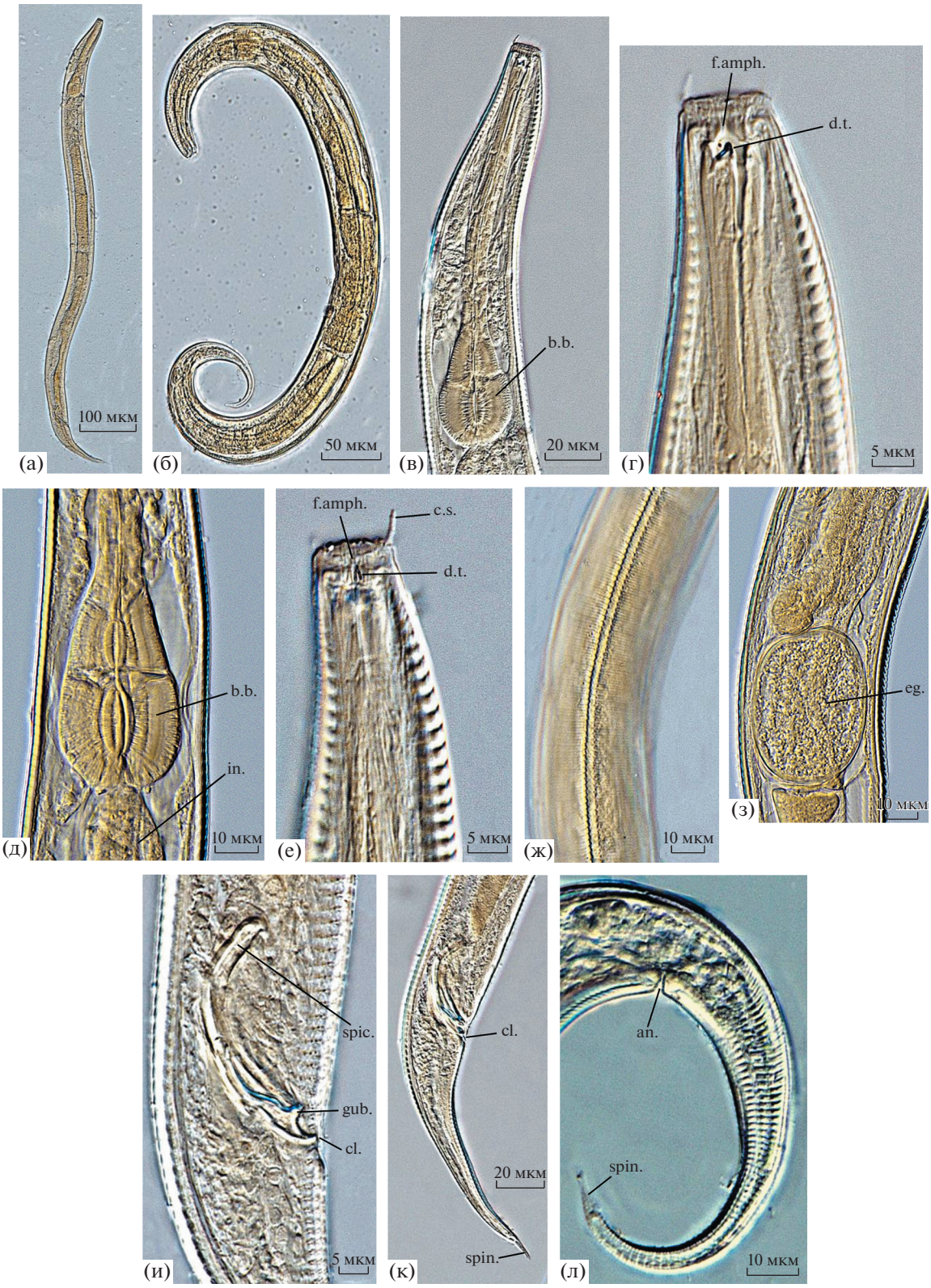

Рис. 2. Микрофотографии голотипа самца (а, в, г, д, ж, и, к) и паратипа самки (б, е, з, л) *Dichromadora agilis* sp.n. а, б – общий вид; в – передний конец тела; г, е – голова; д – тело в области базального бульбуса пищевода; ж – строение кутикулы в среднем отделе тела; з – тело в области вульвы; и – тело в области клоаки; к, л – задний конец тела. in. – средняя кишка, остальные обозначения, как на рис. 1.

Таблица 1. Морфометрическая характеристика *Dichromadora agilis* sp. n.

Признак	Голотип 1♂	Паратипы			
		5♂♂		2♀♀	
		диапазон	среднее	♀	♀
L, мкм	808	694–807	759	829	792
a	19	17–20	18	16	17
b	5.9	5.8–6.1	5.9	6.6	6.6
c	7.9	7.1–7.9	7.4	6.8	6.8
c'	3.8	3.8–4.4	4.0	4.8	4.4
V, %	–	–	–	47.2	46.8
Ширина, мкм:					
области губ	12	12–14	13	12	12
тела в его среднем отделе	43	39–43	41	51	48
тела в области клоаки или ануса	27	24–27	26	26	27
Длина, мкм:					
фарингеального бульбуса	42	36–43	39	45	43
головных щетинок	7	7–8	7	8	8
фаринкса	136	119–139	129	126	120
спикул (по дуге)	37	37–39	38	–	–
рулька	22	20–23	21	–	–
хвоста	102	97–105	102	122	120
Расстояние, мкм:					
от конца фаринкса до вульвы	–	–	–	265	251
от конца фаринкса до клоаки	570	478–568	528	–	–
от вульвы до ануса	–	–	–	316	301

Примечание. Здесь и в табл. 2–4: *a* – отношение длины тела к его максимальной 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, *L* – длина тела, *V* – отношение расстояния от переднего конца тела до вульвы к длине тела; "–" – отсутствие данного признака.

супплементов (табл. 2). По длине тела и длине спикул *D. agilis* sp. n. близка к *D. apapillata* и *D. weddellensis*. От первого вида отличается структурой базального бульбуса фаринкса (внутренняя полость бульбуса фаринкса разделена на два отдела, у *D. apapillata* она единая, цельная), сравнительно коротким фаринксом (*b* = 5.8–6.6 против *b* = 5.4–5.5 у *D. apapillata*), более длинными головными щетинками (их длина 7–8 мкм или 53–57% ширины области губ, у *D. apapillata* 6 мкм или 50% соответственно) и более длинным и иной формы рульком (его длина 20–25 мкм и имеет заостренный вентральный выступ на дистальном конце, у *D. apapillata* длина рулька 16 мкм и он лишен заостренного треугольного выступа на дистальном конце (Timm, 1961)). От второго вида, *D. weddellensis,* новый вид отличается структурой базального бульбуса фаринкса (он разделен на два отдела, у *D. weddellensis* он единый, цельный), более толстым телом (*a* = 16–20 против *a* = 20–31 у *D. weddellensis*), более длинными головными щетинками (их длина 7–8 мкм, 53–57% ширины области губ против 6 мкм длины и 36–38% ширины области губ) и иной структурой рулька (на дистальном конце рулька имеется заостренный вентральный выступ, отсутствующий на рульке у самцов *D. weddellensis* (Vermeeren et al., 2004).

Этимология. Видовое название нового вида означает "подвижный, проворный".

Род ***Chromadorina*** Filipjev, 1918.

Диагноз (по: Tchesunov, 2014). Кутикула гомогенная с поперечными рядами точек, но без их латеральной дифференцировки. Фовеи амфидов, когда они видимы, в форме поперечной овальной щели. Фарингостома с тремя плотными зубами примерно равного размера. Глазки могут присутствовать. У большинства видов имеются преклоакальные кубковидные супплементы. Хвост удлиненно-конический с железами и хорошо развитой спиннеретой.

Типовой вид *Chromadorina obtusa* Filipjev, 1918.

Таблица 2. Морфометрическая характеристика валидных видов рода *Dichromadora*, самцы которых не имеют супплементов (по: Vermeeren et al., 2004, с добавлением)

Вид	*L*, мкм	*a*	*b*	*c*	*V*, %	Ширина области губ, мкм	Длина, мкм		
							головные щетинки	спикула	рулек
D. abnormis Gerlach, 1953	761–1103	24–34	5.4–6.1	7.0–7.5	45–47	22–23	15–18	24	–
D. affinis Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2011	580–874	20–33	5.3–7.1	5.7–9.3	45–51	11–13	4.0–5.0	24–26	13–16
D. amphidiscoides Kito, 1981	398–612	18–31	6.1–7.5	4.5–5.3	–	5–7	–	–	–
D. antarctica (Cobb, 1914)	420–680	23–36	5.4–7.0	3.5–5.2	45–58	6–8	4	14	–
D. apapillata Timm, 1961	729–820	15–17	5.4–5.5	5.5–7.2	48	12	6	38	16
D. arcospiculum Timm, 1961	540–578	18–30	5.2–6.1	6.0–7.1	47–49	8–10	1.1–2.0	23–28	15–18
D. gathuai Muthumbi, Vincx, 1998	509–817	26–33	5.5–7.5	5.3–7.8	43–47	8–10	–	–	–
D. geophila (de Man, 1876)	583–958	13–24	5.7–8.0	5.6–12.0	44–47	13–14	5	28–34	16–18
D. gracilis (Kreis, 1929)	1108–1218	30–33	8.3–8.4	7.3–10.9	45–49	–	11–12	37–41	19–21
D. islandica Kreis, 1963	764–989	18–22	6.3–7.2	6.5–7.6	47–49	–	–	–	–
D. longicaudata Muthumbi, Vincx, 1998	425–590	30–45	6.7–8.6	2.5–4.0	39–43	5	2–3	18.4	7
D. multisetosa Huang, Zhang, 2010	470–535	17–21	5.0–6.0	5.8–7.1	49–51	14–17	7–14	34–38	10–13
D. parasimplex Dashchenko, 2002	838–1043	18–21	5.4–6.7	6.7–8.4	48–50	13–15	6–7	41–46	17–18
D. polarsternis Vermeeren, Vanreusel, Vanhove, 2004	964–1183	21–30	6.3–7.4	6.7–9.4	47–56	12	7	28	–
D. punctata Schuurmans, Stekhoven, 1950	904	23	7.0	7.5	–	20	3	20–24	10
D. simplex Timm, 1961	480–543	15–20	5–6	6.5–7.8	48–49	10–12	3	20–25	12–13
D. strandi Allgen, 1940	1700–1875	31	8.1–8.3	10.3–10.4	–	–	–	–	–
D. tobaensis Schneider, 1937	337–700	16–28	4.6–6.5	6.5–9.0	46–47	–	–	–	–
D. weddellensis Vermeeren, Vanreusel, Vanhove, 2004	687–951	24–31	6.3–8.0	7.6–8.7	47–57	11	6	37	21
D. agilis sp. n.	694–829	16–20	5.8–6.6	6.8–7.9	47	12–14	7.8	37–39	20–23

Примечание. “–” – отсутствие данных по этому признаку.

В настоящее время в состав рода *Chromadorina* входят 27 валидных видов (Venekey, Gheller et al., 2019). Большинство их обитает в море, но четыре вида (*Ch. astacicola*, *Ch. bercziki*, *Ch. bioculata* и *Ch. viridis*) в пресной воде и три вида (*Ch. erythrophthalma*, *Ch. germanica* и *Ch. laeta*) и в пресной, и в соленой воде.

Chromadorina affinis sp. n. (рис. 3, 4).

Материал. Голотип: самец (инвентарный номер препарата HT 1.2.5); паратипы 15♂♂, 12♀♀. Препараты голотипа и шести паратипов (4♂♂, 2♀♀) хранятся в коллекции Музея природы Вьетнамской академии наук и технологий (Ханой, Вьетнам), препараты остальных паратипов – в коллекции нематод Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Северный Вьетнам, провинция Куангнинь (Quang Ninh), устье р. Ван Ак (Van Ac River). Координаты: 21°16′20″ с.ш., 107°25′88″ в.д. Глубина 1.0–1.5 м, грунт – заиленный песок, мангровые заросли. Соленость воды 18.2‰.

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

Самцы. Мелкие, сравнительно стройные черви. Кутикула кольчатая, гомогенная, без латеральных полей. Соматические щетинки редкие и короткие. Губная область не обособлена от остального тела. Шесть внутренних и шесть внешних губных сенсилл в форме мелких папилл. Четыре головные сенсиллы в форме щетинок длиной 2.0–3.0 мкм. Пигментные пятна (глазки) имеются, расположены на расстоянии 15–18 мкм

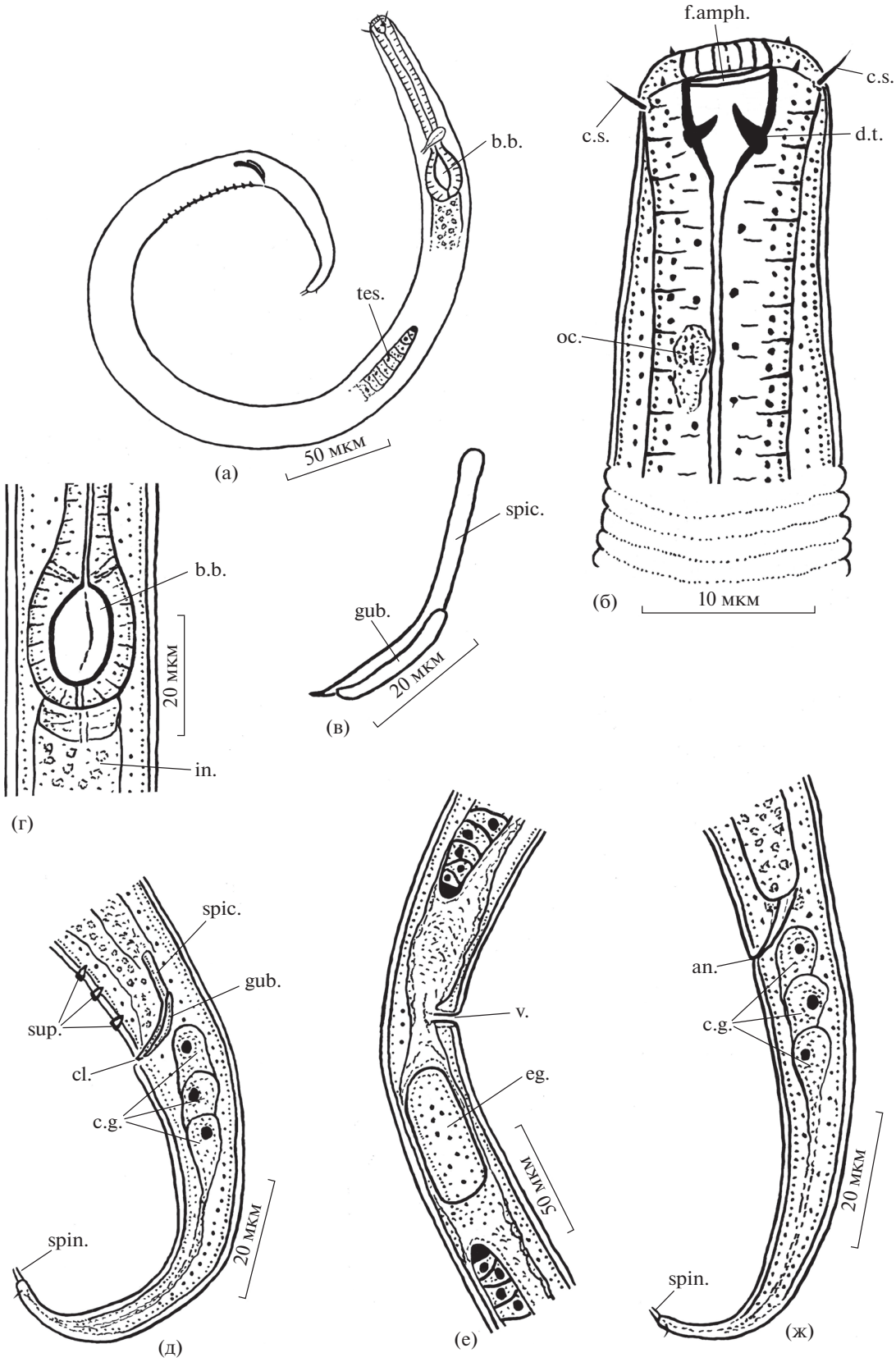

Рис. 3. Детали строения голотипа самца (а–д) и паратипа самки (е, ж) *Chromadorina affinis* sp. n.: а – общий вид; б – передний конец тела; в – спикула и рулек; г – тело в области базального бульбуса фаринкса; д, ж – задний конец тела; е – тело в области вульвы. in. – средняя кишка, oc. – глазок, sup. – супплемент. Остальные обозначения, как на рис. 1.

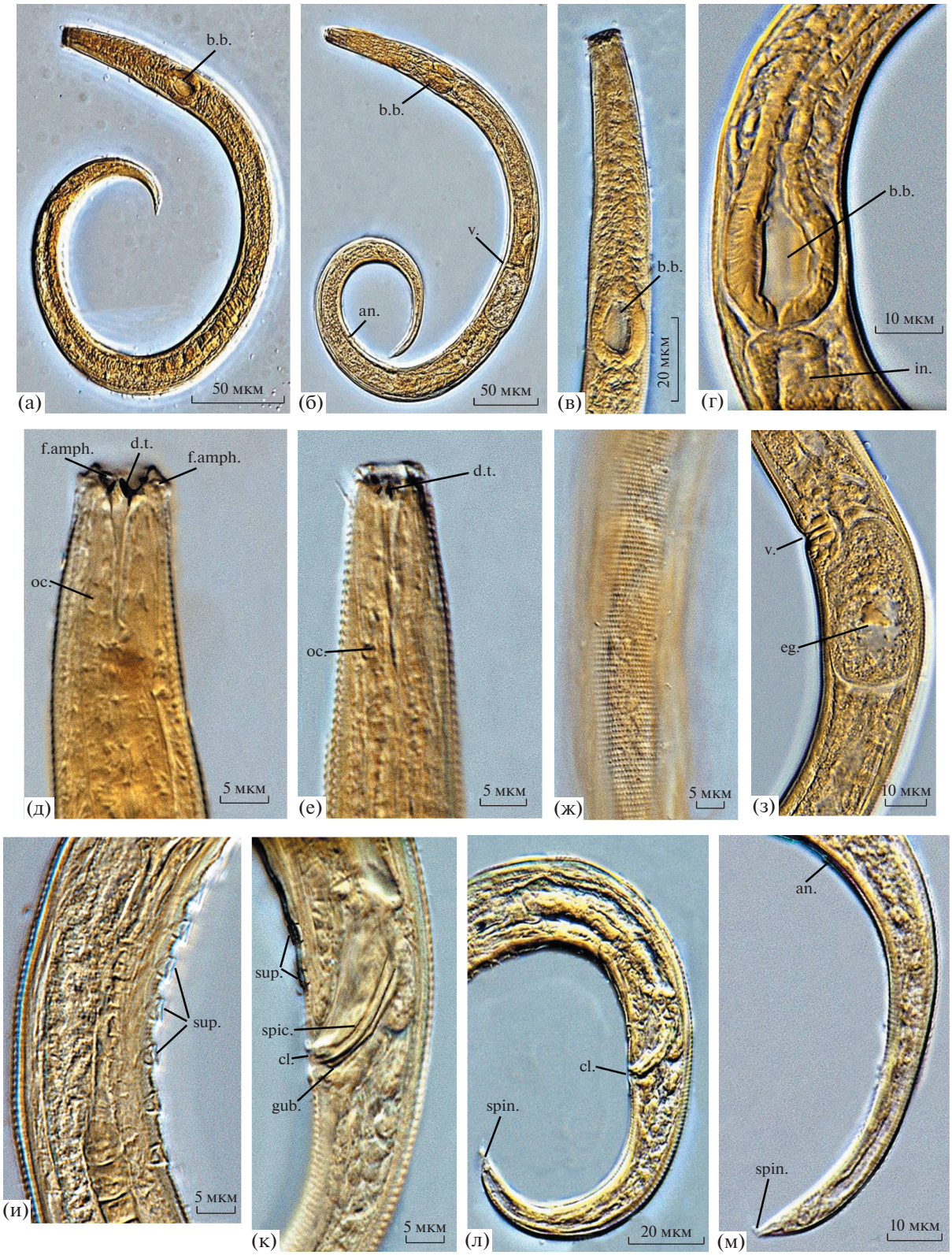

Рис. 4. Микрофотографии голотипа самца (а, в, г, д, ж, и, к, л) и паратипа самки (б, е, з, м) *Chromadorina affinis* sp. n.; а, б – общий вид; в – передний конец тела; г – тело в области базального бульбуса фаринкса; д, е – головной конец; ж – строение кутикулы в среднем отделе тела; з – тело в области вульвы; и – тело в области супплементов; к – тело в области клоаки; л, м – задний конец тела. Буквенные обозначения как на рис. 1 и рис. 3.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика *Chromadorina affinis* sp. n.

Признак	Голотип	Паратипы	
	1♂	15♂♂	12♀♀
L, мкм	474	481± 34 (410–545)	489 ± 18 (462–526)
a	24	22 ± 2 (18–28)	19 ± 1 (18–22)
b	5.6	5.8 ± 0.4 (5.1–6.4)	5.9 ± 0.2 (5.5–6.2)
c	7.5	7.7 ± 0.5 (7.0–8.6)	6.8 ± 0.5 (6.2–7.2)
c'	4.1	3.9 ± 0.3 (3.4–4.4)	5.3 ± 0.4 (4.8–5.9)
V, %	–	–	48.1 ± 1.1 (46.2–50.8)
Ширина, мкм:			
области губ	9	10 ± 0.1 (9–10)	10 ± 1 (9–11)
тела в его среднем отделе	20	22 ± 2 (20–26)	25 ± 1 (24–27)
тела в области ануса или клоаки	15	16 ± 1 (14–17)	15 ± 1 (14–16)
Длина, мкм:			
базального бульбуса	26	24 ± 1 (22–26)	22 ± 2 (20–26)
головных щетинок	3.0	2.5 ± 0.1 (2.0–3.0)	2.5 ± 0.1 (2.0–3.0)
фаринкса	85	83 ± 3 (78–90)	83 ± 2 (80–88)
спикул (по дуге)	24	24 ± 1 (22–26)	–
рулька	11	12 ± 1 (10–13)	–
хвоста	63	63 ± 3 (56–68)	74 ± 4 (66–80)
Расстояние, мкм:			
от конца фаринкса до вульвы	–	–	152 ± 12 (136–179)
от конца фаринкса до клоаки	326	335 ± 31 (272–390)	–
от вульвы до ануса	–	–	178 ± 10 (156–189)
Число супплементов	13	13 ± 1 (12–15)	–

Примечание. Перед скобками – среднее значение признака и его ошибка, в скобках – min–max.

от переднего конца тела. Фовеи амфидов в форме поперечной овальной щели, расположены на уровне верхнего отдела фарингостомы; едва видны на препаратах. Хейлостома с кутикулярными ребрами. Фарингостома в форме воронки со сравнительно тонкими кутикулярными стенками, вооружена тремя плотными зубами, причем дорсальный зуб слегка крупнее обоих субвентральных зубов. Фаринкс мускулистый; его базальный бульбус хорошо развит, длиной 22–26 мкм (28–30% длины фаринкса). Внутренняя полость бульбуса обширная, с сильно кутикулярными стенками.

Семенник один, прямой и расположен справа от средней кишки. Спикулы стройные, изогнутые, длиной 22–26 мкм. Рулек в форме удлиненной пластинки и в ~2 раза короче спикул. Перед клоакой расположено 12–15 кубковидных супплементов. Хвост удлиненно-конический. Три каудальные железы. Спиннерета удлиненно-коническая, длиной 5 мкм.

С а м к и. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела, как у самцов. Кутикула кольчатая, гомогенная, без латеральной дифференцировки. Внутренние и внешние губные сенсиллы в форме папилл. Четыре головные сенсиллы в форме щетинок длиной 2.0–3.0 мкм. Глазки имеются, расположены на расстоянии 14–17 мкм от переднего конца тела. Фовеи амфидов в форме поперечной овальной щели расположены на уровне верхнего отдела фарингостомы. Хейлостома с кутикулярными ребрами. Фарингостома в форме воронки и вооружена тремя плотными зубами, дорсальный зуб слегка крупнее субвентральных. Фаринкс стройный, мускулистый. Его базальный бульбус хорошо развит, длиной 22–27 мкм (28–30% длины фаринкса). Внутренняя полость бульбуса обширная. Длина ректума равна или немного больше диаметра тела в области ануса.

Яичники парные, загнутые, сравнительно короткие. Передний яичник расположен справа от средней кишки, задний – слева. Вульва в форме поперечной щели. Ее губы не склеротизированы. Вагина с толстыми стенками. Матки обширные. В матках найдены созревшие яйца размером 43–48 × 22–24 мкм. Хвост удлиненно-конический,

Таблица 4. Основные морфометрические признаки самцов валидных видов рода *Chromadorina*

Вид	*L*, мкм	*a*	*b*	*c*	*c'*	Диаметр области губ, мкм	Длина головных щетинок, мкм	Длина спикул, мкм	Длина рулька, мкм	Число преклоакальных супплементов
Ch. amata (Allgen, 1933)	1050	35	8.1	8.1	–	–	–	–	–	11
Ch. astacicola (Schneider, 1932)	1000	30	8.7	9.6		12–13	7.0	29–30	22	0
Ch. bergensis (Allgen, 1932)	747	28	6.4	8.3	–	–	–	–	–	8
Ch. berczjki Andrássy, 1962	700–840	24–32	6.7–7.8	8.0–9.0	4.2–4.6	15	5.0–6.0	34–38	22–24	11–12
Ch. bioculata (Schultze in Carus, 1857)	560–830	17–23	6.4–8.5	6.0–7.8	4.4–5.0	–	7.5–8.5	21–28	16–18	0
Ch. cervix (Wieser, 1951)	520–560	32–35	6.0–6.4	7.5–8.4	4.0	27–32	4.5	23	–	7
Ch. demani Inglis, 1962	630–700	21–22	5.8–6.3	7.3–7.5	3.1–3.4	29–33	6.0	28–34	25–28	3
Ch. epidemos Hopper, Meyer, 1967	610–780	26–37	5.5–6.6	5.3–6.0	6.7–8.7	8.0–9.0	5.0–6.0	26–30	14–15	0
Ch. erythrophthalma (Schneider, 1906)	810–1000	23	5.4	8.5	3.5	15.0	7.5	36	22	15
Ch. germanica (Butschli, 1874)	780–1000	21–25	6.4–7.6	7.0–9.4	3.5–4.0	11–15	5.5–8.0	26–27	16–21	17–18
Ch. granulopigmentata (Wieser, 1951)	560–650	23–24	5.6–5.8	6.4–6.5	4.5	10	6.5	–	–	0
Ch. hiromii Kito, Nakamura, 2001	633–670	33–35	6.1–6.4	8.9–9.2	4.0–4.4	9.9–10.5	5.1–5.9	22–25	11–15	5–6
Ch. incurvata Wieser, 1951	920	34	7.6	7.3	5.7	14.5	5.0	29	–	0
Ch. inversa Wieser, 1955	330	22	4.3	4.9	7.0	7.5	3.5	11	–	0
Ch. longisetosa (de Coninck, Sch. Stekhoven, 1950)	1720	47	9.3	6.5	17	25	8.8	29	15	9
Ch. longispiculum Paster de Ward, 1985	1050–1680	18–24	6.5–9.3	8.4–10.2	3.0	30	12	45	30	17–22
Ch. macropunctata (Wieser, 1954)	440–500	17–21	5.2–5.4	4.1–6.6	4.0–5.0	7.5	8.0	20–22	10–11	0
Ch. majae Wieser, 1968	2040–2100	50–53	11.0–11.4	12.0–13.2	3.5–4.0	14.0–15.5	5.0–6.5	41–44	–	0
Ch. metulata Aissa, Vitiello, 1977	897–1076	28–42	6.8–8.4	10.0–13.0	3.2–4.7	–	5.0–7.0	20–22	–	4
Ch. micoletzkii Inglis, 1962	570–660	21–25	4.6–5.3	7.4–7.6	–	–	–	–	–	3
Ch. nuda Wieser, 1954	710	28	7.4	7.7	5.0	10	–	19	8.5	2
Ch. obtusa Filipjev, 1918	675	19	5.6	7.0	3.2	14	6.0	32	30	2
Ch. paradoxa Timm, 1961	1300	37	9.1	8.4	6.7	–	6.5	26	15	3
Ch. rognoeensis (Allgen, 1932)	785	29	6.3	8.7	–	–	–	–	–	0
Ch. salina Belogurov, 1978	950–1050	24–25	5.9–6.5	9.7–11.6	3.0	14–15	5–8	43–57	24–30	14–15
Ch. supralitoralis Lonrezen, 1969	590–605	24–25	6.0–6.4	6.0–8.1	3.5–3.8	10	5–6	22	–	0
Ch. viridis (Linstow, 1876)	600–900	19–24	5.6–7.0	6.0–6.9	3.0–4.0	8.0–9.0	5.0–7.0	35–38	17–20	14–16
Ch. affinis sp. n.	410–545	18–28	5.1–6.4	7.0–8.6	3.4–4.4	8–10	2.0–3.0	22–26	10–13	12–15

Примечание. “–” – отсутствие данных по этому признаку.

постепенно сужается. Спиннерета удлиненно-коническая, длиной 5–7 мкм.

Дифференциальный диагноз. По количеству преклоакальных супплементов новый вид близок к *Ch. bercziki* Andrássy, 1962, *Ch. erythrophthalma*, *Ch. salina* и *Ch. viridis* (табл. 4). От первого вида он отличается меньшей длиной тела (♂♂ L = 410–545 мкм против ♂♂ L = 700–840 мкм у *Ch. bercziki*), наличием глазков (у *Ch. bercziki* они отсутствуют), более короткими головными щетинками (их длина 2.0–3.0 мкм против 5.0–6.0 мкм у *Ch. bercziki*), более короткими спикулами и рульком (их длина соответственно равна 22–26 и 10–13 мкм против 34–38 и 22–24 мкм у *Ch. bercziki*) и отсутствием отростка у спикул (у *Ch. bercziki* спикулы имеют сравнительно длинный шиповидный отросток) (Andrássy, 1962). От *Ch. erythrophthalma* новый вид отличается меньшей длиной тела (♂♂ L = 410–545 мкм против ♂♂ L = 810–1000 мкм у *Ch. erythrophthalma*), более короткими головными щетинками (их длина 2.0–3.0 мкм, 28–30% диаметра области губ против 7.5 мкм, 50% диаметра области губ у *Ch. erythrophthalma*), более короткими спикулами и рульком (их длина соответственно 22–26 и 10–13 мкм против 36 и 22 мкм у *Ch. erythrophthalma* (Schneider, 1906)). От *Ch. salina* новый вид отличается более коротким телом (♂♂ L = 410–545 мкм против ♂♂ L = 950–1050 мкм у *Ch. salina*), относительно более длинным и стройным хвостом (c = = 7.0–8.6, c' = 3.4–4.4 против c = = 9.7–11.6, c' = 3.0 у *Ch. salina*), более короткими головными щетинками (их длина 2–3 против 5–8 мкм у *Ch. salina*) и более короткими спикулами и рульком (их длина соответственно равна 22–26 и 10–13 мкм против 43–57 и 24–30 мкм у *Ch. salina* (Белогуров, 1978). От *Ch. viridis* новый вид отличается меньшими размерами тела (♂♂ L = 410–545 мкм против ♂♂ L = 600–900 мкм у *Ch. viridis*), более короткими головными щетинками (их длина 2–3 мкм, 28–30% диаметра области губ против 5–7 мкм, 65–80% диаметра области губ у *Ch. viridis*), более короткими спикулами и рульком (их длина соответственно равна 22–26 и 10–13 мкм против 35–38 и 17–20 мкм у *Ch. viridis*) и наличием глазков (у *Ch. viridis* они отсутствуют (Andrássy, 1984)). По размерам тела и размерам спикул *Ch. affinis* sp. n. близок к *Ch. macropunctata* (Wieser, 1954) и *Ch. cervix* (Wieser, 1951). От первого вида он отличается относительно коротким хвостом у самцов (♂ c = = 7.0–8.6 против c = 4.1–6.6 у *Ch. macropunctata*), более короткими головными щетинками (их длина 2.0–3.0 мкм, 25–33% диаметра области губ против 8.0 мкм или 110% ширины области губ у *Ch. macropunctata*) и наличием кубковидных супплементов у самцов (их 12–15 штук, у *Ch. macropunctata* они отсутствуют (Wieser, 1954)). От *Ch. cervix* новый вид отличается более толстым телом (a = 18–28 против a = 32–35 у *Ch. cervix*), более короткими головными щетинками (их длина 2.0–3.0 мкм, 25–33% ширины области губ против 4.5 мкм или 60–70% ширины области губ у *Ch. cervix*) и наличием глазков (у *Ch. cervix* они отсутствуют (Wieser, 1951).

Морфологические замечания. Длина тела видов рода *Chromadorina* колеблется от 330 до 1720 мкм. Самый крупный из них *Ch. majae* (длина самцов 2040–2100), самый мелкий *Ch. inversa* (330 мкм) (табл. 4). Большинство видов имеют глазки. Длина головных щетинок достигает 18–80% диаметра области губ. Длина спикул колеблется от 11 до 57 мкм (1.0–1.5 диаметра тела в области клоаки). У большинства видов самцы имеют преклоакальные супплементы (табл. 4), лишь у четырех видов они отсутствуют.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод РАН) за сделанные микрофотографии новых видов нематод.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания РАН № 118012690105–0 и при частичной финансовой поддержке Вьетнамского национального фонда развития науки и техники (NAFOSTED), грант FWO.106–№№2015.04.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белогуров О.И. 1978. Изучение свободноживущих нематод литорали острова Щикотан // Животный и растительный мир шельфовой зоны Курильских островов. Владивосток: Дальневосточный научный центр. С. 139.

Andrássy I. 1962. Nematoden aus dem Psammon des Adige-Flusses II // Memorie del Museo Civica de Storia Naturale di Verona. V. 10. S. 1.

Andrássy I. 1984. Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Araeolaimida, Chromadorida, Desmoscolecida, Rhabditida). Berlin: Akademie-Verlag.

Fauna of Vietnam. Dong Vat Chi Viet Nam. 2007. V. 22. Hanoi: Science and Technics Publishing House. (In Vietnamese).

Gagarin V.G. 2018. An annotated checklist of the free-living nematodes from mangrove thickets of Vietnam // Zootaxa. № 4403(2). P. 261.

Gagarin V.G. 2021. Two New Species of Free-living Nematodes (Nematodes, Monhysterida) from the Cam River, Vietnam // Inland Water Biology. V. 14. № 1. https://doi.org/10.31857/S0320965221010022

Gerlach S.A., Rieman F. 1973. The Bremerhaven checklist of aquatic Nematodes. A Catalogue of Nematoda Adenophorea excluding the Dorylaimida // Veröffenntlichungen Instituts fur Meeresforschung in Bremerhaven. Suppl. 4. P. 1–404.

Gusakov V.A., Gagarin V.G. 2017. An annotated checklist of the main represantives of meiobentos from inland water

bodies of Central and Southern Vietnam. I. Rounworms (Nematoda) // Zootaxa. № 3. V. 1. P. 1.

Huang Y., Zhang Z.H. 2010. Three new species of Dichromadora (Nematoda: Chromadorida: Chromadoridae) from Ho Yellow Sea, China // J. Natural History. V. 44. № 9–10. P. 545.

Schneider G. 1906. Beitrag zur Kenntnis der im user-schlamm des Finischen Meerbussens freilebenden Nematoden // Acta Societalis pro Fauna et Flora Fennica. T. 27. № 7. S. 1.

Seinhorst J.V. 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // Nematologica. V. 4. P. 67.

Tchesunov A.V. 2014. Order Chromadorina Chitwood, 1933 // Handbook of Zoology. V. 2. (Nematoda). P. 373.

Timm R.W. 1961. The marine nematodes of the Bay of Bengal // Proceedings of the Pakistan Academy of Sciences. V. 1. № 1. P. 1.

Venekey V., Gheller P.F., Kondratavicius N. et al. 2019. The state of the art of Chromadoridae (Nematoda, Chromadorida): a historical review, diagnoses and comments about valid and dubious genera and a list of valid species // Zootaxa. V. 4578. № 1. P. 1.

Vermeeren H., Vanreusel A., Vanhove S. 2004. Species distribution within the free-living marine nematode genus *Dichromadora* in the Weddell Sea and adjacent areas // Deep-Sea Research. Part II. V. 51. P. 1643.

Wieser W. 1951. Untersuchungen ueber die algenbewohnende Microfauna mariner Haryboden, I. Zur Oecologie ubd Systematik der Nematodenfauna von Plymouth // Oesterreichische zoologische Zeitschrift. Bd 3. № 3–4. S. 425.

Wieser W. 1954. Free-living marine nematodes. II. Chromadoroidea // Acta Universitets Lund (N. F. 2). V. 50. № 16. P. 1.

Describen of Two New Species of Chromadorids (Nematoda, Chromadorida) from Water Bodies of Vietnam

Phan Ke Long[1], V. G. Gagarin[2, *], and Nguyen Dinh Tu[3]

[1]*Vietnamese National Museum, Vietnamese Academy of Sciences Technology, Hanoi, Vietnam*

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

[3]*Institute of Ecology and Biological Research, Vietnamese Academy of Science and Technology, Hanoi, Vietnam*

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

An illustrated description of two new species of free-living marine nematodes from water bodies of Vietnam is given. *Dichromadora agilis* sp. n., found in an artificial reservoir for shrimp cultivation. *D. agilis* sp. n. morphology is close to *D. apapillata* Timm, 1961 and *D. weddellensis* Vermeeren, Vanreusel, Vanhoves, 2004. It differs from both species by the basal bulb structure of pharynx, longer cephalic setae and gubernaculum structure. The table of chief morphological characters of valid species of the genus *Dichromadora,* males at which have no supplements is given. *Chromadorina affinis* sp. n. found in small river estuary of Vietnam. *Ch. affinis* sp. n. is closed to *Ch. macropunctata* (Wieser 1951) and *Ch. cervix* (Wieser, 1951). From the former species it differs by the shorter tail, shorter cephalic setae and presence of precloacal supplements. From *Ch. cervix* it differs by the comparatively shiner body, shorter cephalic setae and presence of ocelli. Table of chief morphological characters of males of the valid species of the genus *Chromadorina* is given.

Keywords: Vietnam, free-living marine nematodes, new species, *Dichromadora agilis* sp. n., *Chromadorina affinis* sp. n.

EDN: QPHNQV
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 245–246

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597-14

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ФОРМЫ И ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА САГИТТАЛЬНЫХ ОТОЛИТОВ У ПОПУЛЯЦИЙ *Channa punctatus* (Channidae) р. ГАНГ (ИНДИЯ)[1]

© 2022 г. М. Сингх[a], А. Кашьяп[a, b], Дж. А. Ансари[c], М. Сераджуддин[a, *]

[a]*Университет Лакхнау, Научно-исследовательская лаборатория биологии рыб, факультет зоологии, Лакхнау, Индия*
[b]*Средняя школа, Говиндпур, Моханлалгандж, Лакхнау, Индия*
[c]*Медицинский университет Короля Георга, кафедра биохимии, Лакхнау, Индия*
**e-mail: lu.fisheries@gmail.com*

Поступила в редакцию 08.06.2021 г.
После доработки 28.12.2021 г.
Принята к публикации 18.01.2022 г.

Изменения формы и состава микроэлементов сагиттальных отолитов у популяций *Channa punctatus* (Bloch, 1793) из трех рек (Гомти, Ганг и Кен) бассейна р. Ганг в трех географически удаленных точках (Лакхнау, Канпур и Банда). Форму отолитов анализировали с использованием индексов формы, геометрической морфометрии, анализа Фурье, и проверяли с помощью одномерных и многомерных статистических методов. Три индекса формы из шести (кругообразность, округлость и прямоугольность) достоверно различались в ANOVA ($p < 0.05$) между тремя обследованными популяциями. Анализ главных компонентов переменных формы в геометрической морфометрии и нормализованных эллиптических дескрипторов Фурье (NEFDS) показал, что их изменчивость достигает 82.25 и 80.10% общей дисперсии соответственно. Визуализация изменения формы, объясненного главными компонентами, изображена в виде сеток деформации формы (относительных деформаций) и реконструкции контура отолита. Содержание микроэлементов в отолитах из трех рек также различалось, концентрации Sr и Ba, Mn и Pb и Fe были значительно выше (ANOVA, $p < 0.05$) в отолитах из рек Кен, Гомти и Ганг соответственно. Анализ дискриминантных функций (DFA) переменных формы, NEFDS и концентрации микроэлементов отолитов четко дифференцировал отолиты рыб из разных рек на точечных диаграммах с изолированными удаленными группами популяции и 100%-ной классификацией всех образцов в их соответствующей речной популяции. Исследование показало региональные различия в форме отолитов и содержании в них микроэлементов, а также, что рыбы из этих рек жили в разных условиях среды. Эти различия могут быть вызваны географической изоляцией и фрагментацией рек из-за изменения среды обитания, которое ограничивает передвижение рыбы. Таким образом, *C. punctatus* из рек Гомти, Ганг и Кен, отобранных в районах Лакхнау, Канпур и Банда соответственно, существуют как три разные фенотипические линии. Проведенное исследование полезно для разработки эффективных планов устойчивого управления рыболовством с целью сохранения этого вида в бассейне р. Ганг.

Ключевые слова: эллиптический анализ Фурье, геометрическая морфометрия, отолит, изменение формы, *Channa punctatus*, бассейн р. Ганг

DOI: 10.31857/S0320965222030172

Spatial Variations in the Shape and Chemistry of Sagittal Otoliths in *Channa punctatus* (Channidae) Populations of Ganga Basin, India

M. Singh[1], A. Kashyap[1, 2], J. A. Ansari[3], and M. Serajuddin[1, *]

[1]*Fish Biology Research Lab., Department of Zoology, University of Lucknow, Lucknow (U.P.), India*
[2]*Junior High School, Govindpur, Mohanlalganj, Lucknow (U.P.), India*
[3]*Department of Biochemistry, King George's Medical University, Lucknow (U.P.), India*
**e-mail: lu.fisheries@gmail.com*

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 3 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

Abstract—Variations in the shape and elemental microchemistry of sagittal otoliths in *Channa punctatus* (Bloch, 1793) populations of three different rivers (Gomti, Ganga and Ken) of Gangetic basin sampled at three geographically distant locations (Lucknow, Kanpur and Banda) were analyzed. In this study, otolith shape was analyzed using shape indices, geometric morphometrics and Fourier analysis and tested through univariate and multivariate statistical procedures. 3 shape indices namely circularity, roundness and rectangularity out of 6 were significantly different in ANOVA ($p < 0.05$) between the three population groups. Principal component analysis of shape variables in geometric morphometrics and normalized elliptical Fourier descriptors (NEFDs) accounted for 82.25 and 80.10% of total variance respectively. Visualization of shape variation explained by principal components was depicted in the form of shape deformation grids (relative warps) and otolith contour reconstruction. The elemental concentrations in the otoliths of the three rivers also differed, and elements Sr and Ba, Mn and Pb, and Fe were significantly higher (ANOVA, $p < 0.05$) in the otoliths of river Ken, Gomti and Ganga respectively. Discriminant function analysis (DFA) of the shape variables, NEFDs and otolith elemental concentration clearly differentiated the otoliths of different rivers in scatter plots with isolated distant population groups and 100% classification of all the specimens into their respective river population. The study indicated regional variations in the shape and otolith microchemistry and also that fish from different rivers lived in different environmental conditions. These variations in the present study might be due to geographical isolation and river fragmentation due to the change in the habitat that limits fish movements. Thus, *C. punctatus* of river Gomti, Ganga and Ken sampled at Lucknow, Kanpur and Banda districts respectively existed as three different phenotypic stocks. This study is useful for the development of effective plans for sustainable fisheries management with the aim of conservation of this economically exploited fish in the Ganga basin.

Keywords: Elliptical Fourier analysis, geometric morphometric, otolith, shape variation, *Channa punctatus*, Ganga basin

EDN: QSISXA
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 247–255

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.582.261

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ НАНОПЛАНКТОННЫХ ДИНОФИТОВЫХ В оз. БАЙКАЛ

© 2022 г. Н. А. Бондаренко*
Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия
**e-mail: nina@lin.irk.ru*

Поступила в редакцию 23.06.2021 г.
После доработки 06.01.2022 г.
Принята к публикации 14.01.2022 г.

Проведен анализ динамики численности одной из основных групп современного планктона озера Байкал – миксотрофных нанофлагеллат из отдела динофитовых, максимальное количество которых по сравнению с концом прошлого века резко увеличилось (от 6 до 175 тыс. кл./л). В прошлом столетии пик численности нанопланктонных динофитовых приходился на май–начало июня (завершение вегетации весеннего комплекса водорослей) и на ноябрь–первую половину декабря (конец развития осеннего фитопланктона). В настоящее время их повышенные концентрации зарегистрированы в период завершения развития позднелетнего фитопланктона, максимальных атмосферных осадков и наибольшей рекреационной нагрузки на экосистему озера.

Ключевые слова: фитопланктон, нанопланктонные динофитовые, структурные изменения, Байкал
DOI: 10.31857/S0320965222030020

ВВЕДЕНИЕ

Глобальные климатические колебания и интенсификация антропогенного влияния привели к структурным перестройкам в водных экосистемах, один из результатов которых – усиление значения в пищевых сетях нанопланктонных фитофлагеллат, что вызвало изменения и в других трофических звеньях (Dai et al., 2005; Honsell et al., 2013; Корнева, Соловьева, 2017; Корнева и др., 2018; Курашов и др., 2018; De Lima et al., 2019; Kang et al., 2019). Массовое развитие несвойственных данной акватории организмов является серьезной угрозой для любой водной экосистемы, в том числе крупных пресноводных водоемов и водотоков, важных источников питьевой воды (Barbiero, Tuchman, 2004; Schindler, 2006; Чекрыжева, 2008; Munawar et al., 2017; Корнева и др., 2018; Курашов и др., 2018).

В нынешнем столетии и в биоте оз. Байкал также наблюдаются масштабные структурные трансформации (Kravtsova et al., 2014; Timoshkin et al., 2016), в том числе в фитопланктоне (Hampton et al., 2008; Бондаренко, Логачева, 2016; Izmest'eva et al., 2016; Bondarenko et al., 2020). Последние привели, во-первых, к снижению роли криофильного байкальского комплекса и доминированию в весенний период широко распространенных водорослей, имеющих более мелкие размеры (Бондаренко, Логачева, 2016; Бондаренко и др., 2020), что, по мнению авторов, вызвано поздним наступлением и снижением длительности ледостава на озере. Во-вторых, в местах, где расположены населенные пункты, доступность легко минерализуемых органических веществ антропогенного происхождения, поступающих в воды озера с притоками, способствовала внедрению и интенсивному размножению в прибрежной зоне озера мелких жгутиконосцев, в первую очередь хламидомонад и криптофитовых (Бондаренко и др., 2020). Перечисленные факты свидетельствуют о стрессовом состоянии биоты оз. Байкал, что требует дальнейшего тщательного слежения за экосистемой. Именно такие наблюдения позволяют четко выявлять даже незначительные изменения в водных объектах, определять их природу естественного или антропогенного характера, и делать прогноз на будущее. Известно, что фитопланктон из-за своей высокой скорости размножения и быстрого ответа на условия окружающей среды, – информативный индикатор текущего состояния экосистемы (Reynolds, 2006).

В последние годы (2015–2020 гг.) режимные наблюдения за фитопланктоном оз. Байкал позволили выявить и другие изменения в его структуре, а также отметить увеличение роли мелкоклеточных динофлагеллат в летнем и осеннем планктоне. Составу и особенностям биологии крупноклеточных эндемичных байкальских динофитовых посвящено множество работ (Антипова, 1955; Кожова, 1956; Obolkin et al., 2019 и др.).

Они относятся к организмам, которые начинают свое развитие в межкристаллической ледовой воде, а затем выходят в планктон (Оболкина и др., 2000). Размножаются эти крупные жгутиконосцы ранней весной подо льдом в таком огромном количестве, что вода приобретает буро-желтый оттенок, а на ее поверхности в проруби заметны полосы буро-желтой мути. Молекулярно-биологические исследования уточнили состав и происхождение динофитовых озера, развивающихся в подледный период (Анненкова и др., 2009; Annenkova, 2013). Оказалось, что они – ближайшие родственники динофлагеллат, обитающих в северных морях. В отличие от крупноклеточных, о мелкоклеточных динофитовых оз. Байкал до настоящего времени известно мало. Сообщалось, что в планктоне круглогодично во всей водной толще – от поверхности до придонных глубин (1400 м) – присутствуют две нанопланктонные формы *Glenodinium* sp. и *Peridinium* sp. В связи с малыми размерами клеток их роль в создании биомассы невелика (Бондаренко, 1995).

Цель работы – дать оценку количественных характеристик мелкоклеточных динофитовых озера, а также изучить межгодовую и сезонную динамику их развития на современном этапе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы положены материалы по исследованию структуры и количественных параметров планктонных альгоценозов, полученные в 2015–2020 гг. В подледный период исследования проводили на двух станциях, расположенных в зал. Лиственничный (Южный Байкал). В период открытой воды дважды (в июне и сентябре) в каждой котловине озера обследовали от 5 до 20 станций (рис. 1). Пробы отбирали в 100 м от берега в слое 0–1 м. Фоновыми служили станции, расположенные в прибрежной зоне, не прилегающей к населенным пунктам, и в пелагиали озера на глубинах 0–>1000 м. Более подробные исследования динамики численности мелкоклеточных динофитовых в летне-осенний период проводили в прибрежной зоне и пелагиали пролива Малое море. Для сравнения использовали архивные материалы автора за 1998–1999 гг.

Пробы фитопланктона объемом 1 л отбирали батометром Руттнера и фиксировали раствором Утермеля. В лаборатории пробы концентрировали методом седиментации, просматривали в двойной повторности в камере Нажотта объемом 0.1 мл в световом микроскопе “Peraval” при увеличении ×720 и ×1200. Биомассу водорослей определяли с учетом индивидуальных объемов их клеток (Макарова, Пичкилы, 1970). Идентификацию водорослей проводили по (Матвіенко, Литвиненко, 1977). Название динофитовых приведены согласно классификации (Guiry, Guiry, 2021).

Проанализировано ~530 количественных проб. При статистической обработке экспериментальных выборок использовали стандартные компьютерные программы, вычисляли средние значения выборок со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В планктоне трех котловин озера встречаются от двух до четырех видов нанопланктонных динофитовых, представленных организмами, которых ранее относили к родам *Glenodinium* Ehr. и *Peridinium* Ehr. В проливе Малое море и в прибрежной зоне Большого Ушканьего острова количество видов больше (до пяти). По морфологическим характеристикам они близки к представителям современных родов *Biecheleria* Moestrup, Lindberg & Daugbjerg, *Symbiodinium* Freudenthal, *Woloszynskia* Thompson и *Scrippsiella* Balech ex Loeblich. Для точного установления видовой принадлежности необходимо специальное молекулярно-биологическое исследование.

Длина клеток фитофлагеллат 15–20 мкм, ширина 15–17 мкм. В подледный период доминируют жгутиконосцы, клетки которых содержат один небольшой хлоропласт, часто плохо заметный. Относительная численность представителей с хорошо выраженными дисковидными или пластинчатыми желто-бурыми хлоропластами не превышает 5% общего количества динофитовых. Их обилие повышается летом: в июне – 12.1 ± 4.3%, июле – 21.0 ± 8.1%, в августе – 49.4 ± 23.8% (при $p = 0.05$) общей численности динофлагеллат. В сентябре их количество начинает снижаться (31.1 ± 10.0%), а в октябре они единичны. Нанопланктонные жгутиконосцы размножаются в интерстициальной ледовой воде одновременно с *Gymnodinium baicalense* Antipova и *G. baicalense* var. *minor* Antipova, крупными эндемичными динофитовыми.

Межгодовая динамика. В прошлом веке количество нанопланктонных динофитовых было незначительным (рис. 2). Их среднегодовая численность в поверхностном слое воды (0–1 м) в 1998–1999 гг. достигала 1885 ± 691 кл./л ($p = 0.05$), при максимальных величинах 6.4–6.7 тыс. кл./л. В 2015–2020 гг. среднемноголетняя численность увеличилась почти на порядок (в 8.4 раза): до 15834 ± 11069 кл./л ($p = 0.05$). Наиболее обильными они были в 2016 г. и 2019 г. (рис. 3а–3г), с максимальными концентрациями в южной части озера (12.1–25.5 тыс. кл./л) и проливе Малое Море (20.9–25.8 тыс. кл./л). В связи с доминированием в летне-осенний период только мелкоклеточных представителей альгофлоры (объемы клеток 4–280 мкм^3) роль более крупных (~1870–2000 мкм^3) нанопланктонных динофитовых в создании биомассы фитопланктона оз. Байкал была значительна (23–71%), среднее значение численности в

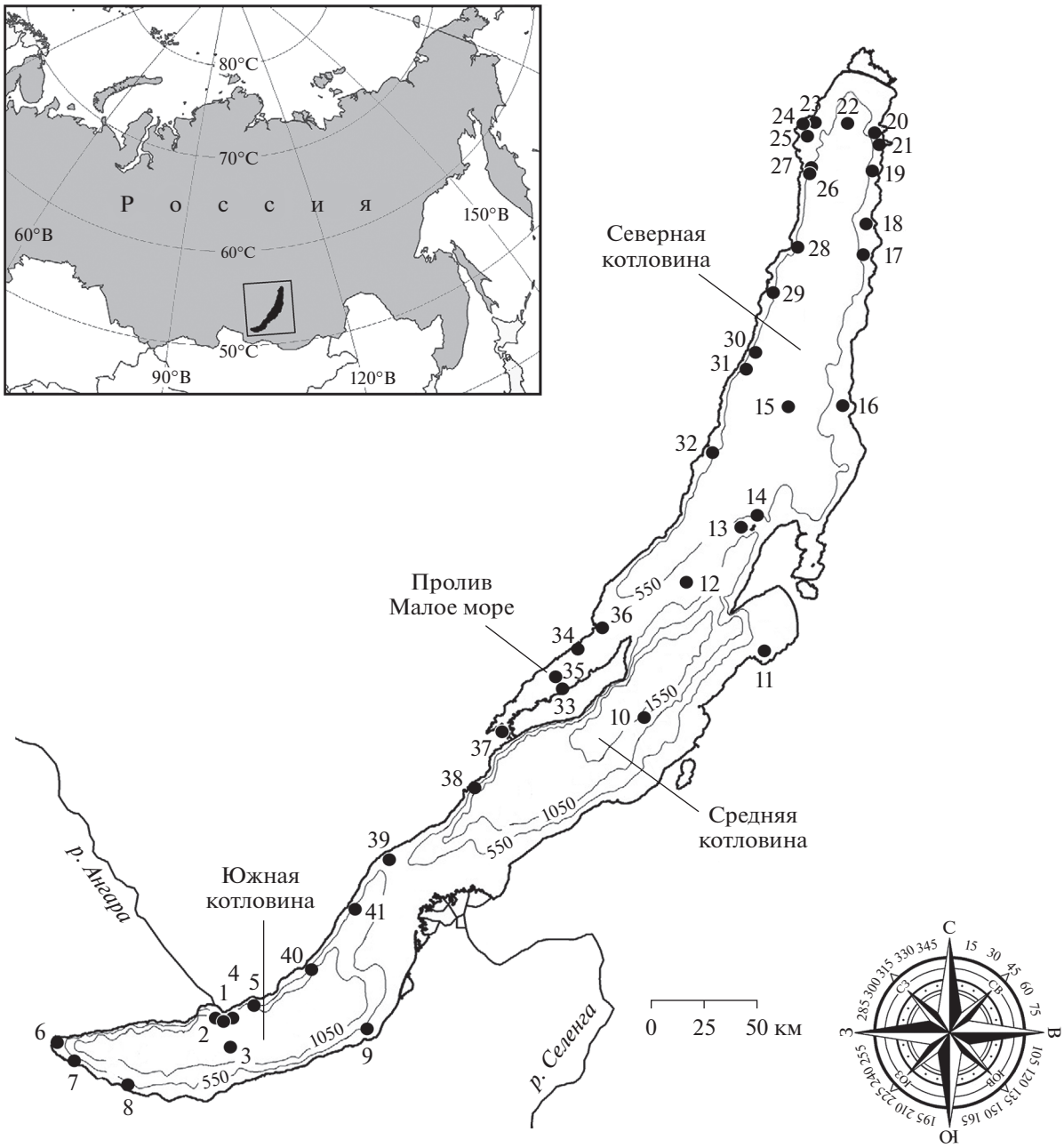

Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб: 1, 2 – залив Лиственничный, 3 – центр разреза Листвянка-Танхой, 4 – мыс Березовый, 5 – бухта Большие Коты, 6 – пос. Култук, 7 – г. Слюдянка, 8 – г. Байкальск, 9 – г. Бабушкин, 10 – центр разреза Ухан-Турка, 11 – пос. Максимиха, 12 – центр разреза Хобой-Ушканий, 13, 14 – Большой Ушканий остров, 15 – центр разреза Елохин-Давша, 16 – пос. Давша, 17 – бухта Шегнанда, 18 – бухта Томпуда, 19 – Хакусы, 20 – бухта Фролиха, 21 – бухта Аяя, 22 – центр разреза Немнянка-Заречное, 23 – пос. Заречное, 24 – бухта Сеногда, 25 – бухта Слюдянская, 26 – мыс Лударь, 27 – мыс Красный Яр, 28 – мыс Котельниковский, 29 – мыс Мужинай, 30 – мыс Черемшаный, 31 – мыс Елохин, 32 – мыс Солонцовый, 33 – пос. Хужир, Малое море, 34 – бухта Карганте, 35 – центр Малого моря, 36 – пос. Зама, 37 – пос. Сахюрта, 38 – бухта Ая, 39 – пос. Бугульдейка, 40 – пос. Голоустное, 41 – бухта Песчаная.

период максимального развития (август) достигало 45748 ± 43429 кл./л.

Сезонная динамика. В прошлом веке повышенную численность нанопланктонных динофлагеллат (рис. 2) отмечали в мае–начале июня (конец вегетации весеннего комплекса водорослей) и поздней осенью (ноябрь), иногда в начале зимы (начало декабря), время завершения развития осеннего фитопланктона. В подледный период (февраль–март) максимум, как правило, регистри-

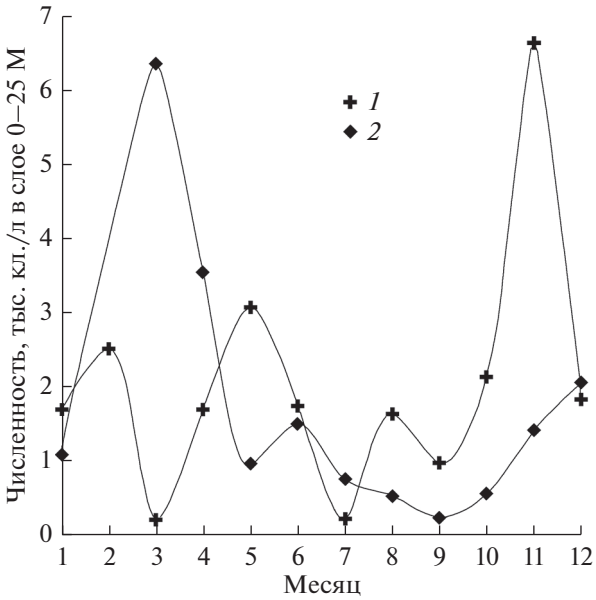

Рис. 2. Сезонная динамика численности мелких видов динофитовых в 1998 (*1*) и 1999 (*2*) гг., Южный Байкал.

ровали в приповерхностном слое воды (0–10 см), в момент выхода динофлагеллат из интерстициальной ледовой воды в планктон, когда они еще не успели рассредоточиться в водном столбе.

В настоящее время эти жгутиконосцы стали не только постоянным обитателем планктона, но и достаточно многочисленными. Подо льдом концентрация мелких динофитовых была несущественной – 0.25–2.0 тыс. кл./л (рис. 4), в период открытой воды увеличивалась (рис. 3, рис. 5). В южной и центральной котловинах, а также в проливе Малое море более высокие количественные показатели чаще всего зарегистрированы в начале осени (рис. 3а, 3б, 3г). В северной котловине озера (рис. 3в), где в большей части прибрежной зоны происходит массовое развитие донных нитчатых водорослей рода *Spirogyra* и их отмирающие нити в большом количестве встречаются в планктоне, значительные концентрации жгутиконосцев отмечали в июне.

В проливе Малое море обилие динофитовых увеличивалось от июня к августу и затем плавно начинало снижаться (рис. 5). В этой части озера, излюбленном месте отдыха туристов, зарегистрированы максимальные количества нанопланктонных динофлагеллат и в прибрежье, и в пелагиали (рис. 3г, рис. 5).

Вертикальное распределение. В период открытой воды нанопланктонные динофитовые наиболее обильны в верхнем слое 0–5 м (рис. 6). Чаще всего максимальные концентрации летом и осенью выявлены на глубине 1–2 м. В июле 2018 г. в центральной части Малого моря именно на этой глубине зафиксирована значительная численность нанопланктонных динофлагеллат (39.5 тыс. кл./л), хотя их максимальные количества за все время наблюдений (175.1 тыс. кл./л) отмечены в поверхностном слое воды в Малом море в августе 2019 г. Доминировали представители рода *Scrippsiella*, их доля достигала 59% общей численности динофлагеллат.

Подо льдом распределение нанопланктонных динофлагеллат в слое 0–25 м неравномерно (рис. 4). В марте они сконцентрированы в верхних слоях, в апреле по мере опускания фитопланктона распределяются по всему 25-метровому слою.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Первые структурные изменения в фитопланктоне оз. Байкал отмечали еще в середине прошлого века (Антипова, 1974; Поповская, 1987, 1991). Г.И. Поповская (1991) писала, что вследствие замены крупноклеточных форм водорослей на мелкоклеточные происходит увеличение численности фитопланктона, в дальнейшем в планктонных фитоценозах озера будет уменьшаться роль характерных видов специфического байкальского комплекса и увеличиваться таковая мелкоклеточного фитопланктона. Ее прогноз полностью сбылся.

В последние годы (2015–2020 гг.) в период открытой воды в планктоне пелагиали и прибрежной зоны оз. Байкал в массе развиваются мелкоклеточные миксотрофные жгутиконосцы (суммарная численность до 650–700 тыс. кл./л): криптофитовые, гаптофитовые, зеленые и динофитовые (Бондаренко, Логачева, 2016; Бондаренко и др., 2020; Bondarenko et al., 2020).

Динофитовые – одна из основных групп водорослей не только в оз. Байкал, но и в других морских и пресных водах, что связано с их способностью создавать большую биомассу. Это свойство обеспечивается не только скоростью размножения динофитовых, но и их чувствительностью к параметрам среды и высокой конкурентной способностью по отношению к другим микроводорослям (Антипова, 1955; Кожова, 1956; Матвіенко, Литвиненко, 1977; Honsell et al., 2013; Kang et al., 2019; Стельмах, Мансурова, 2021). Конкурентное преимущество миксотрофных водорослей, к которым относятся и динофитовые, обусловлено также их стратегией питания – способностью, осуществляя процесс фотосинтеза, в качестве дополнительного питания использовать органические вещества (Olrik, 1998).

С чем может быть связано увеличение численности нанопланктонных динофитовых в последние годы? В прошлом столетии их максимальные количества приходились на май или начало июня

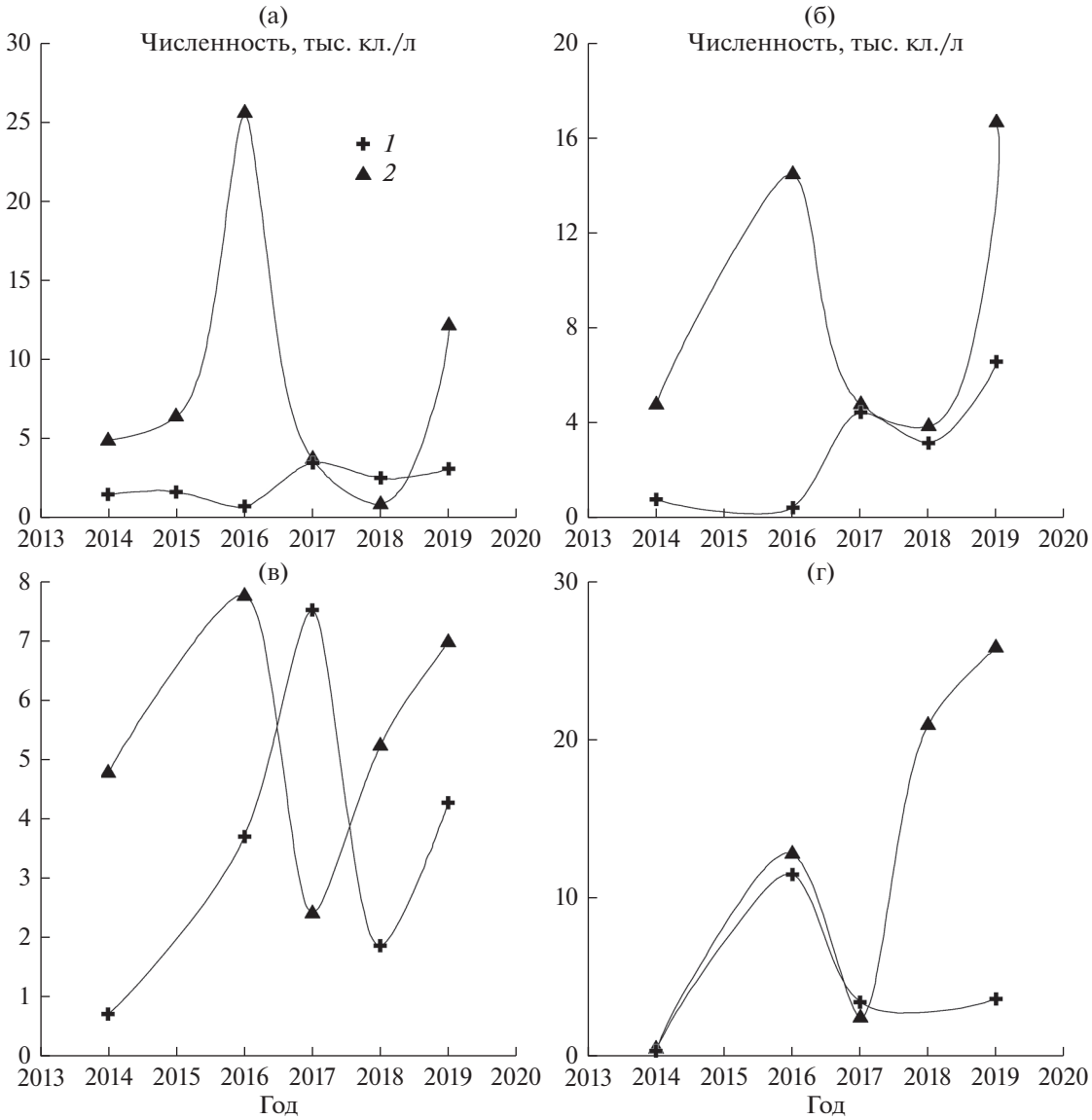

Рис. 3. Динамика численности динофитовых в 2014–2020 гг. в прибрежной зоне оз. Байкал: *1* – июнь, *2* – сентябрь; а – южная котловина озера, б – центральная котловина, в – северная котловина, г – Малое море.

(конец вегетации весеннего комплекса водорослей) и позднюю осень, иногда начало зимы, – время завершения развития осеннего фитопланктона. В настоящее время максимальные численности зарегистрированы поздним летом (в августе) или в начале осени – не только во время завершения развития позднелетнего фитопланктона и максимальной рекреационной нагрузки на экосистему озера, но и максимальных атмосферных осадков. В последние годы в Прибайкалье произошло перераспределение осадков на позднее лето–осень, именно на время, когда обильны нанопланктонные миксотрофные динофитовые. Влияние дождевых осадков на локальное массовое развитие цианопрокариот поздним летом подробно рассмотрено в работе (Bondarenko et al., 2021). Оказалось, что содержание фосфатов, нитратов и ионов аммония в байкальской воде после дождей увеличивается в 3–30 раз по сравнению со среднемноголетними данными. Судя по результатам 2015–2020 гг., когда отмечено высокое количество и осадков в позднелетний период, и миксотрофных динофлагеллат, их максимальные концентрации могут быть связаны с увеличением притока биогенных элементов с дождевыми водами. Ранее показано (Obolkin et al., 2019), что крупные динофитовые, развивающиеся в подледный период, реагируют на дождевые осадки, богатые азотом. Учитывая биологию миксотрофных фитофлагеллат, следует отметить и факт увеличения содержания легкорастворимого органического вещества в воде озера в последние годы (Земская

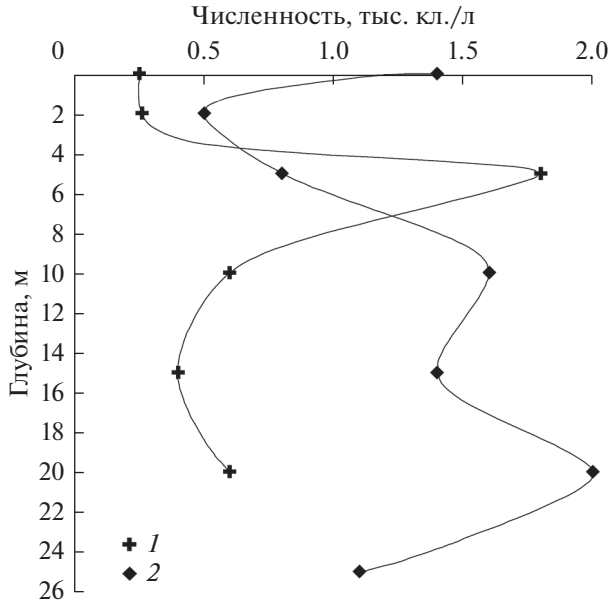

Рис. 4. Вертикальное распределение динофитовых в подледный период 2019 г., залив Лиственничный. *1* – март, *2* – апрель.

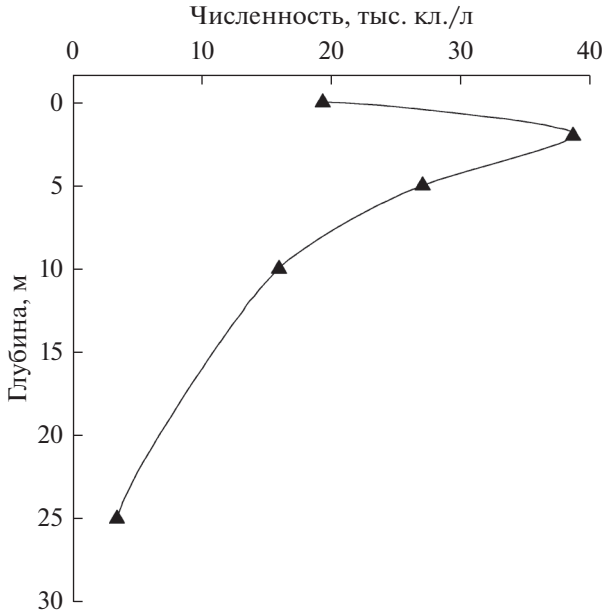

Рис. 6. Вертикальное распределение динофитовых в июле 2018 г., центр Малого моря.

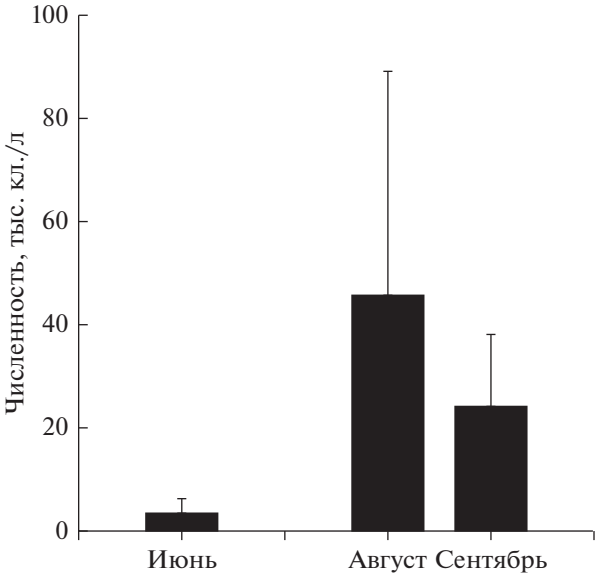

Рис. 5. Динамика численности динофитовых в период открытой воды в 2019 г., Малое море.

и др., 2019; Бондаренко и др., 2020). Четкая связь между численностью миксотрофных жгутиковых и концентрацией растворенного органического вещества в прибрежной воде озера выявлена ранее (Бондаренко и др., 2020). Основным источником растворенного органического вещества в воде озера служат сточные воды населенных пунктов, дополнительным может служить РОВ, образующееся при разложении микроводорослей планктона, а также макроводорослей и цианопрокариот, интенсивно развивающихся на дне мелководных участков оз. Байкал (Timoshkin et al., 2016). Еще одним источником служат прижизненные выделения фитопланктона. Установлено, что в оз. Байкал на долю внеклеточной продукции приходится 49–54% суммарной интенсивности фотосинтеза (Бондаренко и др., 2020).

Исследования многолетней динамики фитопланктона в других пресных водоемах и водотоках выявляют аналогичные перестройки. В настоящее время фитофлагеллаты доминируют в летнем планктоне многих водных экосистем: в Великих Американских озерах (Barbiero, Tuchman, 2004; Munawar et al., 2017), Онежском озере (Чекрыжева, 2008), водохранилищах р. Волги (Корнева, Соловьева, 2017; Корнева и др., 2018), северных реках Восточной Сибири (Габышев, Габышева, 2018). Авторы связывают их обилие с изменением химической составляющей водоемов и с климатическими колебаниями. Высказано предположение, что многолетнее увеличение богатства и обилия другой группы жгутиконосцев, золотистых водорослей, в Рыбинском вдхр., расположенном в гумидной зоне, может быть следствием изменения световых условий, что связано с ростом аллохтонного органического вещества при увеличении стока р. Волга. В результате создаются преимущественные условия для подвижных жгутиковых форм, которые свободно передвигаются в толще воды в поиске благоприятных условий. В другой работе по водохранилищам р. Волга (Корнева и др., 2018) авторы связывают

перестройки в фитопланктоне с увеличением продолжительности безледного периода в XXI в. В работе (Габышев, Габышева, 2018) при изучении 12 крупных рек Восточной Сибири, в которых также отмечено повышенное содержание органики, выявлена тесная связь интенсивного развития миксотрофных фитофлагеллат с концентрациями ионов аммония, железа общего, фосфора общего и химическим потреблением кислорода. Авторы (Габышев, Габышева, 2018) делают вывод, что число видов жгутиконосцев зависит от содержания органических веществ в среде, а концентрация биогенных элементов определяет их численность. Для фитопланктона водных объектов Омского Прииртышья отмечено существенное возрастание обилия фитофлагеллат и зеленых водорослей, по сравнению с серединой XX в., что, по мнению исследователей, указывает на усиление загрязнения водных экосистем легко окисляемыми органическими веществами и возрастание уровня антропогенного эвтрофирования (Баженова и др., 2019).

В морских экосистемах интерес к изучению этой группы связан не только с их обилием, но и с экологической ролью: ближайшие родственники байкальских динофитовых, морские виды рода *Scrippsiella* – потребители инфузорий тинтиннид или их паразиты (Coats et al., 2020). Факт одновременного обильного развития тинтиннид и диатомовой водоросли *Synedra acus* subsp. *radians* (Kütz.) Skabitsch. в планктоне оз. Байкал известен с начала прошлого столетия (Оболкина, 2015), а синедра в оз. Байкал в последние годы стала доминантом весеннего планктона (Bondarenko et al., 2020). Возможно, увеличение обилия миксотрофных динофитовых в весенний период в оз. Байкал связано с этим явлением.

Также для морских вод установлено (Lavrentyev et al., 2015), что диатомовые, размножаясь в массе и выделяя ненасыщенные альдегиды, угнетают развитие динофитовых, обилие которых увеличивается сразу после завершения вегетации диатомей. Этот факт, по-видимому, может служить одной из причин обилия мелких динофитовых в конце весенней и осенней вегетации в оз. Байкал, поскольку увеличение их численности приходится на конец мая–начало июня и позднюю осень, когда диатомовые опускаются в глубокие слои воды и отмирают.

Все перечисленное позволяет сделать заключение, что на увеличение численности мелких динофитовых в оз. Байкал повлиял комплекс факторов, включающий не только изменение экологических условий в озере, но и особенности биологии самих организмов.

Как показало наше исследование, отмеченные в начале текущего столетия перестройки в структуре фитопланктона озера (Бондаренко, Логачева, 2016), продолжаются. Происходит резкое увеличение обилия миксотрофных фитофлагеллат, в том числе и динофитовых. Хорошо известно, что изменения в структуре продуцентов, находящихся в начале пищевой цепи, определяют функционирование ее дальнейших звеньев. Формирование новой пищевой цепи на основе динофлагеллат для морских экосистем рассмотрено в работах (Honsell et al., 2013; De Lima et al., 2019). По мнению этих авторов, увеличение количества динофлагеллат стало пусковым механизмом не только для дальнейших перестроек в структуре микропланктона, но и в трофических сетях. Изменения в кормовой базе не могли не вызвать структурные трансформации и в зоопланктоне оз. Байкал, где в настоящее время в весенний период в пелагиали повышается роль мелких инфузорий (Оболкина, 2018) и увеличивается обилие коловраток (Наумова, Зайдыков, 2017). По данным многолетних наблюдений, значительные перестройки в структуре зоопланктона произошли в прибрежной зоне пролива Малое море (Шевелева, Пенькова, 2018). Отмечена замена видов в доминантном ядре сообщества, увеличилась относительная доля коловраток (до 60%), уменьшилась относительная численность ветвистоусых (с 31–54 до 6–24%).

Выводы. Многолетние исследования (конец 1990-х гг., 2015–2020 гг.) структуры и количественных параметров фитопланктона оз. Байкал выявили, что в современный период продолжаются изменения в структуре альгоценозов. В прибрежной зоне и пелагиали озера резко возросло обилие нанопланктонных миксотрофных динофитовых, их среднегодовые концентрации за период 2015–2020 гг. увеличились в 8.4 раза – с 1885 ± 691 до 15834 ± 11069 кл./л. В 2015–2020 гг. максимальные количества этих организмов зарегистрированы поздним летом (август) или в начале осени – не только во время завершения развития позднелетнего фитопланктона и максимальных атмосферных осадков, но и максимальной рекреационной нагрузки на экосистему озера. На увеличение численности мелких динофитовых в оз. Байкал повлиял комплекс факторов, включающий изменение экологических условий в озере и особенности биологии самих организмов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен к.б.н. А.А. Широкой (Лимнологический институт Сибирского отделения РАН) за помощь в оформлении рисунков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках Госзадания Лимнологического института СО РАН 0279-2021-0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера

Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразие; причины и последствия негативных экологических процессов".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анненкова Н.В., Белых О.И., Деникина Н.Н., Беликов С.И. 2009. Идентификация представителей динофлагеллят озера Байкал на основе молекулярно-генетических данных // Доклады Российской академии наук. Т. 426. № 4. С. 559.

Антипова Н.Л. 1955. Новые виды рода *Gymnodinium* (Gymnodiniaceae) Stein. из оз. Байкал // Доклады академии наук СССР. Т. 103. № 2. С. 325.

Антипова Н.Л. 1974. Межгодовые изменения в фитопланктоне Байкала в районе Больших Котов за период 1960–1970 гг. // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та. С. 75.

Баженова О.П., Барсукова Н.Н., Игошкина И.Ю. и др. 2019. Фитопланктон Омского Прииртышья. Омск: Изд-во Омск. гос. аграрного ун-та.

Бондаренко Н.А. 1995. Экология свободноживущих жгутиковых // Атлас и определитель пелагобионтов Байкала с краткими очерками по их экологии. Новосибирск: Наука. С. 179.

Бондаренко Н.А., Логачева Н.Ф. 2016. Структурные изменения в фитопланктоне прибрежной зоны озера Байкал // Гидробиол. журн. № 6. С. 17.

Бондаренко Н.А., Русанов И.И., Черницына С.М. и др. 2020. Функционирование микроводорослей подледного планктона и ледовой интерстициали в прибрежной зоне озера Байкал // Микробиология. Т. 89. № 3. С. 344. https://doi.org/10.31857/S0026365620030064

Габышев В.А., Габышева О.И. 2018. К изучению влияния концентрации органических и биогенных веществ на ценотическую и флористическую структуру сообществ миксотрофных фитофлагеллят крупных субарктических рек Восточной Сибири // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. № 6. С. 93. https://doi.org/10.17513/mjpfi.12299

Земская Т.И., Захаренко А.С., Русанов И.И. и др. 2019. Экология приустьевых акваторий малых рек Южного Байкала по данным химических и микробиологических исследований в весенний период // Микробиология. Т. 88. № 6. С. 673. https://doi.org/10.1134/S002636561906020X

Кожова О.М. 1956. Фитопланктон озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск.

Корнева Л.Г., Соловьева В.В. 2017. Золотистые водоросли (Chrysophyta) в планктоне Волжских водохранилищ: таксономическая структура, динамика разнообразия и обилия // Биология внутр. вод. № 2. С. 50. https://doi.org/10.7868/S0320965217020073

Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С. и др. 2018. Распределение фитопланктона в волжских водохранилищах летом 2015 г. // Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 82. № 85. С. 2.

Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце 20–начале 21 веков // Биосфера. Т. 10. № 2. С. 65.

https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V1013.439

Матвіенко О.М., Литвиненко Р.М. 1977. Визначник прісноводных водоростей Українськоі РСР. III. Частина 2. Пірофитові водорості – Pyrrophyta. Київ: Наукова думка.

Макарова И.В., Пичкилы Л.О. 1970. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Бот. журн. Т. 55. № 10. С. 1488.

Наумова Е.Ю., Зайдыков И.Ю. 2017. Весенний зоопланктон пелагиали озера Байкал // Гидробиол. журн. Т. 53. № 5. С. 33.

Оболкина Л.А. 2015. Планктонные инфузории озера Байкал. Новосибирск: Наука.

Оболкина Л.А. 2018. Межгодовая динамика весенних инфузорий в Южном Байкале // Тез. Междунар. конф. "Пресноводные экосистемы – современные вызовы". Иркутск, 10–14 сентября 2018. Иркутск. С. 264.

Оболкина Л.А., Бондаренко Н.А., Дорощенко Л.Ф. и др. 2000. О находке криофильного сообщества в озере Байкал // Доклады Российской академии наук. Т. 371. № 6. С. 815.

Поповская Г.И. 1987. Фитопланктон глубочайшего озера мира // Морской и пресноводный планктон. Ленинград: Наука. С. 107.

Поповская Г.И. 1991. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958–1990 гг): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 32 с.

Стельмах Л.В., Мансурова И.М. 2021. Физиологический механизм выживания динофитовых водорослей в условиях биогенного лимитирования // Биология внутр. вод. № 2. С. 198. https://doi.org/ (*Stelmakh L.V., Mansurova I.M.* 2021. Physiological Mechanism of Dinoflagellate survival under a Biogenic Limitation // Inland Water Biology. V. 14. № 2. С. 222. https://doi.org/10.1134/S1995082921020140). https://doi.org/10.31857/S0320965221020157

Чекрыжева Т.А. 2008. Изменения в структуре летнего фитопланктона Кондопожской губы Онежского озера в процессе антропогенного эвтрофирования // Труды Карельск. науч. центра РАН. Вып. 12. Сер. "Биогеография". Петрозаводск. С. 156.

Шевелева Н.Г., Пенькова О.Г. 2018. Изменения в сообществе зоопланктона пролива Малое море за последние 20 лет // Тез. Междунар. конф. "Пресноводные экосистемы – современные вызовы". Иркутск, 10–14 сентября 2018. Иркутск. С. 305.

Annenkova N.V. 2013. Dinoflagellates of the Baikal Region // Dinoflagellates: biology, geographical distribution and economic importance. Chapter III. New York: Nova Science Publishers. P. 86.

Barbiero R.P., Tuchman M.L. 2004. Long-term dreissenid impacts on water clarity in Lakes Erie // J. Great Lakes Res. V. 30. № 4. P. 2111.

Bondarenko N.A., Vorobyova S.S., Zhuchenko N.A., Golobokova L.P. 2020. Current state of phytoplankton in the littoral area of Lake Baikal, spring 2017 // J. Great Lakes Res. V. 46. P. 17.

https://doi.org/10.1016/j.jglr.2019.10.0010380-1330/#2019

Bondarenko N.A., Tomberg I.V., Shirokaya A.A. et al. 2021. *Dolichospermum lemmermannii* (Nostocales) bloom in world's deepest Lake Baikal (East Siberia): abundance, toxicity and factors influencing growth // Limnology and Freshwater Biology. V. 1. P. 1101. https://doi.org/10.31951/2658-3518-2021-A-1-1101

Coats D.W., Choi J., Jung J.H. et al. 2020. Mixotrophic scrippsielloid dinoflagellates prey on tintinnid ciliates // Aquat. Ecosyst. Health Manage. V. 23. № 1. P. 69. https://doi.org/10.1080/14634988.2020.1727275

Dai C.-J., He J.-F., Wang G.-Z., Li S.-J. 2005. A review of ecological research on mixotrophic plankton // Acta Ecologica Sinica. V. 25. № 9. P. 2399.

De Lima D.T., Moser O.G.A., Piedras F.R. et al. 2019. Abiotic changes driving microphytoplankton functional diversity in Admiralty Bay, King George Island (Antarctica) // Frontiers in Marine Science. V. 6. P. 1.

https://doi.org/10.3389/fmars2019.00638

Guiry M.D., Guiry G.M. 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland. https://www.algaebase.org; searched on 1 July 2021.

Hampton S.E., Izmest'eva L.R., Moore M.V. et al. 2008. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // Global Change Biology. V. 14. P. 1947. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x

Honsell G., Bonifacio A., de Bortoli M. et al. 2013. New insights on cytological and metabolic features of *Ostreopsis* cf. *ovata* Fukuyo (Dinophyceae): A multidisciplinary approach // PLoS ONE. № 8. e57291.

Izmest'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. et al. 2016. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 6. https://doi.org/10.1016/j.glr.2015.11.006

Kang H.C., Jeong H.J., Ok J.H. et al. 2019. Spatial and seasonal distributions of the phototrophic dinoflagellate *Biecheleriopsis adriatica* (Suessiaceae) in Korea: quantification using qPCR // Algae. V. 34. № 2. P. 111. https://doi.org/10.4490/algae.2019.34.5.25

Kravtsova L.S., Izhboldina L.A., Khanaev I.V. et al. 2014. Nearshore benthic blooms of filamentous green algae in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. V. 40. P. 441.

Lavrentyev P.J., Franzè G., Pierson J.J., Stoecker D.K. 2015. The effect of dissolved polyunsaturated aldehydes on microzooplankton growth rates in the Chesapeake Bay and Atlantic coastal waters // Marine Drugs. V. 13. P. 2834. https://doi.org/10.3390/md13052834

Munawar M., Fitzpatrick M., Niblock H. et al. 2017. Phytoplankton ecology of culturally eutrophic embayment: Hamilton Harbour, Lake Ontario // Aquat. Ecosyst. Health Manage. V. 20. № 3. P. 201. https://doi.org/10.1080/14634988.2017.1307678

Obolkin V.A., Volkova E.A., Ohira S.I. et al. 2019. The role of atmospheric precipitation in the under-ice blooming of endemic dinoflagellate *Gymnodinium baicalense* var. *minor* Antipova in Lake Baikal // Limnology and Freshwater Biology. V. 6. P. 345. https://doi.org/10.31951/2658-3518-2019-A-6-345

Olrik K. 1998. Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to Chrysophyceae in Danish lakes // Hydrobiologia. V. 369. P. 329. https://doi.org/10.1023/A:1017045809572

Reynolds C.S. 2006. Ecology of phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press.

Schindler D.W. 2006. Recent advances in the understanding and management of eutrophication // Limnol., Oceanogr. V. 51. P. 356. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0356

Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M. et al. 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 487. https://doi.org/10.1016/jglr.2016.02.011

Spatial and Temporal Analysis of Nanoplanktonic Dinoflagellates Development in Lake Baikal Russia

N. A. Bondarenko*

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

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

The dynamics of abundance of the main group of current phytoplankton in Lake Baikal, mixotrophic nanoflagellates belonging to the phylum Dinoflagellata, have been analysed. The abundance of this group has increased dramatically from 6 to 175 thousand cells/L compared to the end of the past century. In the past century, the peak of abundance of nanoplanktonic dinoflagellates occurred in May – early June (the end of development of the spring algae complex) and late autumn (November), and sometimes early winter (the first decade of December), the end of the autumn phytoplankton development. At present, their high concentrations have been recorded during the period of the completion of the late-summer phytoplankton development, maximum precipitation and the greatest recreational load on the ecosystem of the lake.

Keywords: phytoflagellates, nanoplanktonic dinoflagellates, structural changes, Lake Baikal

EDN: IYSMAG
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 256–263

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 556.555:581.132

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ПИГМЕНТЫ В КЕРНАХ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ТРОФИИ КРУПНЫХ МЕЛКОВОДНЫХ ОЗЕР ВОЖЕ И ЛАЧА (СЕВЕРО-ЗАПАД РОССИИ)

© 2022 г. Л. Е. Сигарева[a], *, Н. А. Тимофеева[a], В. В. Законнов[a]

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

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

Поступила в редакцию 29.07.2021 г.
После доработки 19.10.2021 г.
Принята к публикации 22.10.2021 г.

Получены первые данные по содержанию растительных пигментов в кернах крупных мелководных озер Воже и Лача, расположенных в верховьях р. Онега. В колонках отложений оливкового ила толщиной 1 м концентрации хлорофилла *a* в сумме с феопигментами изменялись в пределах 35–236 (94.2 ± 3.3) в оз. Воже и 58–119 (83.8 ± 1.3) мкг/г сухого осадка в оз. Лача. Степень разрушения хлорофилла в керне оз. Лача (98.7 ± 0.2%) превышала таковую в оз. Воже (85.2 ± 0.7%). При среднемноголетней скорости осадконакопления в оз. Воже 0.2 и оз. Лача 0.4 мм/год суммарная концентрация хлорофилла *a* с феопигментами достигает в первом озере 4.0, во втором – 6.2 мг/(м^2 год) за 2500-летний отрезок времени. В современный период среднегодовая скорость накопления пигментов почти одинакова для озер (5.6 и 5.3 мг/(м^2 год) соответственно). За весь рассматриваемый период прослеживались разнонаправленные тенденции накопления пигментов к настоящему времени: увеличение – в оз. Воже и уменьшение – в оз. Лача.

Ключевые слова: хлорофилл, феопигменты, вертикальное распределение, донные отложения, динамика трофии, озера Воже и Лача

DOI: 10.31857/S0320965222030159

ВВЕДЕНИЕ

В современную эпоху усиления антропогенного влияния и существенных климатических флуктуаций эвтрофирование пресных и морских вод остается глобальной проблемой (Smith, 2003; Maheaux et al., 2016; Tsugeki et al., 2017; Deng et al., 2018a, 2018b; Huo et al., 2018; Yao et al., 2018; Zhao, Fu, 2019). Трофическое состояние разнотипных водных экосистем важно знать и прогнозировать как основу их структуры и функционирования. Экологическое состояние водных экосистем в значительной мере зависит от способности растительных сообществ создавать первичное ОВ за счет солнечной энергии (Винберг, 1960; Россолимо, 1977; Алимов, 2000; Deng et al., 2018a, 2018b). Интегральными показателями трофии считают растительные пигменты, концентрации которых отражают почти все этапы синтеза и трансформации ОВ – от первичной до конечной продукции (Swain, 1985; Leavitt, 1993; Сигарева, 2012). В гидроэкологии широко используются материалы о пространственно-временном распределении пигментов в ДО (Сигарева и др., 2021). По вертикальному профилю осадочных пигментов в кернах восстанавливают историю продуктивности водоема и, соответственно, динамику трофического состояния его экосистемы (Möller, Scharf, 1986; Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009; Tsugeki et al., 2017). Особые трудности возникают при изучении мелководных проточных экосистем, наиболее сильно подвергающихся воздействиям абиотических факторов, и в которых не выражено временнóе, послойное накопление ДО.

Озера Воже и Лача образуют систему проточных озер, соединенных р. Свидь (Гидрология..., 1979). Водоемы расположены в верховьях крупнейшей на северо-западе России р. Онега на территории Вологодской и Архангельской областей. Озера удалены от мест хозяйственной деятельности и используются для рекреации и спортивного рыболовства. Площадь оз. Воже – 418, оз. Лача – 345 км^2, средняя глубина – 1.4 и 1.6 м, нормаль-

Сокращения: ДО – донные отложения; ОВ – органическое вещество; Хл – хлорофилл *a*; Ф – феопигменты; E_{480}/E_{665} – отношение оптических плотностей экстракта в максимумах поглощения каротиноидов (480 нм) и Хл *a* (665 нм); $E_{665к}$ – оптическая плотность после подкисления экстракта; C_V – коэффициент вариации.

ный подпорный уровень – 122 и 118 м БС (Балтийской системы) соответственно. Водосборная территория образована отложениями ледникового происхождения. Заболоченность составляет 15%, залесенность – 77%, сельскохозяйственное освоение – ~8% площади водосбора. Коэффициент условного водообмена в оз. Воже – 3.5 год$^{-1}$, оз. Лача – 7.4 год$^{-1}$. Главный фактор гидродинамической активности – интенсивная скорость ветра, приводящая к изменению направления течений и влияющая на функционирование экосистемы озер. Скорость поверхностных течений в оз. Воже достигает 17 см/с, в оз. Лача – 13 см/с. С 1973 по 2015 гг. зарастаемость высшей водной растительностью оз. Воже возросла от 18.3 до 26%, оз. Лача от 45 до 70% (Гидробиология ..., 1978; Отчет..., 2015).

В оз. Воже преобладают процессы переноса взвеси, в оз. Лача – процессы седиментации. Основную площадь дна в оз. Воже занимают крупнозернистые наносы разного типа (60%), в оз. Лача – оливковые илы (88%) (Гидрология..., 1979; Законнов, Чуйко, 2019). Наибольшая мощность отложений в озерах отмечается в углублениях ложа – в ледниковой карстовой ложбине в южной части оз. Воже и серии карстовых воронок у юго-западных и северо-восточных берегов оз. Лача. Скорость илонакопления в оз. Воже 0.1–0.2, оз. Лача – 0.2–0.4 мм/год.

Цель работы – на основе вертикального распределения растительных пигментов в кернах отложений выявить многолетние тренды продуктивности крупных мелководных проточных озер Воже и Лача (Северо-Запад России), характеризующихся ровным дном, интенсивным гидродинамическим режимом и высокой зарастаемостью.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Керны толщиной 1 м отбирали в июле 2015 г. из карстовых воронок трубчатым штанговым дночерпателем Ф.Д. Мордухай-Болтовского на станциях с глубинами 4 м в оз. Воже (60°59′6.13″ с.ш., 39°07′7.51″ в.д.) и 3 м в оз. Лача (61°32.8′6.09″ с.ш., 38°7.38′18.3″ в.д.). Керны делили на односантиметровые слои. Концентрацию Хл и Ф определяли в сырых образцах спектрофотометрическим методом на спектрофотометре Lambda 25 (Perkin Elmer, США) по (Lorenzen, 1967; Сигарева, 2012). Концентрацию пигментов рассчитывали в разных единицах: на сухой осадок (мкг/г), на площадь сырого грунта естественной влажности при толщине слоя 1 мм (мг/(м^2 мм)) и на ОВ донных осадков (мг/г ОВ). В качестве показателей отношения концентрации каротиноидов и Хл использовали индексы E_{480}/E_{665} и $E_{480}/1.7E_{665к}$. Естественную влажность определяли высушиванием образцов при 60°С, содержание ОВ – по потере массы сухого грунта при прокаливании (600°С), сухую объемную массу – расчетным методом (Сигарева и др., 2019). Среднюю годовую скорость накопления пигментов рассчитывали для 50-летних периодов, исходя из содержания Хл + Ф в односантиметровых слоях сырого грунта оз. Воже и двухсантиметровых слоях оз. Лача и скорости осадконакопления в оз. Воже 0.2, в оз. Лача 0.4 мм/год (Гидрология..., 1979).

Средние величины содержания растительных пигментов определяли для всей толщи кернов, а также верхних (0–10 см) и нижних (11–100 см) частей. Кроме того, рассчитывали коэффициенты вариации и коэффициенты детерминации содержания Хл + Ф с влажностью грунта, воздушно-сухой объемной массой и содержанием ОВ в сухом осадке. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Керн из оз. Воже представлен оливковым мелкоалевритовым илом, подстилаемым бело-голубой глиной на глубине 90–100 см, керн из оз. Лача – оливковым илом без маркирующего горизонта. При скорости илонакопления 0.2 в оз. Воже и 0.4 мм/год в оз. Лача ориентировочный возраст илов в кернах различается в ~2 раза – 4450 и 2500 лет соответственно. Возраст сантиметровых слоев в керне оз. Воже оценивается в ~50, оз. Лача – ~25 лет.

Верхние слои кернов (0–15 см) были сильно обводнены, нижележащие отложения характеризовались уплотненной консистенцией. Влажность ила в оз. Воже была в пределах 65.8–89.1%, воздушно-сухая объемная масса – 0.12–0.44 г/см^3, в оз. Лача – 76.1–88.0% и 0.13–0.28 г/см^3 соответственно. В нижней части керна оз. Воже в отложениях бело-голубой глины влажность понижалась до 37–46%, а объемная масса повышалась до 0.76–1.06 г/см^3. Средние значения водно-физических показателей оливкового ила в обоих озерах достоверно не различались (табл. 1).

Содержание Хл + Ф в керне оз. Воже изменялось от 35.1 до 236 (94.2 ± 3.3), в оз. Лача – от 58.3 до 119 (83.8 ± 1.3) мкг/г сухого осадка (рис. 1, 2). Коэффициент вариации концентраций Хл + Ф в керне оз. Воже заметно превышал таковой оз. Лача. Другие показатели содержания осадочных пигментов были сопоставимыми для обоих озер или незначительно выше в оз. Воже (табл. 1).

Вертикальный профиль содержания Хл + Ф, выраженного в разных единицах, в керне оз. Воже характеризуется увеличением показателя от нижних слоев к верхним (рис. 1), в оз. Лача – некоторым уменьшением (рис. 2). При этом, в обоих озерах динамика содержания ОВ четко не выражена, и различия не выявлены (рис. 1г, 2г). По вертикали керна вклад ОВ чаще всего характеризуется

Таблица 1. Содержание ОВ, пигментные и водно-физические характеристики всей толщи илов в кернах озер Воже и Лача (съемка в 2015 г.)

Показатель	оз. Воже		оз. Лача	
	$M \pm m$	C_v, %	$M \pm m$	C_v, %
ОВ, %	24.4 ± 0.3	13	29.5 ± 0.2	7
Хл + Ф, мкг/г сухого осадка	94.2 ± 3.3	33	83.8 ± 1.3	15
Хл + Ф, мг/г ОВ	0.38 ± 0.01	25	0.28 ± 0.0	14
Хл + Ф, мг/(м^2 мм)	19.3 ± 0.4	19	15.4 ± 0.3	17
Хл, мкг/г сухого осадка	15.7 ± 1.7	104	1.0 ± 0.1	138
Хл, % от (Хл + Ф)	14.8 ± 0.7	45	1.3 ± 0.2	145
Ф, мкг/г сухого осадка	78.4 ± 1.9	22	82.8 ± 1.3	15
Ф, % от (Хл + Ф)	85.2 ± 0.7	7.9	98.7 ± 0.2	1.9
E_{480}/E_{665}	2.43 ± 0.04	17	3.62 ± 0.03	16
$E_{480}/1.7E_{665к}$	1.57 ± 0.03	16	2.15 ± 0.02	9
Влажность, %	81.2 ± 0.4	4.3	83.5 ± 0.1	1.4
Объемная масса, г/см^3	0.22 ± 0.01	22	0.18 ± 0.0	8.3

Примечание: M – среднее значение, m – ошибка среднего.

сходными величинами, но минимальное его содержание было в нижней части керна оз. Воже. Наиболее изменчива концентрация пигментов в верхних 10 см керна оз. Воже. Средние концентрации Хл + Ф, рассчитанные на сухой грунт, ОВ и на сырой грунт естественной влажности, для верхней (0–10 см) и нижней (11–100 см) частей кернов в оз. Воже превышали соответствующие значения в оз. Лача (табл. 2).

Степень деградации Хл характеризуется наиболее высокими значениями в оз. Лача, достигая 99.8% при минимальной вариабельности по вертикали (C_v = 2%). В оз. Воже вклад феопигментов максимален в подстилающем слое (97.3%) с незначительным содержанием Хл + Ф (1.3 мкг/г сухого осадка). Показатели отношения каротиноидов к Хл в кернах исследованных озер соответствуют величинам, известным для других водоемов. В оз. Воже индекс E_{480}/E_{665} варьирует от 1.48 до 3.23. Значения индекса $E_{480}/1.7E_{665к}$, отражающие соотношение каротиноидов и Хл с учетом Ф, изменяются от 0.99 до 2.01. В оз. Лача первый индекс варьирует от 2.82 до 4.30, второй – от 1.13 до 2.54. Средние значения индексов в керне оз. Воже заметно меньше, чем в оз. Лача (табл. 1). Различия озер по степени деградации пигментов сохраняются при сравнении верхней и нижней частей кернов – в обеих частях керна оз. Воже относительное содержание феопигментов меньше, чем в оз. Лача (табл. 2).

Содержание Хл + Ф в керне оз. Воже соответствует типологическим показателям отложений: коэффициент детерминации (R^2) пигментов с влажностью – 0.67, с объемной массой – 0.72, с содержанием ОВ – 0.52. Однако в керне оз. Лача зависимость между пигментными и типологическими характеристиками не обнаружена, что подтверждается незначительной вариабельностью величин.

В оз. Воже отмечено наиболее интенсивное увеличение содержания Хл + Ф в расчете на сухой грунт за последние 500 лет (верхний 10-сантиметровый слой), а также 4 тыс. лет тому назад (нижний 20-сантиметровый слой) (рис. 1). В оз. Лача, напротив, динамика концентрации пигментов более хаотична с заметным общим трендом понижения концентраций Хл + Ф к настоящему времени от начала рассматриваемого периода (2.5 тыс. лет назад).

Скорость накопления пигментов (Хл + Ф) в среднегодовом слое отложений была неравномерной по вертикали – в оз. Воже в среднем 3.9 мг/(м^2 год), в оз. Лача – 6.2 мг/(м^2 год). Однако в верхних слоях толщиной 5 см средние годовые скорости накопления пигментов сопоставимы – в оз. Воже 5.6, в оз. Лача 5.3 мг/(м^2 год). В более глубоких слоях кернов годовая скорость

Таблица 2. Содержание ОВ и растительных пигментов в илах верхней и нижней частей кернов озер Воже и Лача (съемка 2015)

Показатель	оз. Воже	оз. Лача
ОВ, %	27.0 ± 0.6	27.2 ± 0.2
	24.1 ± 0.4	29.7 ± 0.2
Хл + Ф, мкг/г сухого осадка	156.6 ± 15.8	80.0 ± 1.6
	86.3 ± 1.8	84.2 ± 1.4
Хл + Ф, мг/г ОВ	0.57 ± 0.05	0.29 ± 0.01
	0.36 ± 0.01	0.28 ± 0.00
Хл + Ф, мг/(м^2 мм)	25.6 ± 1.9	13.1 ± 0.3
	18.5 ± 0.3	15.6 ± 0.3
Ф, % (Хл + Ф)	70.0 ± 3.1	99.2 ± 0.2
	87.1 ± 0.3	98.6 ± 0.2
E_{480}/E_{665}	1.73 ± 0.04	3.77 ± 0.04
	2.51 ± 0.04	3.60 ± 0.04

Примечание. Над чертой – для слоя 0–10 см, под чертой – для 11–100 см.

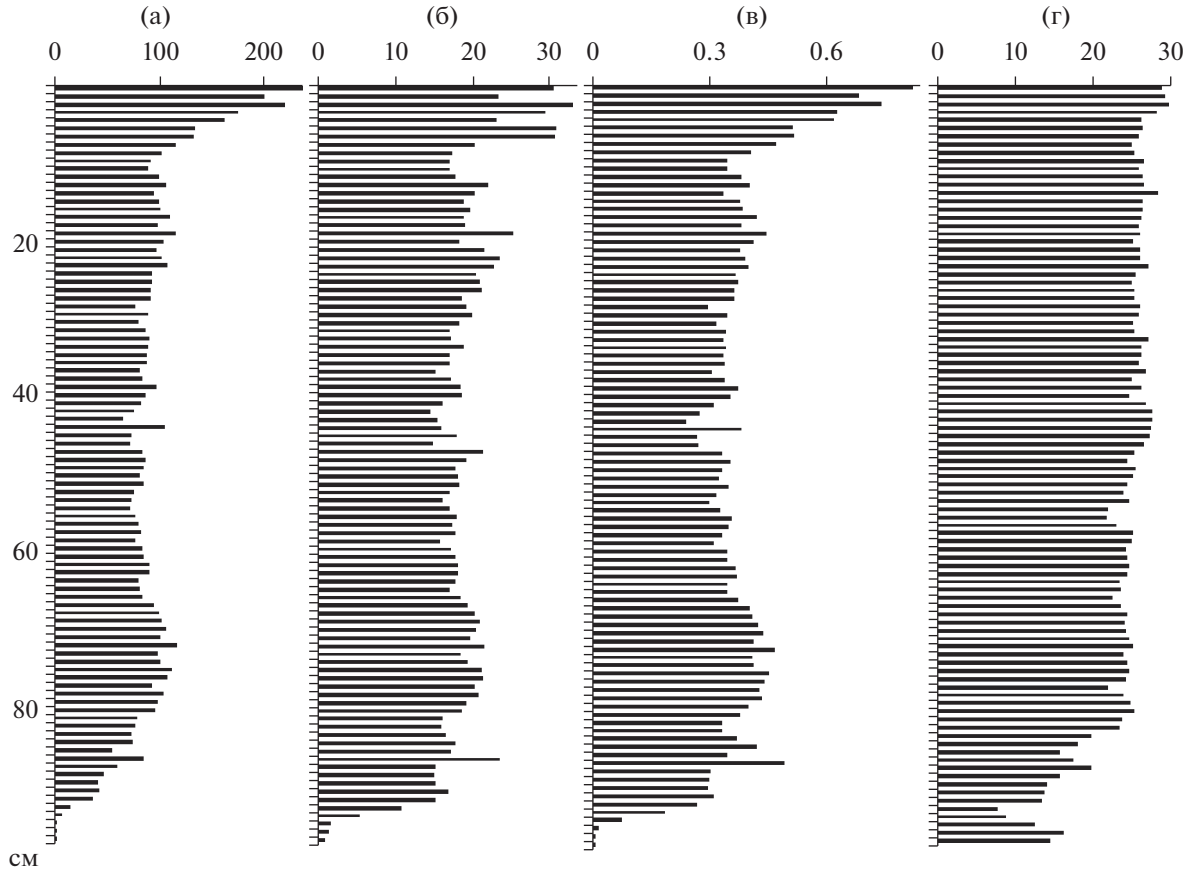

Рис. 1. Вертикальное распределение растительных пигментов и ОВ в керне отложений оз. Воже. Съемка 2015 г. По горизонтали: а – Хл + Ф, мкг/г сухого грунта; б – Хл + Ф, мг/(м^2 мм); в – Хл + Ф, мг/г ОВ; г – ОВ, % массы сухого грунта. По вертикали – длина керна, см.

накопления пигментов в оз. Лача заметно выше, чем в оз. Воже (рис. 3а). В целом, заметен тренд увеличения среднегодового содержания Хл + Ф к настоящему времени в оз. Воже и тренд уменьшения в оз. Лача. Между скоростями годового накопления пигментов в кернах озер Воже и Лача отмечен достоверный отрицательный коэффициент корреляции (–0.49), отражающий разную направленность изменений многолетней динамики продукционных процессов. Примечательно, что многолетняя динамика среднегодового накопления пигментов в сумме для озер характеризовалась повышенными величинами в последние годы (~350 лет), но общий тренд за весь рассматриваемый период не прослеживался (рис. 3б). Суммарная для двух озер скорость накопления пигментов в многолетнем аспекте варьирует незначительно от 8 до 12 мг/(м^2 год) (C_v = 9.5%) по всей вертикали керна.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В изучении эвтрофирования водных экосистем приоритетное место занимают растительные пигменты, и, прежде всего, Хл, поскольку основополагающий трофодинамический показатель – возрастание скорости первичной продукции ОВ за счет биогенных элементов – трудно оценить (Сигарева, 2012). Помимо базисных индикаторов эвтрофирования (элементы минерального питания, Хл, прозрачность), в настоящее время обращают внимание на факторы продуктивности, связанные с потеплением климата. Это, прежде всего, увеличение интенсивности ультрафиолетовой радиации и ослабление ветровой активности, а также динамика кислородного режима в водоеме, перемещение водных масс, биогенных элементов и взвеси (Мартынова, 2008; Maheaux et al., 2016; Andersen et al., 2017; Deng et al., 2018a, 2018b). Обеднение кислородом придонного слоя воды и ДО приводит к увеличению растворимости фосфорных соединений и возрастанию внутренней биогенной нагрузки, стимулирующей эвтрофирование (Мартынова, 2008; Yang et al., 2020). Создавая первичное ОВ, экосистемы могут по-разному реагировать на абиотические условия (Россолимо, 1977; Алимов, 2000; Китаев, 2007).

Доказательством эвтрофирования в процессе эволюции экосистем считается уменьшение глубины водного объекта за счет накопления осад-

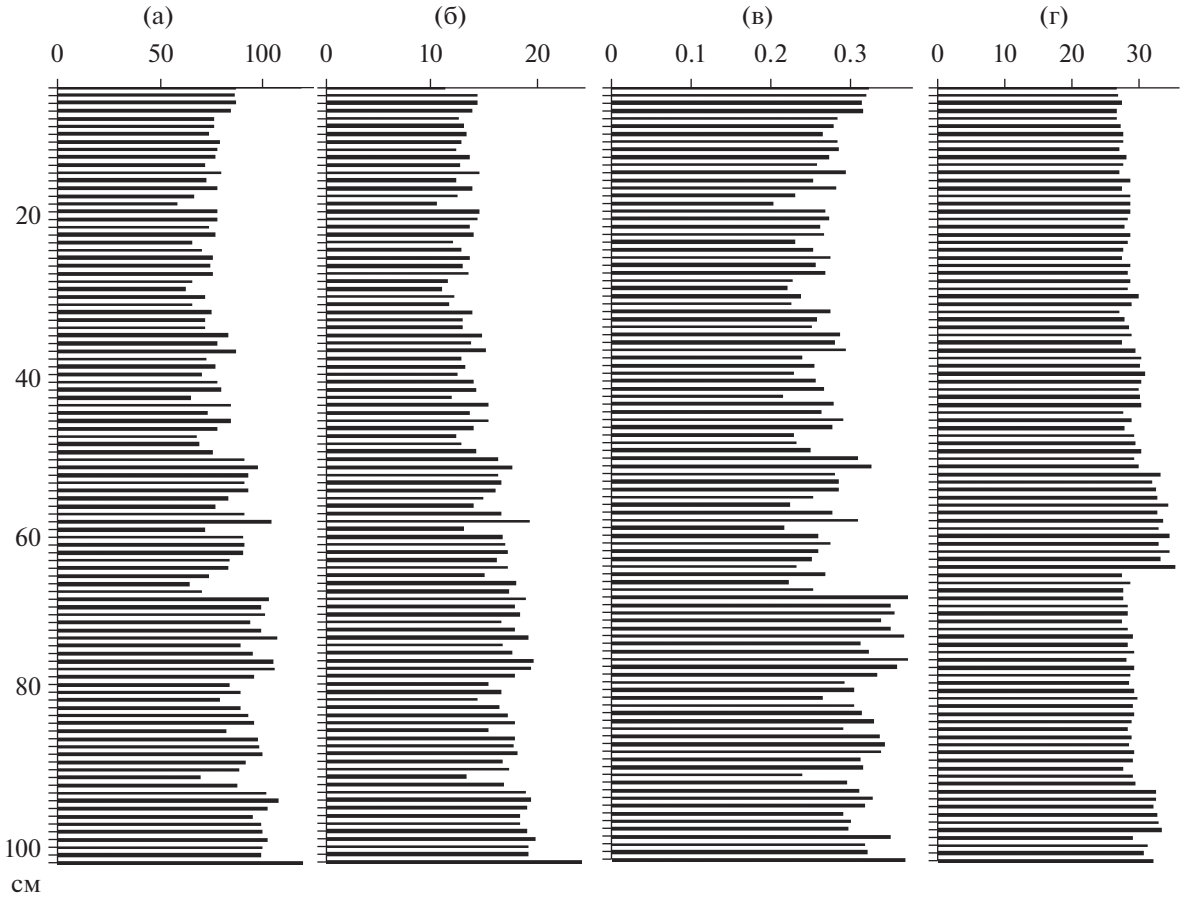

Рис. 2. Вертикальное распределение растительных пигментов и ОВ в керне отложений оз. Лача. Съемка 2015 г. По горизонтали: а – Хл + Ф, мкг/г сухого грунта; б – Хл + Ф, мг/(м^2 мм); в – Хл + Ф, мг/г ОВ; г – ОВ, % массы сухого грунта. По вертикали – длина керна, см.

ков (Даценко, 2007). Однако, в некоторых мелководных озерах интенсивная гидродинамическая активность препятствует седиментации взвеси и формированию межгодовой слоистости отложений, поэтому об эвтрофировании в таких экосистемах могут свидетельствовать среднемноголетние тренды трофических показателей, относящихся к ряду лет. К таким водоемам относится оз. Воже. Ровное дно, интенсивная ветровая активность способствуют трансседиментации, преобладанию выноса взвеси над осадконакоплением. Признаки эвтрофирования этого озера отмечены в исследованиях рыбной части биотического сообщества (Болотова и др., 1996). В нашей работе эвтрофирование оз. Воже удалось выявить, изучая динамику растительных пигментов в единственной карстовой воронке. Вертикальное распределение Хл + Ф в керне характеризовалось наиболее быстрыми изменениями в последние 500 лет и в целом положительным трендом накопления пигментов за весь рассматриваемый период продолжительностью ~4.5 тыс. лет. Характер динамики пигментов в метровом керне оз. Воже согласуется с таковым в разнотипных водоемах, в которых исследуемая толщина колонок достигала сходных величин. Анализ кернов в ряде водоемов (гипертрофное оз. Неро, мезотрофное оз. Плещеево, мезотрофное оз. Нарочь, мезотрофное Рыбинское водохранилище) показал, что вертикальное распределение растительных пигментов отражает повсеместное возрастание скорости эвтрофирования на современном этапе эволюции (Сигарева, 2012; Гусева, Иванов, 2018; Смольская, Жукова, 2019).

Совершенно иная картина отмечена для оз. Лача, в которое поступают воды оз. Воже через р. Свидь. Для оз. Лача характерно преобладание седиментации над выносом взвеси. Однако многолетняя динамика пигментов в керне не была типичной: в самой верхней части керна (≤5 см) выявлено лишь незначительное увеличение показателей содержания Хл + Ф, а для всего рассматриваемого периода (~2.5 тыс. лет) прослеживается тренд уменьшения концентраций к настоящему времени. Вертикальная изменчивость биотических показателей зависит от типа грунта (Сигарева, 2012; Yin et al., 2016), однако этот фактор не мог быть причиной различий трендов осадочных пигментов, поскольку в кернах озер оливковый ил был единственным типом грунта. Если рассматривать

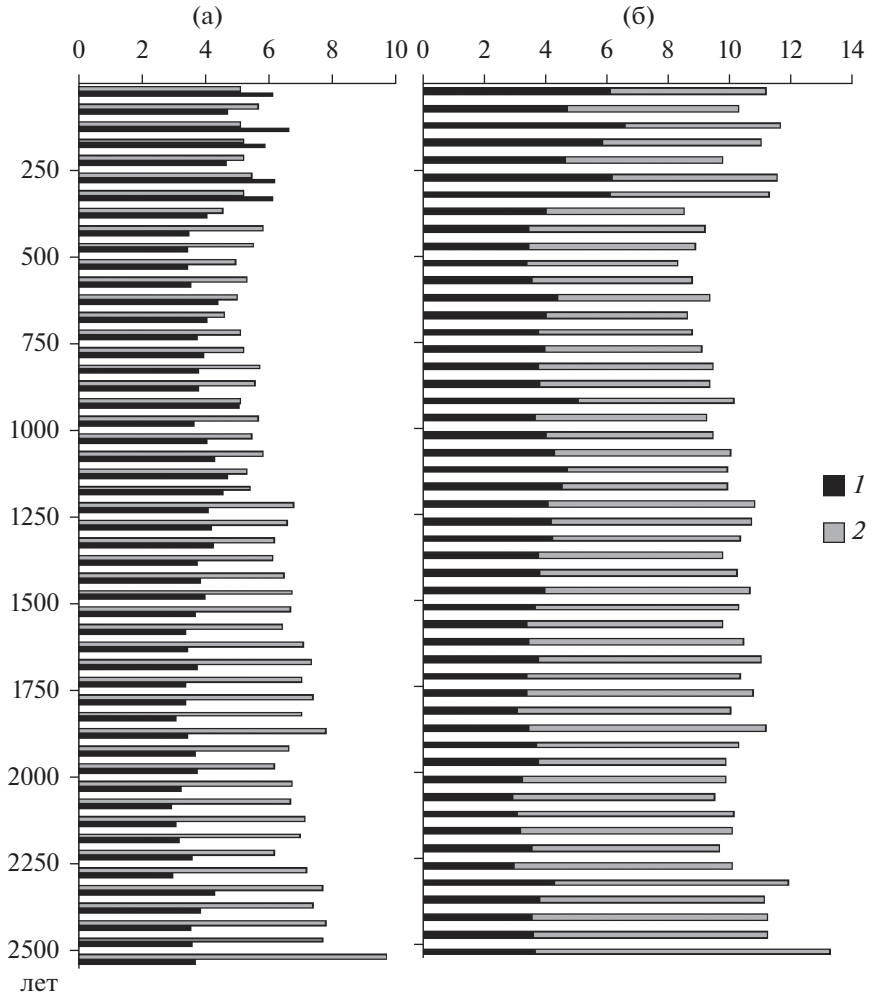

Рис. 3. Многолетняя динамика среднегодовой скорости накопления хлорофилла с феопигментами в кернах озер Воже и Лача за 2500 лет при скорости осадконакопления соответственно 0.2 и 0.4 мм/год. По горизонтали: а – скорость накопления пигментов Хл + Ф, мг/(м^2 год) в отдельных озерах, б – суммарная скорость накопления Хл + Ф, мг/(м^2 год) в озерах. По вертикали – количество лет тому назад *1* – оз. Воже, *2* – оз. Лача.

оз. Лача как часть единой водной системы с оз. Воже, то снижение концентрации пигментов в верхней части колонки в первом водоеме при увеличении этого показателя во втором можно считать итогом взаимодействия экосистем. Примечательно, что средние концентрации пигментов (в расчете на сухой грунт) в кернах с одинаковым типом грунта в обоих озерах были близкими между собой и относились к эвтрофной категории (Möller, Scharf, 1986). Однако по среднегодовой скорости накопления Хл + Ф в ДО уровень трофии оз. Лача выше, чем оз. Воже, на протяжении почти всего исследуемого периода. В последние столетия трофическое состояние озер стало сходным.

Анализ причин различий озер по характеру вертикального распределения растительных пигментов в кернах, а, следовательно, и по скорости эвтрофирования, может быть основан, прежде всего, на представлениях о роли водосбора в формировании продуктивности водоемов. Донные отложения – это не только продукт взаимодействия абиотических условий и биоты водоема, но и продукт влияния водосбора на водную экосистему (Воронцов, Спасская, 1984; Мартынова, 2007, 2008). Согласно работе (Гидрология..., 1979), площадь водосбора оз. Лача (12 130 км^2), как и водообмен (7.4 год$^{-1}$), почти в 2 раза больше, чем оз. Воже (5870 км^2 и 3.5 год$^{-1}$ соответственно), поэтому можно ожидать, что интенсивный водообмен способствует быстрой сменяемости вод в оз. Лача за счет большого количества притоков, создающих высокую внешнюю биогенную нагрузку. В то же время, усиленное зарастание оз. Лача макрофитами ограничивает гидродинамическую активность и создает условия для кислородной стратификации. По уровню концентрации пигментов в расчете на сухой грунт (~100 мкг/г) оба озера были сходными в течение длительного времени, и только в современный период концентрация пигментов в оз. Воже стала превосходить таковую в оз. Лача почти вдвое. Аналогично изме-

няется содержание пигментов в расчете на 1 м^2 и на ОВ. В то же время, оба озера характеризуются сходными годовыми скоростями накопления растительных пигментов в последние годы.

Антропогенные факторы, которые могли стать причиной масштабных изменений в экосистемах озер Воже и Лача на современном этапе эволюции – обогащение вод элементами минерального питания за счет вырубки леса, молевой сплав в XIX в., а также зарегулирование водного стока низконапорной плотиной на р. Свидь (Законнов, Чуйко, 2019). Полученные результаты дают основание полагать, что к настоящему времени продуктивность оз. Воже возросла, а оз. Лача снизилась.

Согласно предшествующим исследованиям, озера Воже и Лача различались по трофическому состоянию: оз. Воже оценивали как мезотрофное с признаками эвтрофирования по характеристикам структуры рыбного населения – снижению видового разнообразия, усилению доминирования короткоцикловых видов (Болотова и др., 1996), оз. Лача – как слабоэвтрофное по состоянию развития фитопланктона и высшей водной растительности (Катанская, Летанская, 1986). По зообентосу (Гидробиология..., 1978; Ивичева, Филоненко, 2015) и зоопланктону (Новоселов и др., 2017) оз. Лача считали эвтрофным. Данные настоящей работы дают представление о динамике трофического состояния системы озер Воже–Лача.

Выводы. Выявлен характер многолетней динамики осадочных пигментов в двух крупных мелководных озерах, сообщающихся между собой и образующих единую водную систему. Несмотря на сходство озер по геоморфологическим показателям и расположение в одной климатической зоне, тенденции изменений всех показателей содержания растительных пигментов по вертикали кернов асинхронны. К настоящему времени прослеживается тренд увеличения концентрации Хл + Ф в оз. Воже и уменьшения в оз. Лача. При каскадном расположении изученных водоемов продуктивность верхнего оз. Воже по средней скорости накопления пигментов в керне меньше, чем ниже расположенного оз. Лача. Результаты углубляют представление об эвтрофировании северных озерных экосистем, не подвергающихся антропогенному загрязнению.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по темам государственных заданий (г/р № 121051100099-5 и № 121051100104-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. Санкт-Петербург: Наука.

Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Зуянов Е.А., Терещенко В.Г. 1996. Изменение рыбной части сообщества и уловов при эвтрофировании крупного северного озера // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 4. С. 470.

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

Воронцов Н.К., Спасская И.С. 1984. Природные особенности водосборных бассейнов и морфометрия озер // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Ленинград: Наука. С. 5.

Гидробиология озер Воже и Лача (В связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). 1978. Ленинград: Наука.

Гидрология озер Воже и Лача (в связи с переброской северных вод в бассейн р. Волги). 1979. Ленинград: Наука.

Гусева О.А., Иванов А.А. 2018. Вертикальное распределение растительных пигментов в донных отложениях оз. Неро // Экология речных бассейнов: Труды IX Междунар. научно-практ. конф. Владимир: Владимир. гос. ун-т. им. А.Г. и Н.Г. Столетовых. С. 573.

Даценко Ю.С. 2007. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. Москва: ГЕОС.

Законнов В.В., Чуйко Г.М. 2019. Проблемы крупных мелководных озер гумидной зоны Европейской территории России // Озера Евразии: проблемы и пути их решения: Матер. II Междунар. конф. Часть I. Казань: Академия наук Татарстана. С. 76.

Ивичева К.Н., Филоненко И.В. 2015. Зообентос озера Воже // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 17. № 4 (4). С. 705.

Катанская В.М., Летанская Г.И. 1986. Современное состояние автотрофных сообществ оз. Лача (по наблюдениям в разные по водности годы) // Вод. ресурсы. № 5. С. 147.

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

Мартынова М.В. 2007. Связь морфометрических характеристик озер с химическим составом их донных отложений // Вод. ресурсы. Т. 34. № 4. С. 469.

Мартынова М.В. 2008. Влияние химического состава донных отложений на внутреннюю фосфорную нагрузку // Вод. ресурсы. Т. 35. № 3. С. 358.

Новоселов А.П., Студенов И.И., Козьмин А.К. и др. 2017. Видовое разнообразие и динамика показателей кормовой базы рыб оз. Лача. Часть 1. Зоопланктон // Arctic Environ. Res. Т. 17. № 2. С. 113.

Отчет о выполнении научно-исследовательской работы на тему: Исследование состояния и разработка научно обоснованных рекомендаций по восстановлению уровенного режима водной системы оз. Воже–р. Свидь–оз. Лача. 2015. Борок.

Россолимо Л.Л. 1977. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. Москва: Наука.

Сигарева Л.Е. 2012. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. и др. 2019. Признаки естественного эвтрофирования мелководного озера Неро по осадочным пигментам // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 2. С. 27. https://doi.org/10.1134/S0320965219060147

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Ложкина Р.А. 2021. Современное трофическое состояние бентали Иваньковского и Угличского водохранилищ по осадочным пигментам // Биология внутр. вод. № 2. С. 151. https://doi.org/10.31857/S0320965221020145

Смольская О.С., Жукова А.А. 2019. Вертикальное распределение производных хлорофилла и пигментные индексы в донных отложениях оз. Нарочь // Пойменные и дельтовые биоценозы голарктики: биологическое многообразие, экология и эволюция: Матер. междунар. науч.-практ. конф. С. 152.

Andersen M.R., Kragh T., Sand-Jensen K. 2017. Extreme diel dissolved oxygen and carbon cycles in shallow vegetated lakes // Proc. R. Soc. B. V. 284. № 1862. ID 20171427. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1427

Deng J., Paerl H.W., Qin B. et al. 2018a. Climatically-modulated decline in wind speed may strongly affect eutrophication in shallow lakes // Sci. Total Environ. V. 645. P. 1361. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.208

Deng J., Zhang W., Qin B. et al. 2018b. Effects of climatically-modulated changes in solar radiation and wind speed on spring phytoplankton community dynamics in Lake Taihu, China // PLoS One. 13(10):e0205260. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205260

Huo S., Ma C., Xi B. et al. 2018. Development of methods for establishing nutrient criteria in lakes and reservoirs: A review // J. Environ Sci. V. 67. P. 54. https://doi.org/10.1016/j.jes.2017.07.013

Leavitt P.R. 1993. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol. V. 9. № 2. P. 109. https://doi.org/10.1007/BF00677513

Lorenzen C.J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol., Oceanogr. V. 12. № 2. P. 343. https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343

Maheaux H., Leavitt P.R., Jackson L.J. 2016. Asynchronous onset of eutrophication among shallow prairie lakes of the Northern Great Plains, Alberta, Canada // Global Change Biol. V. 22. № 1. P. 271. https://doi.org/10.1111/gcb.13076

Möller W.A.A., Scharf B.W. 1986. The content of chlorophyll in the sediment of the volcahic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // Hydrobiologia. V. 143. № 1. P. 327. https://doi.org/10.1007/BF00026678

Smith V.H. 2003. Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems a global problem // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 10. № 2. P. 126. https://doi.org/10.1065/espr2002.12.142

Szymczak-Żyła M., Kowalewska G. 2009. Chloropigments *a* in sediments of the Gulf of Gdansk deposited during the last 4000 years as indicators of eutrophication and climate change // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. V. 284. № 3–4. P. 283. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.10.007

Swain E.B. 1985. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // Freshwater Biol. V. 15. № 1. P. 53. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00696.x

Tsugeki N.K., Kuwae M., Tani Y. et al. 2017. Temporal variations in phytoplankton biomass over the past 150 years in the western Seto Inland Sea, Japan // J. Oceanogr. V. 73. № 3. P. 309. https://doi.org/10.1007/s10872-016-0404-y

Yang C., Pan Y., Geng J. et al. 2020. Sediment internal nutrient loading in the most polluted area of a shallow eutrophic lake (Lake Chaohu, China) and its contribution to lake eutrophication // Environ. Pollut. V. 262: 114292. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114292

Yao X., Zhang Y., Zhang L., Zhou Y. 2018. A bibliometric review of nitrogen research in eutrophic lakes and reservoirs // J. Environ. Sci. V. 66. P. 274. https://doi.org/10.1016/j.jes.2016.10.022

Yin K., Zetsche E.M., Harrison P.J. 2016. Effects of sandy vs muddy sediments on the vertical distribution of microphytobenthos in intertidal flats of the Fraser River Estuary, Canada // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 23. № 14. P. 14196. https://doi.org/10.1007/s11356-016-6571-y

Zhao J., Fu G. 2019. Assessment of lake eutrophication recovery: the filtering trajectory method (FTM) and its application to Dianchi Lake, China // Environ. Monit. Assess. V. 191. № 6. P. 360. https://doi.org/10.1007/s10661-019-7492-2

Plant Pigments in Cores as Indicators of Trophy in Large Shallow Lakes Vozhe and Lacha (Russia)

L. E. Sigareva[1], *, N. A. Timofeeva[1], and V. V. Zakonnov[1]

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

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

The first data on the content of plant pigments in cores of large shallow Lakes Vozhe and Lacha located in the upper reaches of the Onega River are given. In silts of olive color of 1m length, the total concentration of chlorophyll *a* and pheopigments varied within 35–236 (94.2 ± 3.3) in Lake Vozhe and 58–118 (83.8 ± 1.3) μg/g dry sediment in Lake Lacha. The degree of chlorophyll destruction in core of Lake Lacha (98.7 ± 0.2%) was higher than in Lake Vozhe (85.2 ± 0.7%). With an average long-term sedimentation rate of 0.2 and 0.4 mm/year in Lakes Vozhe and Lacha, the total concentrations of chlorophyll *a* and pheopigments are 4.0 and 6.2 mg/(m^2 year) over 2500 years, respectively. In the recent period, the average annual rate of pigment accumulation was almost the same in the lakes (5.6 and 5.3 mg/(m^2 year)). Over the period under consideration, the different patterns of long-term dynamics of pigment accumulation in the studied lakes were found: to the present time a positive trend in Lake Vozhe and a negative trend in Lake Lacha were revealed.

Keywords: chlorophyll, pheopigments, vertical distribution, bottom sediments, trophy dynamics, Lakes Vozhe and Lacha

EDN: XPCKLG
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 264–277

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРФИТОН

УДК 574.587(275.2):591

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ЗООПЛАНКТОНЕ ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (РОССИЯ)

© 2022 г. В. И. Лазарева*

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

**e-mail: lazareva_v57@mail.ru*

Поступила в редакцию 20.11.2020 г.
После доработки 23.10.2021 г.
Принята к публикации 11.12.2021 г.

В августе–сентябре 2018 г. в полевых условиях изучена трофическая структура зоопланктона Цимлянского водохранилища (р. Дон), дана оценка продуктивности сообщества и пресса беспозвоночных хищников. Установлено, что количество зоопланктона вдвое снижается от Верхнего участка водохранилища (2.4 ± 0.8 г/м^3) к плотине Цимлянской ГЭС (1.2 ± 0.6 г/м^3), 70% биомассы формируют Copepoda. Доминируют понто-каспийская *Heterocope caspia* и вселенцы *Calanipeda aquaedulcis*, *Thermocyclops taihokuensis* и *Acanthocyclops americanus*. Суточная продукция зоопланктона варьирует в пределах 3.5–14.2 мг С/(м^3 сут) (35–142 кал/(м^3 сут)) и в среднем по водохранилищу достигает 8.4 мг С/(м^3 сут) (84 кал/(м^3 сут)). Проанализировано трофическое взаимодействие между девятью размерными группами зоопланктона. Показано, что наиболее эффективно потребляют зоопланктон (выедают 11–38% суточной продукции каждый) три вида – *Thermocyclops taihokuensis*, *Acanthocyclops americanus* и *Heterocope caspia*. Максимально уязвимы для хищников мелкоразмерные (<800 мкм) группы нехищных животных (коловратки, науплиусы и копеподиты Copepoda), выедание их продукции достигает 110–240%. В пищевой сети северной и южной частей водохранилища принципиально различаются пути передачи энергии от фильтраторов к верхнему трофическому уровню. В северной части поток энергии проходит через Cyclopoida, рыбам доступно 16–17% продукции зоопланктона, в южной части – в основном через Calanoida, для рыб доступно 45–64% продукции. Обсуждаются многолетние изменения обилия и продуктивности зоопланктона, а также значение понто-каспийских и чужеродных видов в функционировании трофической сети сообщества.

Ключевые слова: Дон, Цимлянское водохранилище, зоопланктон, структура, продуктивность, трофические взаимодействия, пресс хищных копепод, понто-каспийскые и чужеродные виды

DOI: 10.31857/S0320965222030135

ВВЕДЕНИЕ

Изучение межвидовых взаимодействий и распределения потоков энергии в трофических сетях водоемов способствуют выявлению механизмов управления состоянием экосистем, пониманию важных факторов, влияющих на модификацию трофической структуры, внедрение и распространение чужеродных видов (Hart et al., 2000; Gliwicz, 2002; Казанцева, 2003; Науменко и др., 2012; Бульон, 2019). Зоопланктон озер и водохранилищ традиционно подразделяют на три большие трофические группы: мирные (нехищные) животные фито-детритофаги, всеядные виды и стадии развития со смешанным питанием, хищники-зоофаги (Монаков, 1998; Казанцева, 2003; Бульон, 2019). При построении трофической сети используют детализацию этих групп по таксономической принадлежности (нехищные Cladocera, Copepoda, Rotifera, всеядные Copepoda, Rotifera и т.д.) до уровня доминантных видов (Бульон и др., 1999; Казанцева, 2003; Lazareva, Kopylov, 2011; Науменко и др., 2012).

Определяющими параметрами для успешной охоты всех хищников служат размер и концентрация жертв (Brandl, 1998; Gliwicz, 2002; Petchey et al., 2008). В современных работах при анализе трофических взаимодействий большое внимание уделяют также характеру распределения в пространстве хищника и его потенциальных пищевых объектов, таксономической принадлежности, морфологии, способам поиска и захвата пищи хищником, характеристикам уязвимости жертв (Boukal, 2014). Экспериментально показано (Vincent et al., 2020), что важную роль в формировании пищевой сети играют не только размерная структура зоопланктона, особенности поведения хищника и жертвы,

Сокращения: БС – Балтийская система высот; B_{zoo} – биомасса зоопланктона; C_{zoo} – суточный рацион; P_{zoo} – суточная продукция зоопланктона.

но и смена характера питания в онтогенезе (важно для копепод), а также филогенетические особенности морфологии видов, позволяющие хищникам успешно охотиться, а жертвам избегать атаки хищника.

Контроль "сверху" за развитием зоопланктона в пелагиали водоемов озерного типа часто осуществляют беспозвоночные хищники, особенно при относительно невысоком прессе рыб (Blumenshine, Hambright, 2003; Lazareva, Kopylov, 2011; Науменко и др., 2012). Существенным фактором смертности нехищного зоопланктона считают хищничество Cyclopoida (Brandl, 1998; Lazareva, Kopylov, 2011). В меньшей степени изучено влияние на сообщество хищных Calanoida. Отмечают (Монаков, 1998; Науменко и др., 2012), что ряд из них сохранили способность к фильтрации мелкого сестона (роды *Heterocope* и *Eurytemora*). В настоящей работе сделана попытка оценить воздействие хищной части популяций Cyclopoida (роды *Thermocyclops* и *Acanthocyclops*) и Calanoida (род *Heterocope*) на зоопланктон крупного водохранилища с учетом особенностей распределения хищников и жертв по акватории, способов захвата пищи хищником и доступности для него организмов зоопланктона по размеру и концентрации.

Цимлянское вдхр. заполнено в 1952–1953 гг. и функционирует уже >65 лет. Зоопланктон р. Дон до создания водохранилища не исследовали (Дзюбан, 1958). Однако его мониторинг проводят с первых лет существования водоема до настоящего времени. Установлено (Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1971а, 1974), что в 1960-х годах при массовом развитии понто-каспийских видов биомасса зоопланктона снизилась с >4 до <1.5 г/м^3. В 2015–2018 гг. произошло увеличение биомассы до уровня конца 1950-х годов (~2 г/м^3) (Голоколенова и др., 2019; Lazareva, Sabitova, 2021). Трофические взаимодействия внутри зоопланктона водохранилища фактически не исследованы, эпизодически делали только оценку его продуктивности (Гламазда, 1982; Вехов и др., 2014).

Цель работы – исследовать таксономическую и трофическую структуры летнего зоопланктона водохранилища, оценить уровень его продуктивности, проанализировать трофические взаимодействия внутри сообщества и выявить значение понто-каспийских ракообразных и чужеродных видов в пищевой сети.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район работ. Цимлянское вдхр. расположено в среднем течении р. Дон в ~200 км от устья (координаты центра 47°50′ с.ш., 42°50′ в.д.). При нормальном подпорном уровне (НПУ, 36 м БС) его площадь 2700 км^2, средняя глубина 8.8 м, максимальная 30 м, скорость водообмена 1.05 год$^{-1}$ (Авакян и др., 1987). На акватории водохранилища выделяют четыре участка: Верхний, Чирской, Потемкинский и Приплотинный (Вехов и др., 2014). По степени развития фитопланктона (~50 мг/л) и концентрации хлорофилла *a* в воде (67 мкг/л) трофический статус водоема оценивают как гиперэвтрофный (Вехов и др., 2014; Минеева и др., 2020).

Методы сбора и лабораторного анализа. Зоопланктон собирали в конце августа–начале сентября 2018 г. с экспедиционного судна "Академик Топчиев" Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, в прибрежье – с лодки. Обследованы все четыре плеса водохранилища (рис. 1). Тотальные пробы зоопланктона (Cladocera, Cyclopoida, Calanoida, Rotifera) отбирали сетью Джеди с диаметром входного отверстия 12 см и нейлоновым ситом с диагональю ячеи 105 мкм. Сборы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом "StereoDiscovery-12" (Carl Zeiss, Jena). Видовой состав ракообразных и коловраток идентифицировали с использованием руководств (Кутикова, 1970; Монченко, 1974; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Боруцкий и др., 1991; Monchenko, 2008; Определитель..., 2010; Sukhikh, Alekseev, 2013). В пробах определяли численность и биомассу каждого вида, их суммарные значения для четырех таксономических групп и общие для всего зоопланктона. Биомассу рассчитывали по формулам связи индивидуальной массы с длиной тела животных (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979). Доминантные виды выделяли по их относительной биомассе (>10% общей биомассы зоопланктона).

Выделение трофических групп. Трофические группы формировали с учетом размера доминантных видов зоопланктона, способа их питания и данных о составе пищи (Мордухай-Болтовская, 1960; Гунько, Алдакимова, 1963; Papinska, 1985; Yang, Brandl, 1996; Монаков, 1998; Lazareva, Kopylov, 2011). К фильтраторам фито-детритофагам относили все виды кладоцер, за исключением *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), и все таксоны коловраток, кроме представителей рода *Asplanchna*. В эту группу включали также науплиусов всех видов Cyclopoida и Calanoida, копеподитов I–V стадий развития и взрослых особей *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 (Гунько, Алдакимова, 1963; Монаков, 1998).

К всеядным животным (полифагам) хвататели и/или фильтраторам относили копеподитов I–III стадий развития всех Cyclopoida и копеподитов IV–VI стадий развития Calanoida родов *Heterocope* и *Eurytemora*, а также коловраток рода *Asplanchna*. Хищную часть сообщества представляли облигатные зоофаги кладоцеры рода *Leptodora*, а также взрослые особи и копеподиты IV–V стадий развития циклопоидных копепод. Заметим, что взрослые Cyclopoida и их копеподиты с тре-

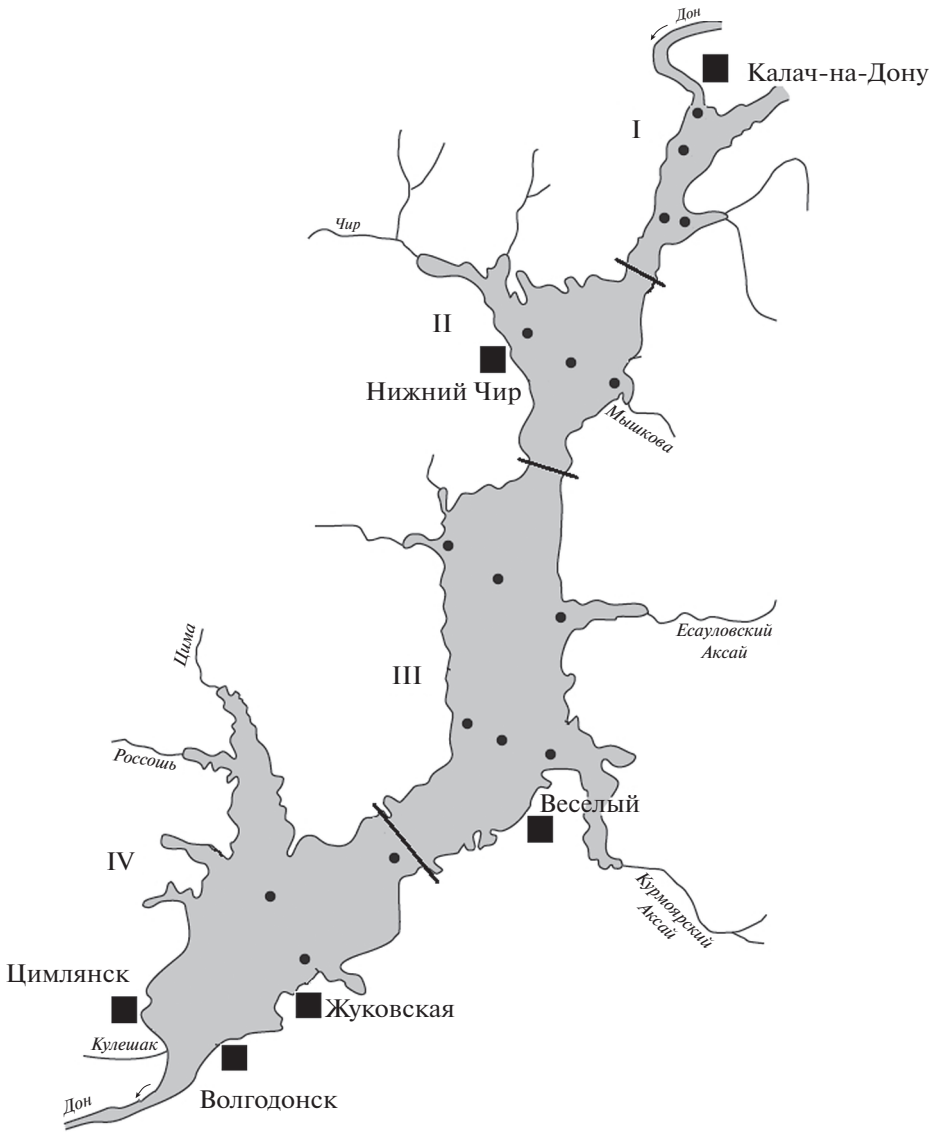

Рис. 1. Расположение станций (●) отбора проб зоопланктона в Цимлянском водохранилище. Участки: I – Верхний, II – Чирской, III – Потемкинский, IV – Приплотинный.

тьей стадии развития при недостатке животной пищи переходят на потребление детрита (Монченко, 1974; Монаков, 1998). Поэтому при оценке хищничества Cyclopoida учитывали потребление детрита (в том числе животного происхождения), которое в водохранилищах достигает 13% рациона (Lazareva, Kopylov, 2011).

Расчетные характеристики сообщества. Суточную продукцию (P) выделенных трофических групп рассчитывали на основании биомассы (B) и удельной скорости продукции (среднесезонных суточных P/B-коэффициентов): $P = P/B \times B$ (Иванова, 1985; Lazareva, Kopylov, 2011). Продукцию хищных кладоцер оценивали по рациону (при коэффициенте использования животной пищи на рост k_1 0.32), который летом достигает 40% массы тела *Leptodora* (Мордухай-Болтовская, 1960).

Суточный рацион (C) остальных животных рассчитывали по формуле: $C = P/k_1$. Принимали, что коэффициенты использования потребленной пищи на рост (k_1) для мирных животных – 0.22, для хищных и всеядных копепод – 0.16 (Бульон и др., 1999; Hart et al., 2000), для всеядных *Asplanchna* – 0.28 (Lazareva, Kopylov, 2011).

Потребление (G) хищниками различных групп зоопланктона определяли как сумму частных рационов (Lazareva, Kopylov, 2011). Эти рационы для каждого хищника (в том числе всеядных форм) рассчитывали пропорционально биомассе в водоеме потенциальных пищевых объектов, учитывая избирательность питания и доступ-

Таблица 1. Доминантные виды зоопланктона различных участков Цимлянского водохранилища в августе–сентябре 2018 г.

Таксон	Верхний		Чирской		Потемкинский		Приплотинный	
	B_{sp}	% $B_{общ}$	B_{sp}	% $B_{общ}$	B_{sp}	% $B_{общ}$	B_{sp}	% $B_{общ}$
Crustacea								
Moina micrura	1004	41	<10	<1	<10	<1	0	0
Thermocyclops taihokuensis	809	33	563	55	99	5	<10	<1
Acanthocyclops americanus	398	16	210	20	<10	<1	30	3
Diaphanosoma orghidani	125	5	140	14	<10	<1	<10	<1
Heterocope caspia	<10	<1	21	2	1078	54	288	25
Calanipeda aquaedulcis	<10	<1	20	2	200	10	772	67
Rotifera								
Asplanchna priodonta	<10	<1	0	0	302	15	<10	<1

Примечание. B_{sp} – средняя биомасса вида, мг/м^3, % $B_{общ}$ – вклад в общую биомассу зоопланктона (%), нуль – вид отсутствовал в пробах, серым цветом выделены участки с доминированием видов.

ность трофических ресурсов (концентрацию, размер жертв и их распределение по акватории). Принимали, что в водохранилищах животная пища составляет ~30% рациона коловраток *Asplanchna* и ~25% рациона всеядных копеподитов I–III стадий развития (Lazareva, Kopylov, 2011). Половина потребляемой *Asplanchna* животной пищи – инфузории (Lazareva, Kopylov, 2011), т.е. на метазоопланктон приходится ~15% рациона. Учитывали, что 43% рациона старших копеподитов *Heterocope caspia* (Sars, 1897) представляли водоросли, простейшие и мелкий сестон, потребляемые за счет фильтрационного типа питания. На основе этого рассчитывали реальное потребление (*G*) зоопланктона хищными и всеядными животными.

Уровень каннибализма копепод оценивали как отношение потребления собственной молоди хищной частью популяции к продукции всей популяции, выраженное в %. Считали, что крупные копеподы неизбирательно потребляют доступных по размеру мелких копеподитов и науплиусов. Как результат, более элиминирована молодь наиболее многочисленных видов.

Все расчеты проводили в единицах углерода. Принимали, что на долю сухой (беззольной) массы организмов планктона приходится 10% сырой, для коловратки *Asplanchna* – 5% (Обозначения..., 1972), в ней содержится 50% углерода (Dumont et al., 1975). При переходе от углерода к энергетическим эквивалентам считали, что 1 мг C = 10 кал. Средние значения характеристик зоопланктона и их ошибки рассчитывали с использованием соответствующих процедур пакета STATISTICA for Windows, v. 10 (StatSoft Russia).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Таксономическая структура. Доминантный комплекс зоопланктона Цимлянского вдхр. включал семь видов преимущественно копепод, по два–три в каждом из четырех участков (табл. 1). В верхней части водоема выше устья р. Донская царица основу биомассы зоопланктона (90%) формировали кладоцера *Moina micrura* Kurz, 1874, а также недавние вселенцы копеподы *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) и *Acanthocyclops americanus* (Marshall, 1893). В створе этой реки и Чирском плесе преобладали (75%) те же два вида копепод, а в мелководном заливе р. Чир до 14% биомассы образовывала кладоцера *Diaphanosoma orghidani* Negrea, 1982. Начиная от створа рек Аксеней–Аксай Есауловский, сначала на русле р. Дон, а ниже повсеместно, 65–95% биомассы образовывали *Heterocope caspia* и *Calanipeda aquaedulcis*. Коловратки *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 доминировали (70–75% биомассы зоопланктона) в устьях рек Аксай Курмоярский и Аксай Есауловский, в Потемкинском участке водоема их вклад в биомассу достигал в среднем 15%.

Трофическая структура. Обитающие в водохранилище фито-детритофаги с фильтрационным способом питания разделены на четыре группы. К первой группе ($Clad_F$) отнесены кладоцеры-фильтраторы, среди которых в водохранилище преобладали небольшие *Moina micrura*, *Diaphanosoma orghidani* (400–800 мкм) и в меньшем количестве присутствовали *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785) и *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785) (200–300 мкм). Вторую группу (Rot_F) представляли мелкоразмерные (100–200 мкм) коловратки седиментаторы фито-детритофаги. Среди них были многочисленны *Polyar-*

thra luminosa Kutikova, 1962, *P. major* Bruckhardt, 1900, *Keratella quadrata* (O.F. Müller, 1786) и *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892. В третью группу (Cop_{FN}) включены науплиусы всех видов Cyclopoida и Calanoida (150–400 мкм), относящиеся к мелкоразмерным копеподам фильтраторам фито-детритофагам. Копеподиты I–V стадий развития и взрослые особи *Calanipeda aquaedulcis* (600–1400 мкм) выделены в четвертую группу (Cop_{FC}) крупноразмерных копепод фильтраторов фито-детритофагов.

Всеядные животные (полифаги) разделены на три группы. Детрито- и зоофаги копеподиты I–III стадий развития Cyclopoida и Calanoida родов *Heterocope* и *Eurytemora* (Cop_{OM}) отнесены к хватателям и/или фильтраторам малого размера (400–800 мкм). Фито-детрито- и зоофаги коловратки *Asplanchna priodonta* (400–600 мкм), захватывающие пищу сравнительно крупного размера (до 250 мкм), выделены в группу мелкоразмерных всеядных седиментаторов (Rot_{OM}). Крупные (1100–1800 мкм) копеподиты IV–V стадий развития и взрослые особи *Heterocope caspia* включены в отдельную трофическую группу со смешанным способом питания (фильтрация + захват) (Cop_{OMH}). Наряду с захватом крупной пищи, виды родов *Eurytemora* и *Heterocope* способны фильтровать мелкие частицы (водоросли, простейших) (Монаков, 1998; Науменко и др., 2012). Наш подход обоснован предварительной оценкой пищевых потребностей *H. caspia*. Расчеты показали, что без учета фильтрационного питания для функционирования данной части популяции этого вида в исследованном водоеме недостаточно пищевых ресурсов, выедание доступных групп животных может достигать 400% их продукции. Крупные (1400–1800 мкм) взрослые особи *H. caspia* недоступны другим планктонным хищникам и входят в рацион рыб.

Среди потенциально хищных животных в водохранилище доминировали всеядные копеподы-хвататели *Thermocyclops taihokuensis*, *Acanthocyclops americanus*, а также *Heterocope caspia*. Взрослые особи всех трех видов и их копеподиты в третьей стадии развития могут потреблять животную пищу (коловраток, инфузорий, мелких ракообразных и собственную молодь), при недостатке которой переходят на потребление детрита (Монченко, 1974; Монаков, 1998). Из облигатных зоофагов в водохранилище была обычна, но немногочисленна, только *Leptodora kindtii*. Хищную часть сообщества подразделяли на две группы. Крупную (2000–9000 мкм) кладоцеру *L. kindtii* относили в группу верховных хищников ($Clad_P$), недоступных для потребления другим зоопланктерам. В состав пищи *Leptodora* входят в основном мелкие Cladocera (<0.6 мм) и коловратки (Мордухай-Болтовская, 1960). Сравнительно небольшие (700–1200 мкм) взрослые особи и копеподиты IV–V стадий развития *Thermocyclops taihokuensis* и *Acanthocyclops americanus* составляли вторую группу хищных Cyclopoida (Cop_P). Размеры животных, которых могут поедать небольшие Cyclopoida, в основном <250 мкм (коловратки, науплиусы копепод, мелкие Cladocera) (Papinska, 1985; Brandl, Yang, 1996; Монаков, 1998). Таким образом, в данной работе анализировали взаимодействие девяти трофических групп зоопланктона.

Вклад в B_{zoo} отдельных трофических групп заметно отличался в разных участках водохранилища (рис. 2). В Верхнем и Чирском участках преобладали фито-детритофаги кладоцеры (14–45% B_{zoo}), мелкие всеядные копеподиты (17–44%) и хищные Cyclopoida (>30%). В середине водоема в Потемкинском участке были четко представлены все девять трофических групп, среди которых доминировали копеподиты IV–VI стадий *Heterocope caspia* со смешанным способом питания (46% B_{zoo}), всеядные коловратки *Asplanchna priodonta* (16%) и мелкие всеядные копеподиты I–III стадий (13%). В Приплотинном участке наибольший вклад в биомассу вносили копеподы фильтраторы *Calanipeda aquaedulcis* (59%), менее обильны были копеподиты IV–VI стадий *Heterocope* (19%) и мелкие всеядные копеподиты (14%).

Обилие и продукция сообщества. Основу B_{zoo} в водохранилище формировали ракообразные: Calanoida (40%), Cyclopoida (29%) и Cladocera (20%). В разных участках водоема B_{zoo} варьировала более чем вдвое (1.0–2.4 г/м^3). Максимальные ее значения регистрировали в Верхнем (≤ 4 г/м^3) и Потемкинском (≤6 г/м^3) участках, минимальные (<1.5 г/м^3) – в Чирском участке и на большинстве станций у плотины ГЭС. В целом, наибольшую B_{zoo} наблюдали в Верхнем участке водоема, наименьшую – в Чирском и Приплотинном, максимальная численность зоопланктона отмечена в Верхнем участке (табл. 2). Количество меропланктона (личинок моллюсков рода *Dreissena*) в водохранилище невелико (в среднем 6.4 ± 2.9 тыс. экз./м^3), их вклад в суммарную биомассу сообщества был <1%.

Наибольшую суточную продукцию зоопланктона (P_{zoo}) наблюдали в Верхнем (14.2 мг С/(м^3 сут)) и Потемкинском (9.1 мг С/(м^3 сут)) участках водохранилища, в Чирском и Приплотинном участках она была в 2–4 раза ниже (табл. 3). В верхних двух участках 50–75% P_{zoo} формировали фильтраторы (кладоцеры и коловратки). В двух нижних участках на их долю приходилось только 15–35%. До 50% P_{zoo} здесь образовывали всеядные коловратки *Asplanchna*, а также всеядные и хищные копеподы. Средний по акватории уровень продуктивности сообщества достигал 8.4 ± 2.5 мг С/(м^3 сут).

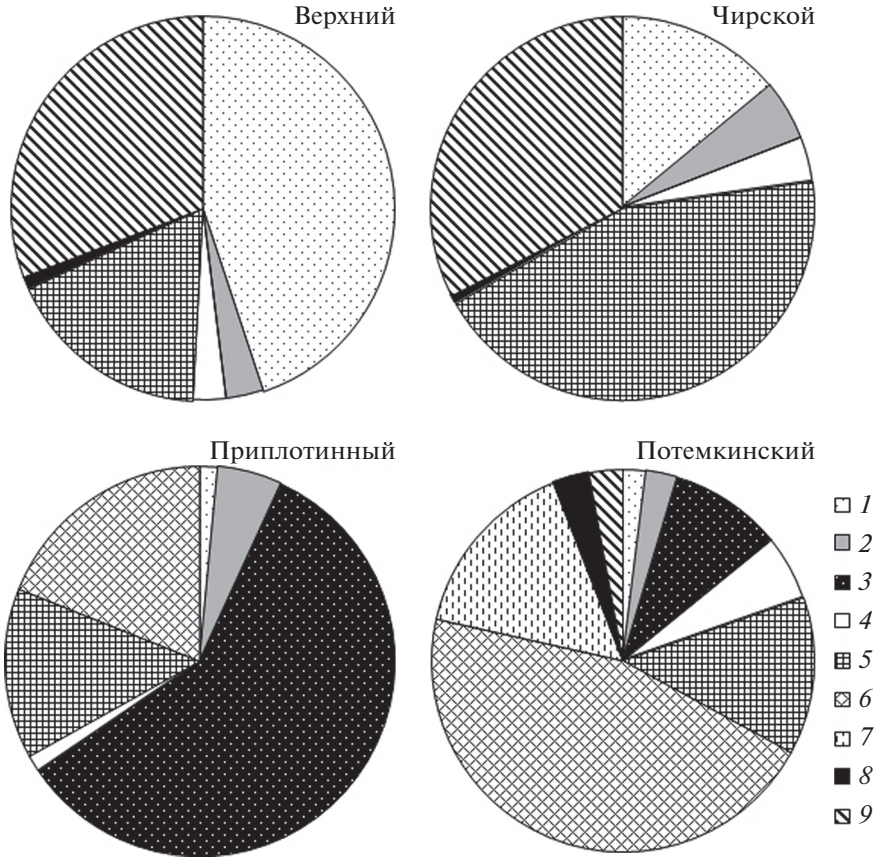

Рис. 2. Соотношение трофических групп зоопланктона (% общей биомассы) в разных участках Цимлянского водохранилища. *1* – кладоцеры-фильтраторы ($Clad_F$), *2* – науплиусы копепод (Cop_{FN}), *3* – копеподиты I–VI стадий *Calanipeda* фильтраторы (Cop_{FC}), *4* – коловратки фито-детритофаги (Rot_F), *5* – всеядные копеподиты I–III стадий Cyclopoida и Calanoida (Cop_{OM}), *6* – всеядные копеподиты IV–VI стадий *Heterocope* (Cop_{OMH}), *7* – всеядные коловратки *Asplanchna* (Rot_{OM}), *8* – хищные кладоцеры *Leptodora* ($Clad_P$), *9* – хищные копеподиты IV–VI стадий *Acanthocyclops* и *Thermocyclops* (Cop_P).

Потребление зоопланктона хищными и всеядными животными. C_{zoo} планктонных хищников в Чирском и Потемкинском участках водохранилища превышал P_{zoo}, даже за вычетом потребляемого детрита (C_{zoo}/P_{zoo} 118–175%). Продукции зоопланктона, в целом, было достаточно для хищников в Верхнем и Приплотинном участках (C_{zoo}/P_{zoo} 88 и 57% соответственно). В среднем по водоему отношение C_{zoo}/P_{zoo} достигало 104%, рацион хищного зоопланктона превышал продукцию нехищного в 1.6–2.8 раза почти по всей акватории водохранилища. Факт, что в Цимлянском вдхр. рацион хищного зоопланктона превышает продукцию фильтраторов, отмечали уже в 1970-х годах (Гламазда, 1982). Однако не вся продукция зоопланктона доступна для планктонных беспозвоночных хищников. Также большинство хищников в планктоне водоема представлены видами, способными при недостатке животной пищи переходить на питание детритом, некоторые – водорослями. Поэтому реальное потребление зоопланктона с учетом доступности по размеру, распределения жертв по акватории и способности хищников к смене способа добывания пищи оказалось существенно ниже (табл. 4).

По концентрации (70 ± 15 тыс. экз./м^3) и размерным характеристикам (длина тела 100–700 мкм) наиболее доступны для большинства планктонных хищников коловратки, науплиусы и мелкие копеподиты I–III стадий развития. В среднем по водохранилищу хищники выедали 110% продукции науплиусов, >240% продукции копеподитов и 123% продукции коловраток. В Верхнем и Чирском участках водоема высоким было потребление хищными Cyclopoida кладоцер-фильтраторов (≤50% их продукции), а также друг друга (156–207% их продукции). Последнее объясняется низкими продукционными возможностями копепод и широким спектром линейных размеров особей старших возрастных групп родов *Thermocyclops* и *Acanthocyclops* (0.7–1.8 мм), что при совместном обитании позволяет крупному виду поедать мелкого.

Таблица 2. Численность (над чертой, тыс. экз./м^3) и биомасса (под чертой, г/м^3) зоопланктона Цимлянского водохранилища в августе–сентябре 2018 г.

Участок	Cladocera	Cyclopoida	Calanoida	Rotifera	Сумма	Велигеры *Dreissena*
Верхний	87 ± 45 / 1.16 ± 0.70	238 ± 149 / 1.21 ± 0.69	0.6 ± 0.3 / <0.01	69 ± 49 / 0.07 ± 0.05	395 ± 179 / 2.44 ± 0.77	<0.5 / <0.01
Чирской	12 ± 5 / 0.16 ± 0.03	161 ± 48 / 0.77 ± 0.24	8.3 ± 3.7 / 0.06 ± 0.02	45 ± 18 / 0.04 ± 0.01	226 ± 63 / 1.03 ± 0.24	1.2 ± 0.6 / <0.01
Потемкинский	4 ± 2 / 0.10 ± 0.04	15 ± 8 / 0.14 ± 0.01	69.0 ± 23.3 / 1.33 ± 0.69	134 ± 48 / 0.42 ± 0.17	223 ± 64 / 1.99 ± 0.82	14.0 ± 7.0 / 0.02 ± 0.01
Приплотинный	3 ± 1 / 0.02 ± 0.01	24 ± 10 / 0.04 ± 0.01	69.6 ± 27.6 / 1.07 ± 0.64	24 ± 12 / 0.02 ± 0.01	121 ± 32 / 1.16 ± 0.65	4.7 ± 1.3 / 0.01 ± 0.002
Все водохранилища	26 ± 14 / 0.36 ± 0.19	100 ± 42 / 0.51 ± 0.20	40.6 ± 12.6 / 0.71 ± 0.31	80 ± 24 / 0.19 ± 0.08	247 ± 53 / 1.77 ± 0.38	6.4 ± 2.9 / 0.01 ± 0.004

Таблица 3. Суточная продукция (P_{zoo}, мг С/(м^3 сут)) зоопланктона различных участков Цимлянского водохранилища в августе–сентябре 2018 г.

Показатель	Верхний	Чирской	Потемкинский	Приплотинный	Все водохранилище
$Clad_F$	9.1	1.2	0.3	0.2	2.6
Cop_{FN}	0.8	0.6	0.5	0.6	0.6
Cop_{FC}	0	0	0.4	1.5	0.5
Rot_F	1.7	0.9	2.9	0.4	1.8
Cop_{OM}	0.3	0.3	0.6	0.25	0.4
Cop_{OMH}	0	0	1.8	0.4	0.6
Rot_{OM}	0.01	0	1.9	0.03	0.7
$Clad_P$	0.2	0.1	0.4	0.03	0.2
Cop_P	2.1	1.3	0.3	0.1	1.0
Сумма P_{zoo}	14.2	4.4	9.1	3.5	8.4
P_{pred}	2.3	1.6	3.4	0.6	2.2
P_{n_pred}	11.9	2.8	5.7	2.9	6.2
P_{pred}/P_{n_pred}, %	29	59	57	21	35

Примечание. Здесь и в табл. 4–5 фильтраторы: $Clad_F$ – кладоцеры, Cop_{FN} – науплиусы копепод, Cop_{FC} – копеподиты I–VI стадий *Calanipeda*, Rot_F – коловратки; всеядные животные: Cop_{OM} – копеподиты I–III Cyclopoida и Calanoida, Cop_{OMH} – копеподиты IV–VI стадий *Heterocope*, Rot_{OM} – коловратки *Asplanchna*; хищники: $Clad_P$ – кладоцеры *Leptodora*, Cop_P – копеподиты IV–VI стадий *Acanthocyclops* и *Thermocyclops*; P_{pred} – продукция хищников, P_{n_pred} – продукция нехищного зоопланктона.

Тот факт, что хищники выедали >100% суточной продукции ряда групп зоопланктона, указывает на поглощение ими части биомассы жертв. Это способствует обычному осеннему снижению количества зоопланктона. Для сравнения, в Рыбинском вдхр. во второй половине лета также отмечено максимальное потребление хищниками P_{zoo} (Lazareva, Kopylov, 2011). Кроме того, в расчетах не учтено, что хищники могли использовать дополнительные ресурсы простейших и мейобентоса, что снижало их пресс на метазоопланктон. Также возможно, что доля детрита в питании хищных Cyclopoida в мелководном Цимлянском вдхр. была выше заложенной в расчеты (13%).

Пресс хищников. Оценка воздействия на сообщество отдельных видов хищников показала, что наиболее эффективными потребителями зоопланктона в водохранилище были три вида копепод. Многочисленные *Thermocyclops taihokuensis* (140–190 тыс. экз./м^3), *Heterocope caspia*

Таблица 4. Суточное потребление зоопланктона планктонными хищниками (G_{zoo}, мг С/(м^3 сут))* в различных участках Цимлянского водохранилища в августе–сентябре 2018 г.

Показатель	Верхний	Чирской	Потемкинский	Приплотинный	Все водохранилище
$Clad_F$	4.50	0.76	0.26	0.08	1.40
Cop_{FN}	0.70	0.83	0.56	0.54	0.66
Cop_{FC}	0	0	0.10	0.12	0.06
Rot_F	3.10	2.28	3.28	0.21	2.22
Cop_{OM}	0.81	1.15	1.57	0.36	0.97
Cop_{OMH}	0	0	0	0	0
Rot_{OM}	0	0	0.35	0	0.09
Cop_P	3.27	2.69	0.78	0.04	1.70
$Clad_P$	0	0	0	0	0
Сумма G_{zoo}	12.4	7.7	6.9	1.4	7.1
G_{zoo}/P_{zoo},%	87	175	76	39	85

Примечание. * С учетом доступности зоопланктеров по размеру, их концентрации и фильтрационного способа питания *Heterocope caspia*, нуль – группа отсутствует или недоступна планктонным хищникам, G_{zoo}/P_{zoo}, % – доля потребляемой беспозвоночными хищниками продукции зоопланктона.

(20–50 тыс. экз./м^3) и *Acanthocyclops americanus* (20–45 тыс. экз./м^3) выедали в среднем 11–38% суточной P_{zoo} (табл. 5). Крупная, но малочисленная (10–500 экз./м^3) *Leptodora kindtii* потребляла только 6% P_{zoo}. В Верхнем и Чирском участках водоема суммарное выедание зоопланктона двумя видами Cyclopoida достигало 80–150% P_{zoo}. В Потемкинском и Приплотинном участках, где массовым видом копепод была *Heterocope caspia*, потребление зоопланктона было существенно ниже (22–36% P_{zoo}). К тому же здесь основу фильтраторов составляла крупная (до 1.4 мм) *Calanipeda aquaedulcis*, ее копеподиты с IV стадии развития фактически не доступны перечисленным беспозвоночным хищникам. Индивидуальное суточное потребление зоопланктона копеподами было минимальным (6% массы тела) у *Heterocope caspia*. Для *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 оно достигало 19% массы тела, для *Thermocyclops* и *Acanthocyclops* – 30–32%.

Потоки энергии в трофической сети зоопланктона и пищевая обеспеченность рыб-планктофагов. В Верхнем и Чирском участках водохранилища основной поток энергии от фильтраторов к верхнему трофическому уровню проходил через циклоидных копепод (рис. 3а, 3б). Более 70% продукции их копеподитов потребляли взрослые особи двух видов *Thermocyclops taihokuensis* и *Acanthocyclops americanus*. Между ними формировались "циклические" взаимодействия (вид А потребляет вид Б и наоборот). Теоретически больший уровень хищничества свойственен крупному *A. americanus*, однако реально сравнительно небольшой, но многочисленный *Thermocyclops taihokuensis* выедал ~60% суммарной продукции обоих видов. Уровень каннибализма также был выше в многочисленной популяции *T. taihokuensis* (27–43% собственной продукции). В популяции *Acanthocyclops americanus* в результате каннибализма элиминировалось 12–16% продукции. Рыбам в Верхнем участке водоема было доступно 24 кал/(м^3 сут) (17% P_{zoo}). В основном это кладоцеры-фильтраторы *Moina micrura* (16 кал/(м^3 сут)), хищная *Leptodora kindtii* (2 кал/(м^3 сут)) и часть продукции копеподитов IV–V стадий Cyclopoida (25%, или 6 кал/(м^3 сут)). В менее продуктивном Чирском участке рыбы могли питаться кладоцерами *Diaphanosoma orghidani* (4 кал/(м^3 сут)) и *Leptodora kindtii* (1 кал/(м^3 сут)), а также очень небольшой частью Cyclopoida (10% продукции, или 1.6 кал/(м^3 сут)) – в сумме <7 кал/(м^3 сут) (16% P_{zoo}). Здесь рыбы-планктофаги были в 3.5 раза менее обеспечены кормовым зоопланктоном по сравнению с Верхним участком водохранилища.

В Потемкинском и Чирском участках основной поток энергии от фильтраторов к рыбам проходил через каляноидных копепод, коловраток *Asplanchna* и кладоцеру *Leptodora kindtii* (рис. 3в, 3г). Даже с учетом того, что ~60% рациона *Heterocope caspia* приходилось на водоросли и детрит, количество съеденного этим видом зоопланктона достигало >30 кал/(м^3 сут) (36% P_{zoo}). Уровень каннибализма у *H. caspia* был существенно ниже (6–10%), чем у Cyclopoida. Наиболее сложные трофические взаимодействия наблюдали в продуктивном Потемкинском участке, здесь сравнительно многочисленная (100–500 экз./м^3) *Leptodora kindtii* пе-

Таблица 5. Вклад разных видов хищников в потребление зоопланктона Цимлянского водохранилища в августе–сентябре 2018 г. (среднее для четырех участков)

Хищник	Потребление (G, мг С/(м^3 сут)) хищником продукции трофических групп и уровень его воздействия (G/P_{zoo}, %)							
	$Clad_F$	Cop_{FN}	Cop_{FC}	Rot_F	Rot_{OM}	Cop_{OM}	Cop_P	Сумма G (% P_{zoo})
Leptodora kindtii	0.12/5	0.03/5	0	0.01/1	0.09/12	0.14/34	0.15/15	0.53 (6)
Heterocope caspia	0.07/3	0.13/21	0.04/8	0.25/14	0	0.33/83	0.15/15	0.96 (11)
Acanthocyclops americanus	0.53/20	0.06/10	0.02/4	0.12/7	0	0.10/25	0.58/58	1.41 (17)
Thermocyclops taihokuensis	0.68/26	0.29/48	0	1.08/60	0	0.38/95	0.79/79	3.22 (38)
Eurytemora caspica	0.002/<1	0.03/4	0	0.07/4	0	0.03/7	0.02/2	0.14 (2)

Примечание. Над чертой – потребление (G, мг С/(м^3 сут)) хищником продукции трофических групп, под чертой – уровень его воздействия (G/P_{zoo}, %) на каждую группу; сумма G (% P_{zoo}) – суммарное потребление хищником продукции зоопланктона. Нуль – вид не входит в рацион хищника или хищник и жертва разобщены в пространстве.

рехватывала на себя значительное количество энергии (9 кал/(м^3 сут)) или 10% P_{zoo}) фито-детритофагов и всеядных животных (рис. 3в). Еще 10% P_{zoo} потребляла коловратка *Asplanchna*, ее продукция в основном доставалась рыбам (15.5 кал/(м^3 сут)). Для рыб было доступно 45% P_{zoo}, или 41.1 кал/(м^3 сут), основная часть (>60%) приходилась на взрослых особей *Heterocope caspia* (17 кал/(м^3 сут)), *Calanipeda aquaedulcis* (4 кал/(м^3 сут)) и кладоцер *Leptodora kindtii* (4 кал/(м^3 сут)). В самом малопродуктивном Приплотинном участке рыбы могли потребить 22.3 кал/(м^3 сут) (64% P_{zoo}), в основном, это копеподы последних стадий развития *Calanipeda aquaedulcis* (15 кал/(м^3 сут)) и *Heterocope caspia* (~6 кал/(м^3 сут)) (рис. 3г), недоступные беспозвоночным хищникам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В 2018 г. биомасса зоопланктона (1.8 ± 0.4 г/м^3) в гипертрофном Цимлянском вдхр. была сопоставима с таковой в эвтрофных водохранилищах Верхней Волги и Камы (1–2 г/м^3) (Лазарева, Соколова, 2015; Лазарева, 2020), но существенно выше по сравнению с мезотрофными водохранилищами Нижней Волги (0.2–1.2 г/м^3) (Малинина и др., 2016; Лазарева и др., 2018). Современный уровень биомассы зоопланктона более чем вдвое выше такового, наблюдавшегося в 1972–2013 гг. (0.8 ± 0.1 г/м^3) (Гламазда, 1974; Шевлякова, 2002; Свистунова, Саяпин, 2010; Вехов и др., 2014). Увеличение биомассы сообщества в этом водоеме регистрируют с 2015 г. (Голоколенова и др., 2019; Lazareva, Sabitova, 2021). Вероятно, это связано с массовым развитием в водохранилище крупных (длина тела 1.1–1.6 мм) ракообразных *Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis* и *Acanthocyclops americanus* (табл. 1).

В августе 2018 г. средняя суточная P_{zoo} в Цимлянском вдхр. (8.4 мг С/(м^3 сут)) была близка к отмеченной в 2009–2013 гг. (~7 мг С/(м^3 сут)), водоем характеризуют как среднекормный для рыб (Вехов и др., 2014). В современный период продукция зоопланктона водохранилища в 1.7 раза выше наблюдавшейся в 1970-х годах (~5.0 мг С/(м^3 сут)) (расчет по данным (Гламазда, 1982)). Она сопоставима со средней для августа (8 мг С/(м^3 сут)) в Рыбинском водохранилище (Лазарева, Соколова, 2015). Увеличение продуктивности зоопланктона связано с двукратным ростом продукции нехищных животных с 3 до 6 мг С/(м^3 сут), продукция хищников фактически осталась прежней (~2 мг С/(м^3 сут)) (табл. 3).

Значительную часть P_{zoo} Цимлянского водохранилища (36–84%) потребляют беспозвоночные хищники. Максимальное воздействие этих хищников на зоопланктон наблюдали в Верхнем и Чирском участках водоема, где Cyclopoida съедали >80% P_{zoo}. Рыбам было доступно 16–64% P_{zoo}, больше всего в Потемкинском и Приплотинном участках, где доминировали крупные Calanoida. На большей части акватории водохранилища рыбы могли потреблять сравнительно высокое количество P_{zoo} в абсолютном выражении (22–41 кал/(м^3 сут)). Крайне низкой (<7 кал/(м^3 сут)) обеспеченностью пищей рыб-планктофагов отличался Чирской участок. Причиной этого был высокий уровень

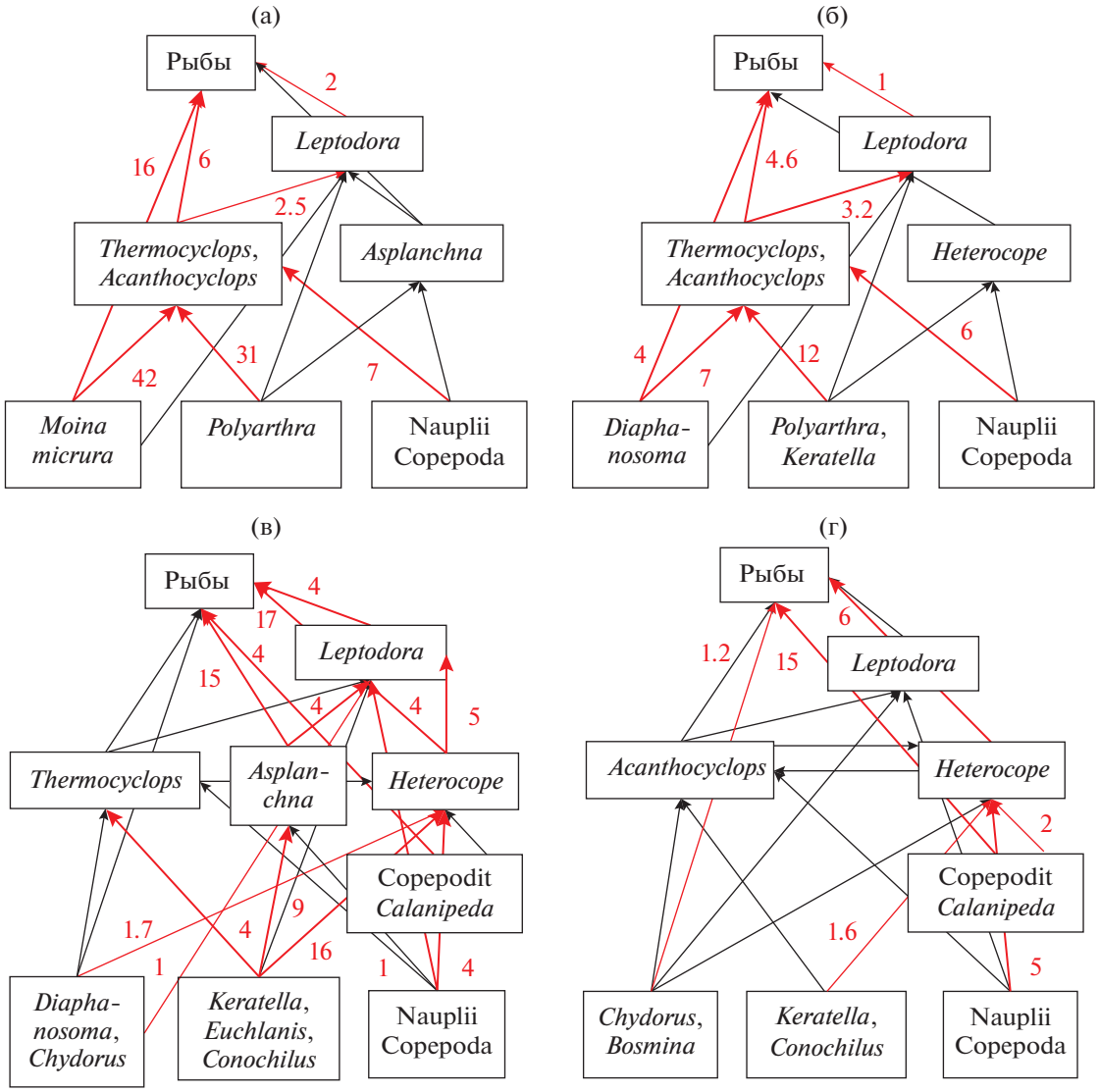

Рис. 3. Структура трофической сети основных участков Цимлянского водохранилища. а – Верхний, б – Чирской, в – Потемкинский, г – Приплотинный. Цифрами показаны основные потоки энергии (кал/(м^3 сут)), обозначенные красными стрелками.

развития Cyclopoida (75% биомассы зоопланктона). Продукционный потенциал этой группы очень мал, удельная суточная скорость продукции достигает 0.10–0.12 сут$^{-1}$ (науплиусы 0.2 сут$^{-1}$, копеподиты I–III стадии 0.06 сут$^{-1}$ и копеподиты IV–VI стадий 0.04 сут$^{-1}$) (Иванова, 1985; Петрович, 1973). Это определяет низкий уровень P_{zoo} (44 кал/(м^3 сут)), основную часть которой выедают беспозвоночные хищники, в основном, сами циклопоидные копеподы (циклические взаимодействия и каннибализм). Основу промысловых рыб Цимлянского вдхр. составляют бентофаги: лещ – 51%, серебряный карась – 17% и густера – 9% (Вехов и др., 2014). В прибрежье зоопланктоном питается молодь этих видов, в пелагиали к ним добавляется планктофаг тюлька.

В Цимлянском вдхр. в 2018 г. обнаружены пять понто-каспийских ракообразных: всеядные копеподы *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica*, кладоцеры-зоофаги *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891), *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) и *Podonevadne trigona ovum* (Zernov, 1901). В структуре зоопланктона максимальное значение имеет только многочисленная (до 128 тыс. экз./м^3) *Heterocope caspia*, в нижних двух участках водоема вид формирует 25–54% биомассы и >25% продукции сообщества. В трофической сети сообщества этой части вохранилища *H. caspia* аккумулирует основной поток энергии (~25% P_{zoo}) от фильтраторов к хищным видам и образует 30–40% P_{zoo}, доступной для рыб. В водохранилище *H. caspia* стала

многочисленной в начале 1960-х годов (Кафтанникова, 1965).

Копепода *Eurytemora caspica* обитает в водохранилище с середины 1970-х годов, ранее вид идентифицировали в составе *E. affinis* (Poppe, 1880) (Гламазда, 1982; Шевлякова, 2002; Свистунова, Саяпин, 2010; Вехов и др., 2014). В 2013 г. *E. caspica* выделена из комплекса криптических видов *E. affinis* s.l. (Sukhikh, Alekseev, 2013). В 2018 г. в зоопланктоне Цимлянского вдхр. повсеместно обнаружена только *E. caspica* (Lazareva, 2020). Численность вида локально достигает 18 тыс. экз./м^3, но его значение в структуре сообщества невелико (<5% общей биомассы, <1% P_{zoo} и 2% G_{zoo}).

Три вида понто-каспийских кладоцер обнаружены в Верхнем и Потемкинском участках водохранилища единично (<100 экз./м^3), в трофических взаимодействиях их не учитывали. Как и *Heterocope caspia*, они достигли заметного уровня развития в водоеме в 1960-х годах (Гламазда, 1969, 1971б). Все понто-каспийские виды обитают в Цимлянском вдхр. в пределах своего древнего ареала, охватывавшего нижние участки крупных притоков (рек Дон, Днепр, Буг и Дунай) Азовского и Черного морей (Мордухай-Болтовской, 1960).

Важную роль в зоопланктоне Цимлянского вдхр. играют два чужеродных вида копепод – *Calanipeda aquaedulcis* и *Thermocyclops taihokuensis*. Средиземноморская *Calanipeda aquaedulcis* вселилась в водоем из Азовского моря в конце 1950-х годов (Гламазда, 1971а). Вид относится к фильтраторам фито-детритофагам (Гунько, Алдакимова, 1963). В 2018 г. численность *C. aquaedulcis* достигала >90 тыс. экз./м^3, в Приплотинном участке водохранилища она формировала 67% биомассы зоопланктона и >50% P_{zoo}, на этот вид приходилось ~70% доступной для рыб продукции сообщества. Восточно-азиатский *Thermocyclops taihokuensis* (sin. *T. asiaticus* (Kiefer, 1932)) впервые отмечен в водохранилище в 2012 г. (Вехов и др., 2014). Значение этого вселенца чрезвычайно велико в зоопланктоне Верхнего и Чирского участков водоема, в 2018 г. его численность достигала >600 тыс. экз./м^3. Здесь он формировал 33–55% биомассы зоопланктона и 7–28% P_{zoo}, хищная часть популяции выедала 55–70% P_{zoo}.

В 2018 г. в водохранилище впервые зарегистрировано массовое развитие копеподы *Acanthocyclops americanus*. Ранее вид находили в дельте р. Дон (Свистунова и др., 2014), он обычен в водоемах юга Европейской России (Монченко, 1974). Расселение *A. americanus* в водохранилище произошло в результате расширения ареала, вид считают чужеродным, он вселился в Палеарктику из Северной Америки в прошлом веке (Alekseev et al., 2021). Этот вид, как и *Thermocyclops taihokuensis*, преобладал в Верхнем и Чирском участках водохранилища (>80 тыс. экз./м^3). Здесь он формировал 16–20% биомассы зоопланктона, 4–10% P_{zoo} и выедал 25–45% P_{zoo}.

Учет особенностей распределения хищников и жертв по акватории позволил выявить существенные различия в трофической сети отдельных участков водоема (рис. 3), которые не были бы обнаружены при глобальном объединении данных. Важность такого подхода отмечена в обзоре (Boukal, 2014). Наш анализ подтвердил большое значение фильтрационного типа питания для *Heterocope caspia*, ранее отмеченное для других представителей этого рода (Монаков, 1998). Если считать старшие возрастные стадии *H. caspia* исключительно хватателями-зоофагами (raptors), то доступной им пищи недостаточно для достижения видом доминирования в сообществе зоопланктона южной части водохранилища. К сожалению, в литературе не обнаружено сведений о прямых наблюдениях за питанием этого вида.

Смена характера питания в онтогенезе чрезвычайно важна для успешного поддержания численности популяций всеядных копепод, в первую очередь Cyclopoida (Монаков, 1998; Brandl, 1998; Vincent et al., 2020). В настоящей работе популяции *Thermocyclops taihokuensis*, *Acanthocyclops americanus* и *Heterocope caspia* разделены на три трофических группы по составу пищи, способу ее захвата, а также учтен вклад растительной пищи на разных стадиях их развития. Он составил 100% для науплиусов, 25% для копеподитов I–III стадий и от 13% для копеподитов IV–VI стадий Cyclopoida до >50% для таковых *Heterocope* и *Eurytemora*. Подобный подход апробирован нами ранее при анализе трофических взаимодействий в зоопланктоне Рыбинского вдхр. (Lazareva, Kopylov, 2011). Он позволяет более точно оценить уровень пресса на зоопланктон хищной части популяций копепод и степень их каннибализма.

Выводы. По данным 2018 г. установлено, что основу численности летнего зоопланктона Цимлянского вдхр. формируют Copepoda (60%), доминируя и по биомассе (70%). Наиболее многочисленны понто-каспийская *Heterocope caspia* и вселенцы *Calanipeda aquaedulcis*, *Thermocyclops taihokuensis* и *Acanthocyclops americanus*. Биомасса зоопланктона вдвое снижается от Верхнего участка водохранилища (2.4 ± 0.8 г/м^3) к плотине Цимлянской ГЭС (1.2 ± 0.6 г/м^3). Средний по акватории уровень продуктивности сообщества достигает 8.4 мг С/(м^3 сут) (84 кал/(м^3 сут)), наибольшая суточная продукция отмечена в Верхнем (14.2 мг С/(м^3 сут)) и Потемкинском (9.1 мг С/(м^3 сут)) участках. Анализ взаимодействия девяти трофических групп зоопланктона показал, что планктонные хищники наиболее интенсивно потребляют организмы мелкоразмерных (<800 мкм) групп (науплиусов, копеподитов

I–III стадий развития и коловраток). Наиболее эффективно выедают зоопланктон многочисленные виды копепод *Thermocyclops taihokuensis*, *Acanthocyclops americanus* и *Heterocope caspia*, каждый вид потребляет в среднем по акватории 11–38% суточной P_{zoo}. Максимальный уровень каннибализма характерен для Cyclopoida, он достигает >40% продукции собственной популяции *Thermocyclops taihokuensis* и 12–16% *Acanthocyclops americanus*. Принципиально различаются пути передачи энергии от фильтраторов к верхнему трофическому уровню в северной (Верхний и Чирской участки) и южной (Потемкинский и Чирской участки) частях водохранилища. В северной части поток энергии проходит через Cyclopoida, рыбам остается доступно от <7 до 24 кал/(м^3 сут) (16–17% P_{zoo}), в южной – в основном через Calanoida, здесь для рыб доступно 22–41 кал/(м^3 сут) (45–64% P_{zoo}).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признательна Р.З. Сабитовой (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в соответствии с госзаданием № 121051100109-1, тема “ Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.

Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Ленинград: Наука.

Бульон В.В. 2019. Моделирование биотического потока энергии в планктонном сообществе экосистемы озерного типа при участии микробиальных процессов // Биология внутр. вод. № 3. С. 3. https://doi.org/10.1134/S032096521904003X

Бульон В.В., Никулина В.Н., Павельева Е.Б. и др. 1999. Микробиальная “петля” в трофической сети озерного планктона // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 4. С. 431.

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. Санкт-Петербург: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 116.

Гламазда В.В. 1969. О полифемидах Цимлянского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 5. № 5. С. 97.

Гламазда В.В. 1971а. Динамика зоопланктона Цимлянского водохранилища (по материалам 1966–1968 гг. // Тр. Волгоградского отделения ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 5. С. 25.

Гламазда В.В. 1971б. О нахождении *Cercopagis pengoi* (Ostr.) в Цимлянском водохранилище // Гидробиол. журн. Т. 7. № 4. С. 70.

Гламазда В.В. 1974. Зоопланктон Цимлянского водохранилища в 1969–1971 гг. // Тр. Волгоградского отделения ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 8. С. 29.

Гламазда В.В. 1982. Современное состояние зоопланктона Цимлянского водохранилища и его продукция // Тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 184. С. 30.

Голоколенова Т.Б., Горелов В.П., Шевлякова Т.П., Басько Ю.В. 2019. Кормовая база Цимлянского водохранилища в 2016–2018 гг. // Проблемы устойчивого развития и экономической безопасности региона: Матер. XIV Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград; Волжский 10–11 апреля 2019 г. Волгоград: Изд-во Волгоград. гос. ун-та. С. 115.

Гунько А.Ф., Алдакимова А.Я. 1963. Материалы о питании *Calanipeda aquae-dulcis* Kritsch. (Crustacea, Calanoida) в Азовском море // Рыбохозяйственные исследования в Азовском бассейне по запасам рыб и условиям их обитания. Москва: Рыб. хоз-во. С. 3.

Дзюбан Н.А. 1958. Зоопланктон Цимлянского водохранилища // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 45. С. 51.

Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР.

Казанцева Т.И. 2003. Балансовая модель экосистемы мелкого высокоэвтрофного озера // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 2. С. 128.

Кафтанникова О.Г. 1965. Зоопланктон Цимлянского водохранилища по материалам 1955–1962 гг. // Тр. Волгоградского отделения Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 1. С. 71.

Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Ленинград: Наука.

Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2015. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биология внутр. вод. № 3. С. 30. https://doi.org/10.7868/S0320965215030092

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. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030

Лазарева В.И. 2020. Многолетние изменения состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Кама // Биология внутр. вод. № 3. С. 260. https://doi.org/10.31857/S0320965220030110

Малинина Ю.А., Джаяни Е.А., Филинова Е.И. и др. 2016. Оценка темпов многолетних изменений каче-

ственных и количественных параметров экосистемы Саратовского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования: Матер. Всерос. конф. Казань: Гос. ин-т реч. рыб. хоз-ва. С. 618.

Минеева Н.М., Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Семадени И.В. 2020. Растительные пигменты в воде и донных отложениях Цимлянского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 364. https://doi.org/10.31857/S0320965220040130

Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН.

Монченко В.І. 1974. Щелепнороті циклоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наук. думка.

Мордухай-Болтовская Э.Д. 1960. О питании хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Москва. Вып. 6. С. 21.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва: Изд-во АН СССР.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. 1987. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Ленинград: Наука.

Науменко Е.Н., Хлопников М.М., Рудинская Л.В. 2012. Потоки энергии в экосистеме Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря // Журнал Сиб. фед. ун-та. Биология. № 5. С. 184.

Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. 1972. Ленинград: Советский комитет по МБП.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Петрович П.Г. 1973. Озеро Мястро. Озеро Нарочь. Озеро Баторино // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. Москва: Наука. С. 7.

Свистунова Л.Д., Саяпин В.В. 2010. Проблема эвтрофирования Цимлянского водохранилища (Ростовская область) и новые данные о его зоопланктоне // Вестник Южного научного центра РАН. Т. 6. № 4. С. 61.

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.

Шевлякова Т.П. 2002. Современное состояние зоопланктона Цимлянского водохранилища (по материалам 1996–2001 гг.) // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе (к 50-летию Волгоградского отделения ГосНИОРХ). Санкт-Петербург: Квинта Северо-Запад. С. 46.

Alekseev V.R., Miracle M.R., Sahuquillo M., Vicente E. 2021. Redescription of *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853) and *Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863) from neotypes, with special reference to their distinction from *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892) and its invasion of Eurasia // Limnetica. V. 40. № 1. P. 57. https://doi.org/10.23818/limn.40.05

Blumenshine S.C., Hambright K.D. 2003. Top-down control in pelagic systems: a role for invertebrate predation // Hydrobiologia. V. 491. № 1–3. P. 347.

Brandl Z. 1998. Feeding strategies of planktonic cyclopoids in lacustrine ecosystems // J. Mar. Systems. V. 15. Is. 1–4. P. 87.

Boukal D.S. 2014. Trait- and size-based descriptions of trophic links in freshwater food webs: current status and perspectives // J. Limnol. V. 73 (S. 1). P. 171. https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.826

Dumont H.J., Van de Velde I., Dumont S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters // Oceologia. V. 19. P. 75.

Gliwicz Z.M. 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs // Freshwater Biol. V. 47. P. 2296.

Hart D.R., Stone L., Berman T. 2000. Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop // Limnol., Oceanogr. V. 45. № 2. P. 350.

Lazareva V.I. 2020. Distribution of *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Crustacea: Calanoida) in the water reservoirs of the Volga and Don River basins // Crustaceana. V. 93. № 3–5. P. 261. https://doi.org/10.1163/15685403-00003982

Lazareva V.I., Kopylov A.I. 2011. Zooplankton productivity at the peak of eutrophication of the plain reservoir ecosystem: the role of invertebrate predators // Biol. Bull. Rev. V. 1. № 6. P. 542. https://doi.org/10.1134/S2079086411060041

Lazareva V. I., Sabitova R.Z. 2021. Zooplankton of the Tsimlyansk Reservoir and Volga–Don Shipping Canal // Biol. Bulletin. V. 48, №. 9. P. 1473.

https://doi.org/10.1134/S1062359021090132

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. https://doi.org/10.1080/09397140.2008.10638274

Papinska K. 1985. Carnivorous and detritivorous feeding of *Mesocyclops leuckarti* Claus (Cyclopoida, Copepoda) // Hydrobiologia. V. 120. P. 249.

Petchey O.L., Beckerman A.P., Riede J.O., Warren P.H. 2008. Size, foraging, and food web structure // P. Natl. Acad. Sci. USA. V. 105. P. 4191.

Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. Bd 8. P. 71.

Sukhikh N.M., Alekseev V.R. 2013. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 317. № 1. P. 85.

Vincent F., Bertolo A., Lacroix G. et al. 2020. Trait-dependency of trophic interactions in zooplankton food webs // Oikos. Nordic Ecological Society. V. 129. № 6. P. 891. https://doi.org/10.1111/oik.06783

Yang Yu., Brandl Z. 1996. Feeding of *Acanthocyclops robustus* on zooplankton // Chin. J. Oceanol. Limnol. V. 14. № 1. P. 17.

Trophic Interactions into Zooplankton of the Tsimlyansk Reservoir Russia

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*

In August–September 2018, the trophic structure of the zooplankton of the Tsimlyansk Reservoir (Don River) was studied in the field, and the productivity of the community and the impact of invertebrate predators were assessed. It was found that the amount of zooplankton decreases by half from the Upper section of the reservoir (2.4 ± 0.8 g/m^3) to the dam of the Tsimlyanskaya HPP (1.2 ± 0.6 g/m^3), 70% of the biomass is formed by Copepoda. The Ponto-Caspian *Heterocope caspia* and invaders *Calanipeda aquaedulcis*, *Thermocyclops taihokuensis*, and *Acanthocyclops americanus* dominate in the community. The daily production of zooplankton varies in the range of 3.5–14.2 mg C/(m^3 day) (35–142 cal/(m^3 day)) and on average for the reservoir is 8.4 mg C/(m^3 day) (84 cal/(m^3 day). The trophic interaction between nine groups of zooplankton is analyzed. It has been shown that the most effective consumers of zooplankton (they consume 11–38% of daily production each) are three species of copepods *Thermocyclops taihokuensis, Acanthocyclops americanus* and *Heterocope caspia*. Small-sized (<800 μm) groups of non-predatory animals (rotifers, nauplii, and copepodites I–III of Copepoda) are most vulnerable to predators; the consumption of their production reaches 110–240%. In the food web of the northern and southern parts of the reservoir, the ways of energy transfer from filter feeders to the upper trophic level are fundamentally different. In the northern part, the flow of energy passes through Cyclopoida, 16–17% of zooplankton production is available to fish, while in the southern part, mainly through Calanoida, 45–64% of production is available to fish. Changes in the abundance and productivity of zooplankton in the long-term aspect, as well as the importance of the Ponto-Caspian and invader species in the functioning of the food web of the community are discussed.

Keywords: Don River, Tsimlyansk reservoir, zooplankton, structure, productivity, trophic interactions, impact of predator copepods, Ponto-Caspian and alien species

EDN: EKDZGY
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 278–289

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597-113.4:597.553.2

РОСТ МУКСУНА *Coregonus muksun* В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДНОСТИ р. ОБЬ

© 2022 г. А. К. Матковский[a], *, Т. А. Красноперова[a]

[a] *Тюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“Госрыбцентр”), Тюмень, Россия*

**e-mail: Matkovskiy@gosrc.ru*

Поступила в редакцию 14.05.2021 г.
После доработки 23.09.2021 г.
Принята к публикации 29.09.2021 г.

Положительное влияние на рост муксуна *Coregonus muksun* (*Pallas*) оказывают температура воды в границах избираемого оптимума, снижение концентрации рыбы, высокая степень развития кормовой базы и продолжительный период затопления поймы; из неблагоприятных факторов выделяются низкая водность и сильный летний прогрев воды в пойменно-соровой системе. В холодные многоводные годы скорость роста у половозрелого муксуна снижается. Особи поколений, рожденных в благоприятных условиях нагула и воспроизводства, в первые годы жизни отличаются более высоким темпом роста. Увеличение частоты жарких лет неблагоприятно сказывается на росте и воспроизводстве муксуна. Наиболее благоприятными для роста особей являются теплые многоводные и средней водности годы.

Ключевые слова: муксун, рост, созревание, воспроизводство, водность, температура

DOI: 10.31857/S0320965222030147

ВВЕДЕНИЕ

Для Обь-Иртышского бассейна характерны значительные годовые и сезонные колебания уровня воды, что оказывает существенное влияние на все стороны жизни рыб и через развитие и использование кормовой базы определяет темп роста особей, а также циклические изменения в численности популяций (Никольский, 1965). Рыбы разных широт, в зависимости от избираемых температур, особенностей энергетического обмена и метаболизма, по-разному реагируют на изменения в окружающей среде (Карамушко, 2007; Голованов, 2013). Происходящие климатические изменения сказываются на гидрологическом режиме водных объектов и отрицательно влияют на холодолюбивую ихтиофауну (Богданов, 2010; Герасимов, 2019; Матковский, 2019).

Хотя муксун в р. Обь до недавнего времени считался важнейшим промысловым объектом, особенности его роста в условиях изменения водности и потепления климата недостаточно исследованы (Москаленко, 1956; Замятин, 1977; Князев, Набоков, 1988; Князев, Крохалевский, 1995). Изучение этого вопроса актуально не только с точки зрения анализа происходящих изменений в условиях обитания, но и с позиции необходимости восстановления запасов муксуна, отдельные популяции вида внесены в Красную книгу РФ, а их численность продолжает снижаться.

Цель исследования – изучить особенности влияния гидрологического режима на рост муксуна р. Обь. В ходе исследования планировали изучить половые и возрастные различия в росте муксуна, а также выяснить насколько происходящие изменения могут сказываться на воспроизводстве этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения роста использовали данные биологического анализа муксуна за период 2007–2020 гг. Индивидуальный рост изучали посредством измерения радиусов чешуи (Чугунова, 1959). Измеряли краниальный (передний) и латеральный (боковой) радиусы чешуи (рис. 1). Материал, в основном, собирали в весенний период (май–июнь) во время анадромной миграции муксуна в р. Обь, проанализировано 1058 экз. рыб (табл. 1). Поскольку в период анадромной нагульно-нерестовой миграции в стаде присутствовали, главным образом, половозрелые особи, дополнительно анализировали чешую и у неполовозрелых рыб (71 экз.), пойманных в зимний период (декабрь) в Обской губе в районе пос. Яптик-Сале.

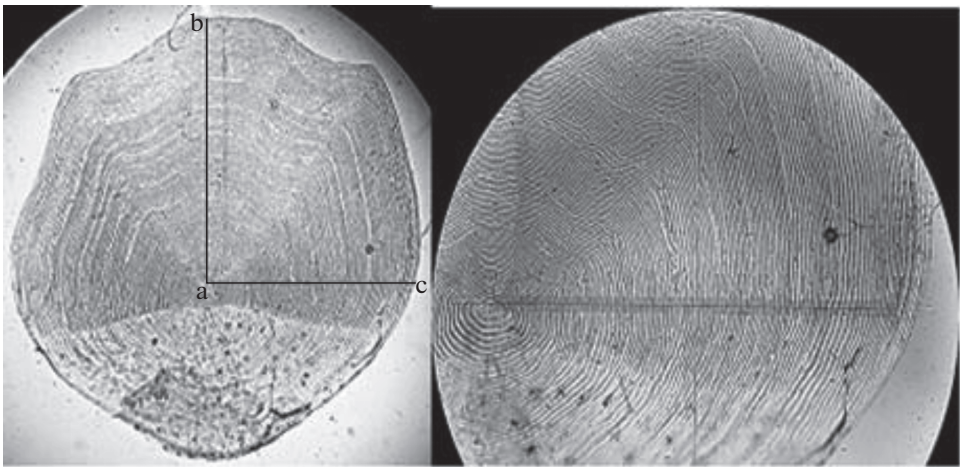

Рис. 1. Измеряемые радиусы чешуи муксуна: ab – краниальный (передний), ac –латеральный (боковой).

На основе полученных измерений строили зависимости промысловой длины рыбы от радиуса чешуи. Выбирали зависимость с наибольшей коррелятивной связью и использовали для расчетов. При вычислении коэффициентов уравнений размерный ряд представляли особи 15.1–55.7 см промысловой длины (от начала рыла до основания лучей хвостового плавника). Наиболее тесная связь зарегистрирована с латеральным радиусом чешуи (рис. 2).

Из полученного уравнения было выведено следующее соотношение для проведения обратных вычислений:

$$l_i = \frac{l r_i^{0.7269}}{r^{0.7269}},$$

Таблица 1. Места сбора и объем обработанного материала для обратных расчетов роста муксуна

Год	Место	Водный объект	Число особей, экз.
2007	У пос. Ямбура	р. Обь	60
2010	То же	То же	151
2012	»	»	131
2013	»	»	87
2014	»	»	120
2015	»	»	161
2017	»	»	180
2018	»	»	49
2019	»	»	69
2020	»	»	50
2001	У пос. Яптик-Сале	Обская губа	23
2007	То же	То же	48
Всего			1129

где l_i – промысловая длина рыбы в i-й год жизни, мм; l – промысловая длина рыбы, мм; 0.7269 – угловой коэффициент прямой; r_i – радиус чешуи до годового кольца, соответствующего году i, ок. мкм; r – радиус чешуи, ок. мкм.

Расчетные значения длины сопоставляли по критерию Стьюдента с фактическими, на основании чего был сделан вывод о допустимости использования полученного соотношения (табл. 2).

Для изучения массового роста использовали фактические и расчетные данные. Для этого вычисляли зависимости между массой и длиной рыбы. При этом учитывали различия в условиях обитания в разные годы водности (рис. 3) – отдельно для наиболее типичных маловодных (данные 2011 и 2012 гг.), средневодных (2010, 2014, 2020 гг.) и многоводных лет (2015, 2016 гг.) (рис. 4).

Поскольку обратные расчисления проводят для изучения различных линейных изменений в росте (Зубова и др., 2015), для выяснения возможности последующего получения объективного представления о массе рыбы оценивали достоверность по критерию Стьюдента. С этой целью анализировали только данные, которые не использовали для построения зависимостей. В частности, сравнивали расчетные данные с фактическими по маловодному 2006 г., средневодному 2008 г. и многоводному 2007 г. Результаты свидетельствуют об отсутствии достоверных различий между расчетными и фактическими значениями (табл. 3).

Для выяснения влияния гидрологического режима на рост рыб анализировали данные за маловодные 2004, 2005, 2011, 2012 гг., средневодные 2000, 2008, 2010, 2013, 2017 гг. и многоводные 2002, 2007, 2015, 2016 гг. Исходя из средней температуры воздуха в июне–июле в районе г. Салехард, из данного перечня к холодным годам можно отнести 2002, 2008, 2010 гг., к теплым – 2000,

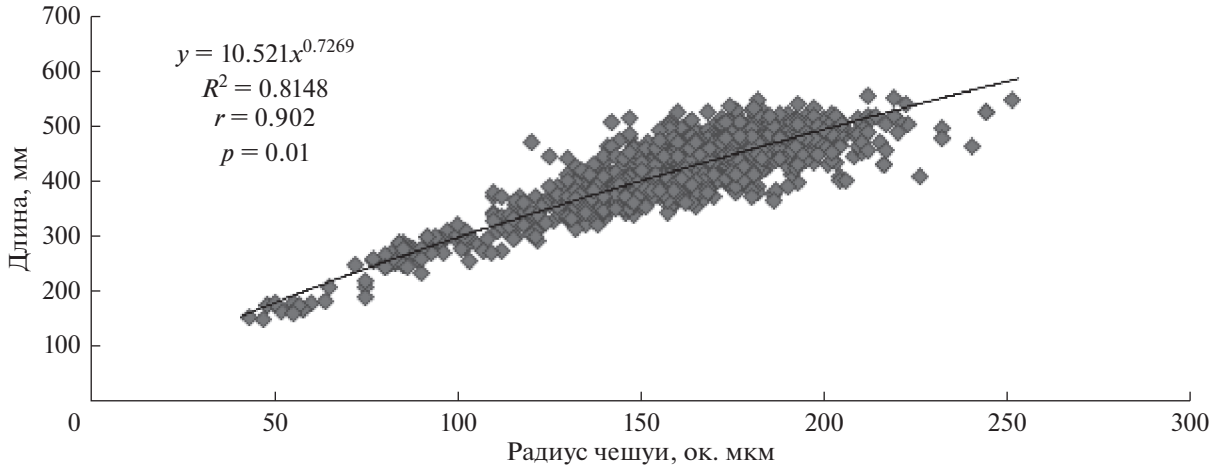

Рис. 2. Зависимость промысловой длины муксуна от радиуса чешуи.

Рис. 3. Уровень воды в створе Обь–Салехард.

2004, 2005, 2007, 2012, 2013, 2015–2017 гг., из них к сравнительно жарким – 2012 и 2016 гг. В целом, после 2011 г. количество теплых лет существенно возросло (табл. 4).

Изменения в массовом и линейном росте изучали с учетом существующих рекомендаций и посредством анализа ряда показателей: относительных приростов, средних значений массы и удельной скорости роста (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001).

Статистическую обработку проводили с использованием пакета Statistica 6.0. Корреляции считали по формуле Пирсона.

Таблица 2. Сравнение результатов расчета промысловой длины муксуна (поколения 2003 г.р.) с фактическими значениями

Возраст, лет	Фактическая длина, см	*n*, экз.	Расчетная длина, см	*t*-критерий выборки	*t*-критерий при $p = 0.01$	*n*, экз.
9	45.14 ± 0.630	24	43.18 ± 0.750	2.01	2.62	40
10	45.8 ± 0.810	17	45.46 ± 0.722	0.38	2.70	23
11	47.3 ± 0.930	7	47.21 ± 0.717	0.09	2.83	16

Примечание. *n* – число особей при измерении фактической длины; n_i – число особей для расчетов длины рыбы в i-й год жизни

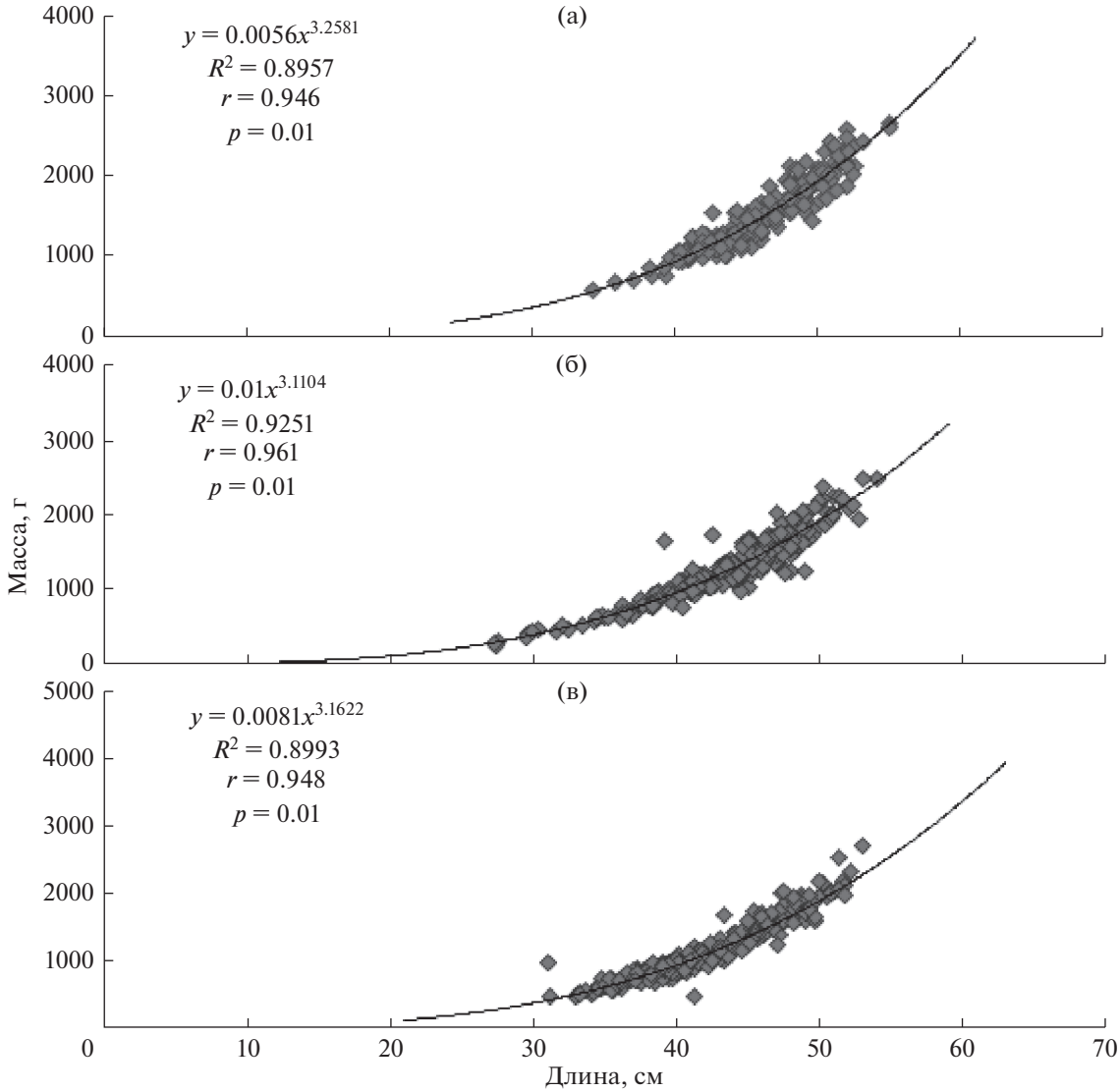

Рис. 4. Зависимости между промысловой длиной и массой тела муксуна в маловодные 2011, 2012 гг. (а), средневодные 2010, 2014 гг. (б) и многоводные 2015, 2016 гг. (в).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полученные данные по линейному росту муксуна свидетельствуют, что относительные линейные приросты муксуна резко снижаются после 5–6-годовалого возраста и становятся минимальными с 8-годовалого возраста (рис. 5). Существенного влияния на линейный рост различных фаз водности не выявлено. Поскольку в отличие от линейного роста, массовый рост, связанный степенной зависимостью с линейным, быстрее реагирует на изменения условий обитания, проведен аналогичный анализ по этому показателю. Кроме того, из-за непостоянства соотношения полов в популяции проведена возможность различий удельной скорости роста самцов и самок. Данные, представленные на рис. 6, не дали оснований говорить о половом диморфизме, и в дальнейших расчетах использованы объединенные выборки. Анализ массового роста муксуна в годы разной водности свидетельствует о тенденции к его снижению в многоводные годы, наиболее быстрый соматический рост отмечен в средневодные годы (рис. 7). Таким образом, для разных по водности лет по массовому и линейному росту прослеживаются свои особенности.

Поскольку гидрологический режим определяет условия нагула рыб и оказывает влияние на плотность рыбного населения, это сказывается и на темпе роста рыб. У большинства младших возрастных групп муксуна удельная скорость массового роста в многоводные годы заметно выше, чем в маловодные (рис. 8). В этом отношении младшевозрастные группы наиболее показатель-

Таблица 3. Сравнение фактической массы муксуна с расчетными значениями в годы различной водности

Возраст, лет	Масса фактическая	Масса расчетная, г	*n*	*t*-критерий выборки	*t*-критерий при $p = 0.01$
2006 г. (маловодный)					
8+	1358 ± 114.70	1308 ± 52.60	4	0.40	4.6041
9+	1404 ± 69.49	1340 ± 58.20	10	0.71	3.2498
10+	1419 ± 75.62	1399 ± 65.70	11	0.20	3.1693
2007 г. (многоводный)					
8+	1264 ± 49.66	1241 ± 57.90	13	0.30	3.0545
9+	1354 ± 34.31	1279 ± 38.40	25	1.46	2.7969
10+	1445 ± 30.69	1417 ± 38.11	33	0.57	2.7500
11+	1504 ± 53.41	1445 ± 64.30	14	0.71	3.0123
12+	1618 ± 29.46	1537 ± 108.90	6	0.72	4.0321
2008 г. (средневодный)					
8+	1245 ± 71.62	1236 ± 52.90	13	0.10	3.0545
9+	1430 ± 32.55	1426 ± 35.80	20	0.08	2.8609
10+	1508 ± 31.77	1494 ± 29.30	55	0.32	2.7045
11+	1757 ± 46.43	1590 ± 44.80	25	2.59	2.7969
12+	1796 ± 121.86	1659 ± 77.00	10	0.95	3.2498

ны, поскольку у их особей темп роста высокий, и энергетические вещества в основном тратятся на соматический рост. В итоге, одним из важнейших факторов, оказывающим влияние на рост, служит плотность населения. Результаты предшествующих исследований свидетельствуют, что прирост биомассы сиговых находится в прямой зависимости от периода затопления поймы, продолжительности нагула и температуры воды (Князев, Огурцова, 1988; Князев, Брусынина, 1990). Все это можно проследить на примере различных по температурному режиму многоводных лет – холодного 2002 г. (средняя температура воздуха в районе г. Салехард в июне–июле была 11.5°C) и теплых 2007 г. (13.3°C), 2015 г. (13.5°C), 2016 г. (18.1°C). В теплые годы темп роста выше, превышал таковой в холодный 2002 г. (рис. 9).

Отмечено, что многочисленные поколения, родившиеся в период или после высокой водности, в первые годы жизни отличаются более высоким темпом массового роста, который в последующем снижается. В качестве примера рассмотрим различия в массовом росте сравнительно многочисленных поколений 2002 и 2008 гг. рождения (высокой водности) и менее многочисленных 2004 и 2012 гг. рождения (низкой водности). Только после пятого года жизни малочисленные поколения начинают опережать по темпу роста многочисленные генерации (рис. 10).

Также выявлено, что у муксуна наступление возраста максимальной продуктивности не зави-

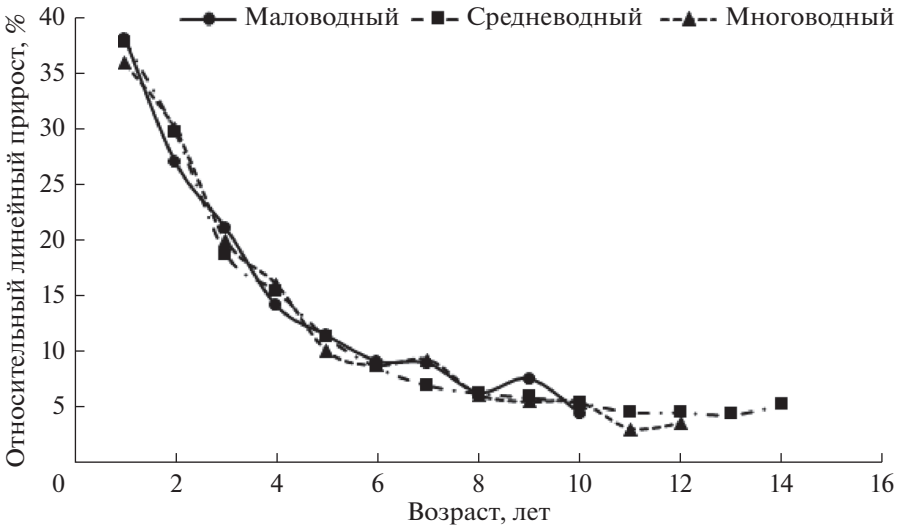

Рис. 5. Относительные линейные приросты муксуна в годы разной водности.

Таблица 4. Температура воздуха в районе г. Салехард, °С

Год	Июнь	Июль	Средняя
2000	11.7	14.7	13.2
2001	9.9	13.0	11.5
2002	8.9	14.0	11.5
2003	11.2	14.4	12.8
2004	10.8	16.7	13.8
2005	10.4	16.0	13.2
2006	11.4	14.4	12.9
2007	8.6	18.7	13.7
2008	8.6	15.3	12.0
2009	8.6	13.7	11.2
2010	8.7	13.3	11.0
2011	13.2	11.7	12.5
2012	16.2	16.0	16.1
2013	11.7	18.5	15.1
2014	11.2	11.2	11.2
2015	13.5	13.5	13.5
2016	14.1	19.4	16.8
2017	9.5	16.8	13.2
2018	9.8	16.8	13.3
2019	8.1	16.9	12.5
2020	9.9	15.5	12.7

сит от гидрологического режима р. Обь и в среднем приходится на пятый, иногда на шестой год жизни, т.е. на период до наступления половой зрелости (рис. 11).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Существенное снижение темпа линейного роста у муксуна, наблюдаемое с 6–8-годовалого возраста (рис. 5), связано, очевидно, с началом полового созревания и достижением половой зрелости, а максимальные линейные приросты, как и у других сигов (Зубова и др., 2015; Савчук и др., 2017; Шестаков, 2021), происходят в первые годы жизни (Чаликов, 1931).

Некоторое опережение темпа роста у самок в отдельные годы перед возрастом наступления половой зрелости (рис. 6), по-видимому, связано с их более интенсивным питанием, что обусловлено необходимостью накопления большего количества энергетических веществ для созревания гонад (Крохалевский, 1983). У самок, в отличие от самцов, формирование фонда половых клеток происходит в летний период (Исаков, Селюков, 2010), стимулируя их активный нагул. Кроме того, известно, что при созревании семенников расходуется гораздо меньше жира, чем при созревании яйцеклеток (Белянина, Макарова, 1965).

Снижение с определенного возраста темпа роста муксуна в многоводные годы (рис. 7, 8) обусловливается несколькими причинами. Во-первых, многоводные годы, как правило, более холодные (Лещинская, 1962; Кузикова, 1984; Семенова и др., 1989), вода медленнее прогревается. Во-вторых, они наиболее благоприятные для созревания рыб, следовательно, в этот период у половозрелых рыб происходит перераспределение части энергетических веществ на генеративный процесс, нерестовую миграцию и нерест (Белянина, Макарова, 1965; Решетников, 1966; Решетников и др., 1971; Князев, 1989; Зубова и др., 2015; Rijnsdorp et al., 2005). Подтверждается известный факт, что в многоводные годы создаются благоприятные условия для нагула и созревания муксуна (Москаленко, 1956; 1958; Замятин, 1977). Именно многоводные годы дают наиболее существенный импульс в созревании большинства особей популяций сиговых (Михайличенко, 1989, 1992; Богданов, Агафонов, 2001; Матковский, 2006; Matkovskiy, 2014; Госькова, 2016). Снижение темпа роста у половозрелых рыб в многоводье происходит, несмотря на более продолжительный период нагула в пойменной системе. Поэтому, такой нагул лишь положительно сказывается на росте молоди муксуна.

Массовое созревание сигов в многоводные годы происходит в силу благоприятных условий нагула. Для холоднолюбивой оксифильной ихтиофауны свойственно более интенсивное накопление энергетических веществ в холодные годы. Так, установлено увеличение коэффициента общей жирности сигов Чунозера (Кольский п-ов, бассейн р. Чуна) в холодные годы (Решетников и др., 1971). Аналогично в холодные годы происходит и более интенсивное накопление жира в печени наваги (Шатуновский, 1980). Поэтому неслучайно основная часть особей муксуна созревает в периоды высокой водности (Матковский, 2006), когда термический режим более низкий. Однако в настоящее время в связи с потеплением климата ситуация меняется, и многоводные годы все чаще становятся теплыми (рис. 9, табл. 4), что, по-видимому, негативно сказывается на воспроизводстве сигов и на ритме функционирования их популяций.

Таким образом, в многоводье соматический рост у половозрелого муксуна снижается из-за возрастающих энергетических трат на созревание гонад, миграцию и нерест. В период нерестовой миграции и нереста, когда муксун не питается, существенно увеличиваются затраты на активный обмен. В это время в составе крови увеличивается количество эритроцитов и повышается уровень гемоглобина (Петкевич, 1981). Особенно это выражено у самцов (Лугаськова, 1990), которые дольше задерживаются в районе нерестилищ и в большей степени истощаются (Шатуновский, 1980). Кроме того, существенно возрастают траты энергетических веществ на саму миграцию (Мельниченко, 1988). Доля таких затрат на активный обмен может достигать 80–90% (Яржомбек и др., 1977).

В годы средней и низкой водности (рис. 7) положительное влияние на рост муксуна оказывают температура воды, более высокая степень развития кормовой базы (Карзинкин, 1952; Салазкин,

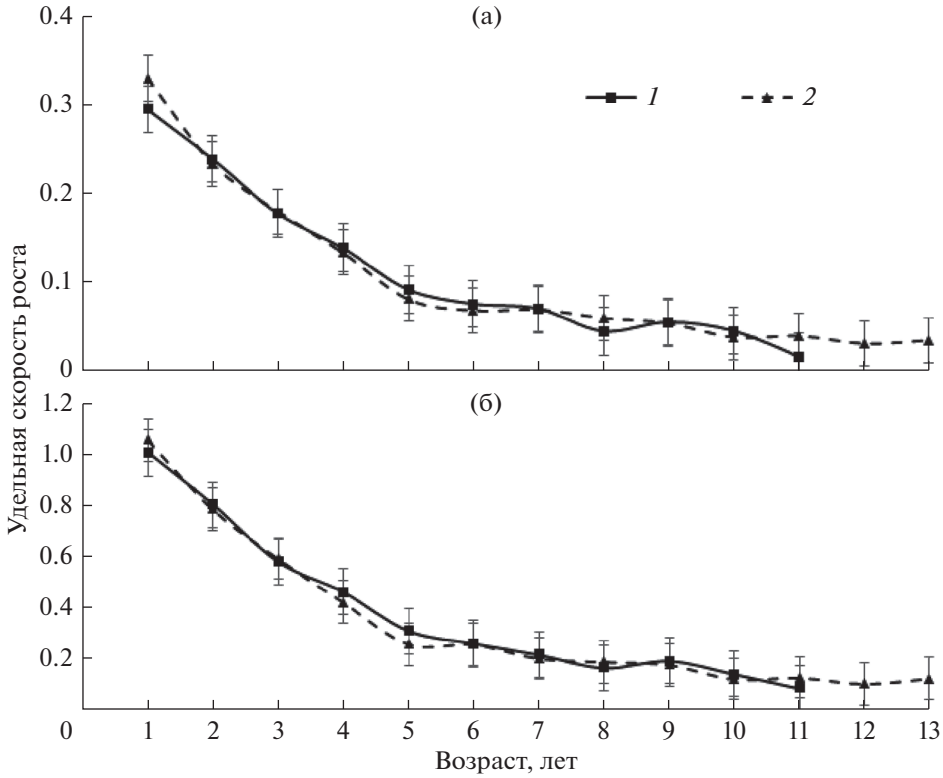

Рис. 6. Удельная скорость линейного (а) и массового (б) роста самок и самцов муксуна. *1* – самки, *2* – самцы.

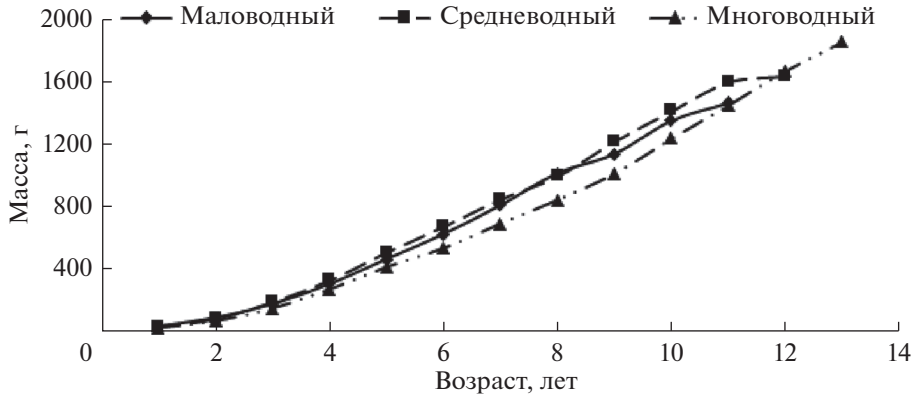

Рис. 7. Массовый рост муксуна в годы разной водности: маловодные – 2004, 2005, 2011, 2012 гг.; средневодные – 2000, 2008, 2010, 2013, 2017 гг.; многоводные – 2002, 2007, 2015, 2016 гг.

1976; Добринская и др., 1983; Семенова и др., 1989; Лелеко, 1989), а также снижение энергетических трат на созревание гонад. Поскольку в годы средней водности условия для нагула сигов лучше, чем в маловодье, то это отражается и на темпе их роста (Крохалевский, 1983). Гидрологический режим, продолжительность нагула и обеспеченность пищей оказывают влияние на рост сигов (Замятин, 1977; Шестаков, 2021). В целом по совокупности рассматриваемых факторов годы средней водности наиболее благоприятны для роста сигов, по-видимому, они оптимальны и по температурному режиму.

Полученные нами данные свидетельствуют, что наименьшую массу тела имел муксун в холодный 2002 г. (рис. 9), подтверждая вывод об увеличении темпа его роста в теплые годы. Тем не менее, более высокий прогрев воды в 2015 и 2016 гг. ухудшил условия для роста половозрелого муксуна в относительно мелководной пойменной системе и в целом неблагоприятно сказался на холоднолюбивой ихтиофауне (Матковский и др.,

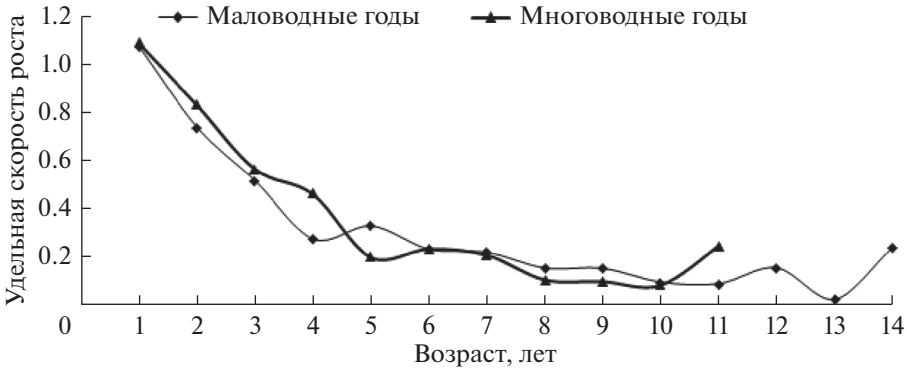

Рис. 8. Удельная скорость весового роста муксуна в годы разной водности, маловодные – 2004, 2005, 2011, 2012 гг., многоводные – 2002, 2007, 2015, 2016 гг.

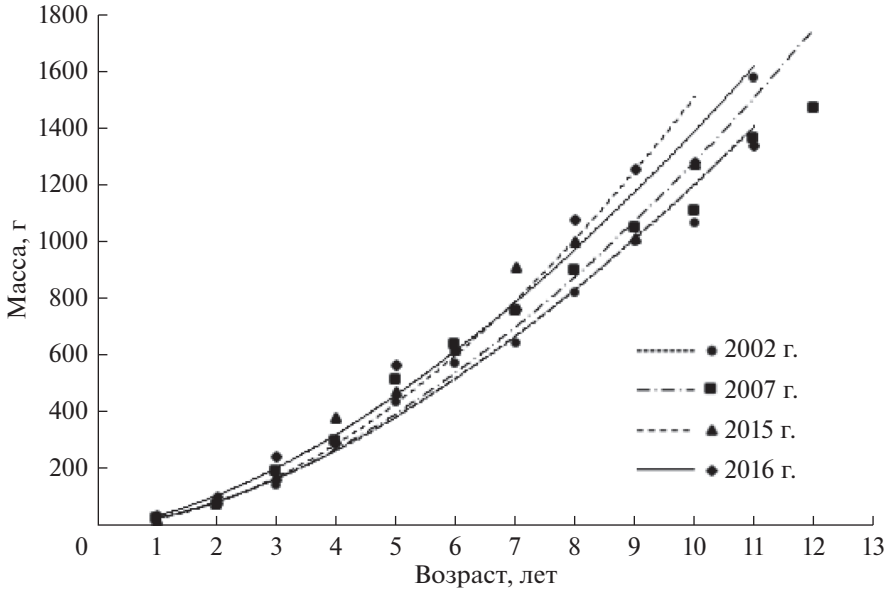

Рис. 9. Массовый рост муксуна в многоводные годы.

2017). В жаркие годы период нагула у сигов в пойменных водоемах почти прекращается при достижении температуры воды >20°C (Князев, Набоков, 1988). Молодь муксуна в районе салм Обской губы перестает питаться при температуре воды 18–20°C (Дрягин, 1948), поэтому в жаркие многоводные годы аналогично маловодным годам количество созревающих рыб сокращается. Известно, что температура определяет скорость энергетического обмена, соответственно, и темп роста (Васнецов, 1953; Винберг, Печень, 1968; Анохина, 1971; Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Рыжков, 1976; Карамушко, 2007; Князев, 2017), особенно если температура находится в границах видового избираемого оптимума (Ивлев, 1958; Шатуновский, 1980; Голованов, 2013; Голованов, Некрутов, 2018; Смирнов и др., 2020). У муксуна данная прямая связь нарушается лишь при температуре воды >21°C (Князев, Огурцова, 1988).

С увеличением температуры воды выше видового избираемого оптимума, что часто отмечается в маловодные годы, муксун прекращает активный нагул. В то же время, скорость обменных процессов продолжает сохраняться на достаточно высоком уровне. В итоге возрастающие энергетические траты не могут компенсироваться энергетическими веществами, поступающими с пищей, и темп роста снижается (Бретт, 1983). Данный эффект может прослеживаться не только в маловодные, но и в многоводные годы. Поэтому в сравнительно жаркие многоводные годы (2015 и 2016 гг.) темп роста у муксуна оказался ниже, чем в теплый 2007 г. (рис. 9). Можно сделать вывод, что годы с высоким прогревом воды неблагоприятны для созревания и формирования многочисленных

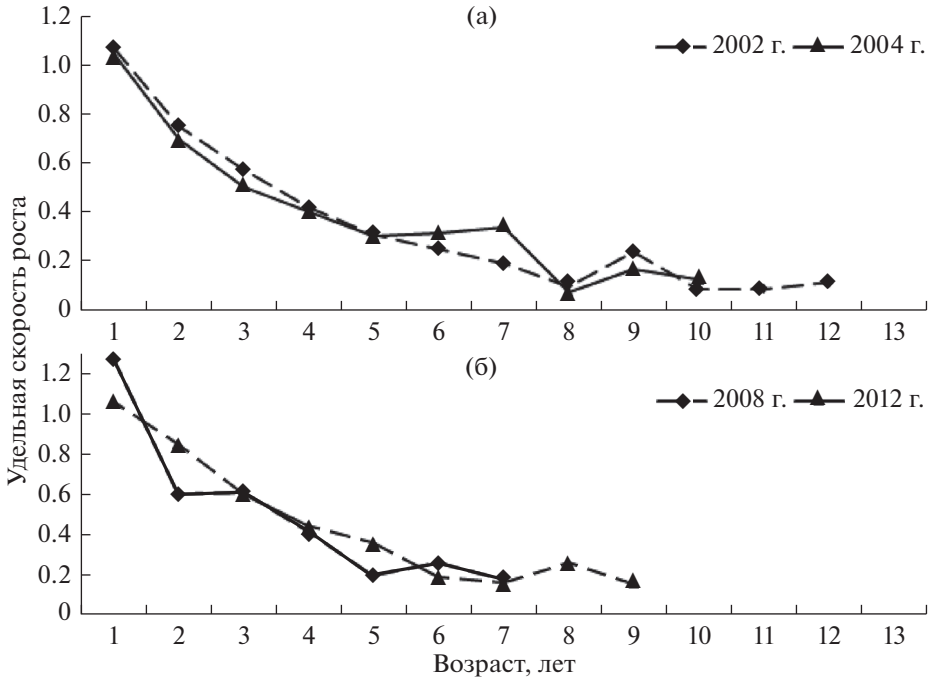

Рис. 10. Удельная скорость весового роста особей поколений муксуна 2002 и 2004 г.р. (а), 2008 и 2012 г.р. (б).

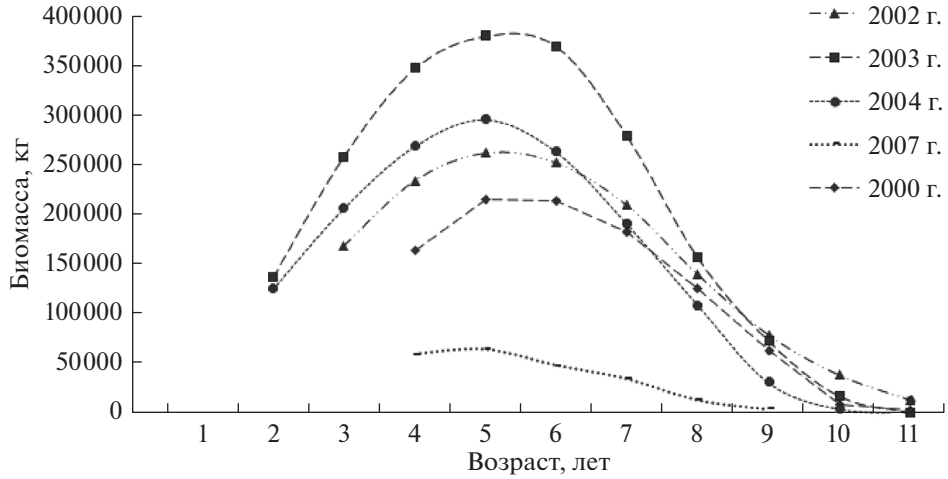

Рис. 11. Динамика биомассы отдельных генераций муксуна.

нерестовых стад муксуна. По-видимому, неслучайно в современный период роль северных нерестовых притоков р. Обь в воспроизводстве сиговых возрастает (Богданов, 2010). Предположительно, сиги заходят в эти реки, чтобы нагуливаться в более холодной воде. Для восстановления запасов муксуна актуально создание новых северных центров его воспроизводства (Никонов, 1963).

Наряду с температурой воды на рост муксуна оказывает влияние плотность популяции (Мина, Клевезаль, 1976; Силин, 1990; Дгебуадзе, 2001), а также то, в каких условиях появилось на свет поколение (рис. 8, 10). Особенно это заметно по урожайным поколениям многоводных лет и поколениям, появившимся после благоприятных условий нагула. Особи этих генераций обладают высоким стартовым потенциалом роста, темп которого снижается только со вступлением в фазу пониженной водности. В условиях низкой водности происходит не только ухудшение условий нагула рыб, но и обостряются различные конкурентные взаимоотношения. При этом темп роста у особей многочисленных генераций снижается не сразу, а с неким временным интервалом. У поколений, рожденных в неблагоприятных условиях, мы наблюдаем обратную картину – темп роста возрастает в более позднем возрасте, т.е. со вступлением генерации в фазу повышенной водности, когда концентрация рыб снижается. Схожие особенности роста регистрируют в рыбоводстве при

использовании крупного посадочного материала, полученного за счет разряженной плотности посадки (Легкодимова и др., 2019). Рассмотренная особенность роста, по-видимому, свойственна не только для муксуна, но и для большинства других видов рыб, так как для крупной молоди спектр доступного размерного состава пищи расширяется, а при увеличении концентрации рыб возрастает внутривидовая конкуренция.

Известно, что возраст максимальной продуктивности может существенно варьировать по годам (Кудерский, 1986) и зависит от скорости убыли генерации и темпа массового роста особей. У муксуна в возрасте пяти–шести лет эти процессы приводят к некому равновесному состоянию биомассы (рис. 11). Во-первых, в этот период абсолютные приросты массы заметно возрастают, во-вторых, естественная смертность до начала наступления половой зрелости постоянно снижается (Тюрин, 1972). Кульминация биомассы в более позднем возрасте не происходит из-за того, что смертность во время миграций и нереста может возрастать (Шатуновский, 1980). Ранее возраст кульминации биомассы муксуна не изучали. Возраст массового достижения половой зрелости у этого вида оценен Л.А. Зыковым (1996) как равный 7.5 годам, который, исходя из теоретических положений метода, определения естественной смертности (Зыков, Слепокуров, 1982) также должен быть близким к возрасту максимальной продуктивности (Матковский, 2014; Шибаев, 2014).

Выводы. У обского муксуна наиболее высокий темп линейного роста прослеживается до пятигодовалого возраста, половой диморфизм не выражен. Гидрологический режим оказывает существенное влияние на темп массового роста муксуна. Данное воздействие носит многогранный характер – через развитие кормовой базы, продолжительность нагула рыб, плотность населения, температурный режим, изменение скорости обменных процессов и способности особей к накоплению необходимых резервных веществ происходят те или иные изменения в росте. Существенное влияние оказывают температура воды, обеспеченность пищей и плотность населения. К наиболее значимым отрицательным факторам относятся маловодье и сильный прогрев воды в пойменно-соровой системе, приводящие к сокращению периода нагула и повышенному расходу энергетических веществ в организме рыбы. Многоводные годы благоприятны для роста, главным образом, неполовозрелого и, возможно, пропускающего нерест муксуна. Эти годы, как правило, более холодные и процесс накопления резервных веществ, необходимых для созревания половых продуктов, идет более интенсивно. Значительные затраты энергетических веществ на генеративный процесс, нерестовую миграцию и нерест снижают темп массового роста. Многоводные годы положительно сказываются на воспроизводстве муксуна. Рожденные в этот период особи на протяжении ряда лет сохраняют высокий потенциал роста. Годы средней водности наиболее благоприятны для роста муксуна – в основном, это теплые годы, с высоким развитием кормовой базы и относительно длительным периодом нагула. Дальнейшее потепление климата будет отрицательно сказываться на росте и воспроизводстве муксуна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анохина Л.Е. 1971. Об изменчивости роста онежской сельди Белого моря // Закономерности роста и созревания рыб. Москва: Наука. С. 21.

Белянина Т.Н., Макарова Н.П. 1965. Некоторые закономерности в распределении жира в организме рыб в связи с созреванием гонад // Теоретические основы рыбоводства. Москва: Изд-во “Наука”. С. 42.

Богданов В.Д. 2010. Состояние воспроизводства и динамика генераций сиговых Нижней Оби // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых: Матер. VII междунар. научно-произв. совещ. (Тюмень, 16–18 февраля 2010 г.). Тюмень: Госрыбцентр. С. 83.

Богданов В.Д., Агафонов Л.И. 2001. Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология. № 1. С. 50.

Бретт Дж.Р. 1983. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. Москва: Легк. и пищ. пром-сть. С. 275.

Васнецов В.В. 1953. О закономерностях роста рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. Москва: Изд-во АН СССР. С. 218.

Винберг Г.Г., Печень Г.А. 1968. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды // Методы определения продукции водных животных. Минск: “Вышэйшая школа”. С. 45.

Герасимов Ю.В. 2019. Изменение популяционных показателей массовых видов рыб водоемов умеренной зоны при потеплении климата // Тез. докл. XII съезда гидробиологического общества при Российской академии наук (г. Петрозаводск, 16–20 сентября 2019 г.). Петрозаводск. С. 101.

Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-Плюс.

Голованов В.К., Некрутов Н.С. 2018. К вопросу классификации пресноводных и морских рыб по отношению к температурному фактору среды // Рыбохозяйственные водоемы России: Фундаментальные и прикладные исследования: Матер. II Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 2–4 апреля 2018 г.). Санкт-Петербург: ФГБНУ “Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного хозяйства им. Л.С. Берга”. С. 414.

Госькова О.А. 2016. Итоги многолетнего мониторинга воспроизводства сиговых рыб в реке Сыня // Биология и биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: IX Междунар. научн.-произв. совещ. (Россия, Тюмень, 1–2 декабря 2016 г.). Тюмень: ФГБНУ “Госрыбцентр”. С. 22.

Добринская Л.А., Богданов В.Д., Богданова Е.Н. и др. 1983. Влияние экологических условий на воспроизводство сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби // Биологические основы рыбного хозяй-

ства Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во “Наука”. С. 155.

Дрягин П.А. 1948. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 25. Вып. 2. С. 3.

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Москва: Наука.

Замятин В.А. 1977. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы р. Оби // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна // Труды Обь-Тазовского отд. Сибирского научно-исследовательского и проектно-конструкторского института рыбного хозяйства. Нов. серия. Свердловск: Средне-Уральское книжное изд-во. Т. 4. С. 76.

Зыков Л.А. 1996. Рост и естественная смертность основных промысловых рыб Обь-Иртышского бассейна // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири: Тез. докл. Всерос. конф. (Тюмень, 17–18 сентября 1996 г.). Тюмень. С. 56.

Зыков Л.А., Слепокуров В.А. 1982. Уравнение для оценки естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь) // Рыбное хоз-во. № 3. С. 36.

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. 2015. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) (Coregonidae) Бабинской Имандры (оз. Имандра) // Биология внутр. вод. № 1. С. 81. https://doi.org/10.7868/S0320965215010155

Ивлев В.С. 1958. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды // Труды совещания по физиологии рыб. Москва. Вып. 8. С. 288.

Исаков П.В., Селюков А.Г. 2010. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы. Тюмень: Изд-во Тюменского государственного университета.

Карамушко Л.И. 2007. Биоэнергетика рыб северных морей. Москва: Наука.

Карзинкин Г.С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Москва: Пищепромиздат.

Князев И.В. 1989. Оценка прироста пеляди в пойменном водоеме Нижней Оби // Сб. научн. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 305. С. 106.

Князев И.В. 2017. О моделировании скорости роста рыб при различной температуре и физиологическом температурном оптимуме // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 4. № 2(14). С. 4.

Князев И.В., Брусынина И.Н. 1990. О мониторинге сиговых рыб в пойме Нижней Оби // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Вологда, ноябрь 1990 г.). Ленинград. С. 88.

Князев И.В., Крохалевский В.Р. 1995. Ретроспективный анализ изменения темпа роста промысловых рыб Обь-Иртышского бассейна // Сб. научн. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Ленинград. Вып. 327. С. 79.

Князев И.В., Набоков Н.А. 1988. О продукции сиговых рыб в пойменной системе Нижней Оби // Пути повышения продуктивности и рационального использования рыбных ресурсов внутренних водоемов. Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. (Тюмень, 19–20 декабря 1988 г.). Тюмень. С. 11.

Князев И.В., Огурцова Н.Н. 1988. Некоторые особенности роста пеляди в пойме Нижней Оби // Сб. научн. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Ленинград. Вып. 284. С. 73.

Крохалевский В.Р. 1983. Половое созревание и периодичность нереста обской пеляди // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 93.

Кудерский Л.А. 1986. Типы популяций промысловых рыб // Динамика численности промысловых рыб. Москва: Наука. С. 231.

Кузикова В.Б. 1984. Бентофауна Ханты-Питлярского сора Нижней Оби // Вид и его продуктивность в ареале: Матер. IV Всесоюз. совещ. (Свердловск, 3–7 апреля 1984 г.). Ч. IV. Беспозвоночные. Свердловск. С. 59.

Легкодимова З.И., Сильникова Г.В., Кияшко В.В. и др. 2019. Опыт выращивания рыбопосадочного материала укрупненной массы в прудах IV рыбоводной зоны // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 6. № 1(21). С. 74.

Лещинская А.С. 1962. Зоопланктон и бентос Обской губы // Труды Салехардского стационара УФ АН СССР. Свердловск. Вып. 2. С. 245.

Лугаськова Н.В. 1990. Половые различия показателей крови сиговых рыб Нижней оби в период размножения // Тезисы докл. IV Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Вологда, ноябрь 1990 г.). Ленинград. С. 51.

Лелеко Т.И. 1989. Организация и энергетические характеристики зоопланктонных сообществ в условиях замыкающего створа реки Оби // Сб. научн. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 305. С. 74.

Матковский А.К. 2006. Основные закономерности динамики численности муксуна *Coregonus muksun* р. Обь // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 3(27). С. 505.

Матковский А.К. 2014. Определение смертности и численности рыб с использованием стандартизированного улова, данных по селективности и интенсивности промысла // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 1. № 4(4). С. 35.

Матковский А.К. 2019. Происходящие изменения в ихтиоценозах Обь-Иртышского рыбохозяйственного района под влиянием антропогенных факторов и глобального потепления климата // Проблемы обеспечения экологической безопасности и устойчивое развитие арктических территорий: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием “II Юдахинские чтения” (Архангельск, 24–28 июня 2019 г.). Архангельск. С. 488.

Матковский А.К., Ширшов В.Я., Кривенко И.А. и др. 2017. Причины гибели сибирской ряпушки в нерестовой реке Щучья бассейна Оби // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 4. № 1(13). С. 48.

Мельниченко С.М. 1988. Содержание жира у пеляди при миграции на нерест в реке Северной Сосьве // Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР. С. 118.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. Москва: Наука.

Михайличенко Л.В. 1989. Сравнительный анализ динамики роста ооцитов пеляди и чира р. Маньи во время зимовки и нагульной миграции // Экологическая обусловленность фенотипа рыб: Сб. науч. тр. УрО АН СССР. Свердловск. С. 93.

Михайличенко Л.В. 1992. Анализ роста и развития ооцитов сига-пыжьяна р. Маньи во время зимовки и миграции к местам нагула // Изучение экологии водных организмов восточного Урала: Сб. науч. тр. УрО АН СССР. Свердловск. С. 58.

Москаленко Б.К. 1956. Влияние многолетних колебаний уровня реки Оби на рост, плодовитость и раз-

множение некоторых рыб // Зоол. журн. Т. 35. Вып. 5. С. 219.

Москаленко Б.К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Труды Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ. Нов. серия. Т. 1. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во.

Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. Москва: Изд-во "Наука".

Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. Изд. 3-е, доп. Москва: Высшая школа.

Никонов Г.И. 1963. Опыт перевозки муксуна в р. Сев. Сосьву // Труды Обь-Тазовского отделения ГосНИОРХ. Нов. серия. Тюмень. Т. 3. С. 205.

Петкевич Н.В. 1981. Гематологические особенности производителей пеляди и сига-пыжьяна р. Маньи // Второе Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Петрозаводск, октябрь 1981 г.). Петрозаводск. С. 77.

Решетников Ю.С. 1966. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. Москва: Изд-во "Наука". С. 93.

Решетников Ю.С., Белянина Т.Н., Паранюшкина Л.П. 1971. Характер жиронакопления и созревание сигов // Закономерности роста и созревания рыб. Москва: Изд-во "Наука". С. 60.

Рыжков Л.П. 1976. Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск: Карелия.

Савчук П.Ю., Матковский А.К., Перепелин Ю.В. и др. 2017. Сравнительный анализ линейного роста арктического омуля *Coregonus autumnalis autumnalis* (Coregonidae) из различных районов Баренцева и Карского морей // Вопр. рыболовства. Т. 18. № 3. С. 336.

Салазкин А.А. 1976. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 108. Ленинград.

Семенова Л.А., Лелеко Т.И., Алексюк В.А. 1989. Сток планктона Нижней Оби // Сб. научн. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 305. С. 56.

Силин В.В. 1990. Об изменении популяционной структуры муксуна р. Колымы // Тезисы докл. четвертого Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Вологда, ноябрь 1990 г.). Ленинград. С. 98.

Смирнов А.К., Голованов В.К., Голованова И.Л., Артаев О.Н. 2020. Избираемая температура и температурная устойчивость озерного гольяна *Rhynchocypris percnurus* // Биология внутр. вод. № 2. С. 156. https://doi.org/10.31857/S0320965220020138

Тюрин П.В. 1972. "Нормальные" кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства // Тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 71. Ленинград. С. 71.

Чаликов Б.Г. 1931. Из биологии муксуна бассейна р. Оби в связи с вопросом его охраны // Тр. Томского университета. Томск: Биологический факультет Томского гос. ун-та. Т. 3. С. 316.

Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во АН СССР.

Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. Москва: Изд-во "Наука".

Шестаков А.В. 2021. Размерно-возрастная структура и рост сиговых рыб (Coregonidae) арктического оз. Иони (Восточная Чукотка) // Биология внутр. вод. № 2. С. 171. https://doi.org/10.31857/S0320965221010125

Шибаев С.В. 2014. Промысловая ихтиология. Калининград: ООО "Аксиос".

Шмальгаузен И.И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. Москва: Биомедгиз. С. 8.

Яржомбек А.А., Кляшторин Л.Б., Подражанская С.Г. 1977. Активный обмен у рыб // Экология. № 1. С. 65.

Matkovskiy A.K. 2014. The influence of the hydrological regime on populations of whitefish in the Ob basin //12-th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid fishes (25–30 August, 2014, Irkutsk, Listvyancka, Russia). P. 50.

Rijnsdorp A.D., Grift R.E., Kraak S.B.M. 2005. Fisheries-induced adaptive change in reproductive investment in North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*)? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 62. P. 833. https://doi.org/10.1139/F05-039

Growth of Muksun *Coregonus muksun* in Various Water Conditions of River Ob

A. K. Matkovskiy[a], * and T. A. Krasnoperova[a]

[a] *Tyumen Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography "Gosrybcenter", Tyumen, Russia*

**e-mail: Matkovskiy@gosrc.ru*

A positive effect on the growth of muksun *Coregonus muksun* (Pallas) is exerted by the water temperature within the selected optimum, the decrease in fish concentration, the high degree of development of the feeds provision and, the long period of flooding of the floodplain, and among the unfavorable factors stand out the following ones: low water content and strong summer warming of water in the floodplain-sor system. In cold, water-abundant years, the growth rate of reproductive muksun decreases. Specimens of brood born in favorable conditions for feeding and reproduction are characterized by a higher growth rate in the first years of life. An increase in the frequency of hot years adversely affects the growth and reproduction of muksun. The most favorable for growth are years of average water content and warm, water-abundant years.

Keywords: muksun, growth, maturation, reproduction, water content, temperature

EDN: UVZFXM
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 290–299

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 574.3.57.033

ВЛИЯНИЕ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ НА РОСТ НИТЧАТЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ – ВОЗБУДИТЕЛЕЙ “ЦВЕТЕНИЯ” ВОДЫ – И СИНТЕЗ ИМИ МЕТАБОЛИТОВ

© 2022 г. Т. Б. Зайцева[a], *, Н. Г. Медведева[a], **

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

**e-mail: zaytseva.62@list.ru*

***e-mail: ngmedvedeva@gmail.com*

Поступила в редакцию 13.04.2021 г.
После доработки 26.10.2021 г.
Принята к публикации 02.11.2021 г.

Повышение содержания в среде биогенных элементов приводило к интенсификации роста нитчатых цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* и *Planktothrix agardhii* – возбудителей “цветения” воды – и снижению содержания в среде водорастворимых экзополисахаридов. При увеличении содержания азота и фосфора отмечено значительное повышение в среде содержания микроцистина dm-RR и одорирующего вещества бензотиазола, синтезируемых цианобактерией *P. agardhii*.

Ключевые слова: азот, фосфор, нитчатые цианобактерии, экзополисахариды, микроцистины, одорирующие соединения

DOI: 10.31857/S0320965222030196

ВВЕДЕНИЕ

Массовое развитие цианобактерий в водоемах и водотоках вызывает серьезные негативные воздействия на экосистемы. Оно может вызвать ухудшение качества воды и снижение содержания растворенного кислорода, приводящие к подавлению роста эукариотических водорослей, к гибели беспозвоночных и рыб, снижению биоразнообразия, разрушению пищевых цепей и динамики экосистем. В целом, массовое развитие цианобактерий представляет угрозу для экологической и экономической устойчивости пресноводных экосистем (Facey et al., 2019).

Одна из причин “цветения” водоемов в последние десятилетия – глобальное изменение климата и эвтрофикация (Корнева, Глущенко, 2020; Gobler, 2020). Роль биогенных элементов – азота и фосфора – в процессах массового развития цианобактерий подтверждена результатами ряда исследований (Loza et al., 2014; Chaffin et al., 2018; Jankowiak et al., 2019; Fernández-Juárez et al., 2020). Относительно высокое содержание в воде фосфора, низкое отношение азота к фосфору, высокая температура воды и другие факторы могут вызывать массовое развитие цианобактерий и их конкурентное преимущество. Однако до сих пор невозможно точно спрогнозировать возникновение “цветения” воды при наличии отдельных факторов или их совокупности. Отмечено, что в водохранилищах, созданных на крупных реках и не испытывающих биогенного дефицита, не всегда прослеживается непосредственная связь между развитием фитопланктона и содержанием биогенных элементов, что свидетельствует о сложном и многокомпонентном характере их влияния на фитопланктон (Минеева, 2021).

Содержание азота и фосфора в водных объектах варьирует в широком диапазоне. Так, общий азот в водоемах фиксируется в концентрациях от <0.1 до сотен мг/л. Общий фосфор присутствует в водоемах в диапазоне концентраций <0.1 ... >1 мг/л (Shaw et al., 2009). Зафиксированные уровни содержания фосфатов во внутренних водоемах достигали 1.87–6.79 мг/л, что соответствовало 0.61–2.2 мг P/л, нитратов – в концентрациях 100–1650 мг/л, что соответствовало 22.6–372.6 мг N/л (Prasad, Prasad, 2019).

Массовое развитие цианобактерий способствует ухудшению качества воды вследствие образования вторичных метаболитов, в том числе токсинов, одорантов и ЭПС.

После периода массового развития цианобактерий накопленная биомасса отмирает, и в воду выделяются внутриклеточные метаболиты, в

Сокращения: МС – микроцистин; с. б. – сухая биомасса; ЭПС – экзополисахариды.

частности, альготоксины, опасные для здоровья и жизни людей и животных (Facey et al., 2019).

Токсичные "цветения" воды, вызванные массовым развитием цианобактерий, продуцирующих токсины, зарегистрированы во всем мире. К развитию токсичных "цветений" воды может приводить повышение содержания питательных веществ в водоемах, а именно азота и фосфора (Srivastava et al., 2016). Аддитивное воздействие на увеличение темпов роста токсичных видов цианобактерий выявлено при совместном влиянии биогенных веществ и температуры. Так, например в эвтрофированном водохранилище Волго-Камско-Донского каскада – Чебоксарском вдхр. в период жаркого лета 2010 г. при доминировании в сообществе фитопланктона "токсичных" видов цианобактерий концентрация микроцистинов была 25.7 мкг/г сырой биомассы, а содержание наиболее токсичного из микроцистинов MC-LR достигало 14.0 мкг/г сырой биомассы (Корнева и др., 2014).

На формирование качества воды значительное влияние оказывают и другие метаболиты цианобактерий – ЭПС и одоранты. Будучи субстратом для развития других микроорганизмов, ЭПС усиливают биологическое загрязнение воды клетками микроорганизмов и их метаболитами (Сиренко, Козицкая, 1988). Эвтрофикация и загрязнение поверхностных вод вызывают увеличение числа случаев появления неприятных запахов, связанных с массовым развитием водных микроорганизмов, в частности, цианобактерий. Появление неприятного запаха в водной среде считается проблемой во всем мире, особенно в эвтрофных озерах и водохранилищах, что приводит к большим экономическим потерям для аквакультуры, негативно влияет на эстетику и качество многих туристических объектов, вызывает повышение стоимости очистки воды. Появление запахов связано с присутствием в воде особых органических веществ биогенного происхождения – одорантов (терпеноидов, производных каротиноидов, соединений серы и других летучих соединений), образующихся вследствие массового развития цианобактерий (Lee et al., 2017).

Цель работы – оценить влияние биогенных элементов азота и фосфора на рост нитчатых цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* и *Planktothrix agardhii* и синтез ими метаболитов, влияющих на качество воды – альготоксинов, одорантов и экзополисахаридов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объекты исследования. Объектами исследования стали *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs CALU 1033, выделенные из Красноярского вдхр., и *Planktothrix agardhii* CALU 1113, выделенные из Невской губы Финского залива. Культуры цианобактерий получены из Ресурсного центра "Культивирование микроорганизмов" Научного парка Санкт-Петербургского гос. ун-та (Россия).

Культивирование цианобактерий. Цианобактерии выращивали на среде BG11 (Rippka et al., 1979) в статических условиях в колбах Эрленмейера объемом 250 мл, объем среды был 100 мл. Культивирование проводили в течение 10 сут при освещенности 1000 лк, световом режиме свет/темнота – 12 ч/12 ч и температуре 25 ± 1°C.

Азот в составе $NaNO_3$ вносили в безазотистую среду BG11, создавая его концентрации в среде 0.05, 0.4, 20, 247 мг N/л. Фосфор в виде K_2HPO_4 вносили в среду BG11, не содержащую фосфора, в концентрациях 0.02, 0.2, 1.0, 5.4 мг/л. В среду вносили расчетные концентрации KCl таким образом, чтобы концентрация калия во всех вариантах соответствовала его содержанию в среде BG11.

В экспериментах по изучению влияния азота для получения посевного материала клетки, выращенные на среде BG11, трижды промывали дистиллированной водой и ресуспендировали в безазотистой среде BG11. В экспериментах по изучению влияния фосфора посевной материал получали при культивировании клеток на среде BG11, не содержащей ортофосфата калия. Посевной материал выращивали в течение 7 сут и вносили в среду из расчета 20 ± 2 мг с.в/л. Биомассу цианобактерий определяли весовым методом и выражали в г/л.

Определение водорастворимых экзополисахаридов. При определении содержания водорастворимых ЭПС клетки отделяли от среды центрифугированием при 8000 об./мин в течение 10 мин. Содержание ЭПС определяли в супернатанте антроновым методом (Herbert et al., 1971).

Определение микроцистинов. Концентрации внутри- и внеклеточных микроцистинов определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на хроматографе HP1090 ("Hewlett-Packard", США) с диодно-матричным детектором (длина волны 238 нм, разрешение 1.2 нм) по методике, представленной ранее (Зайцева, Медведева, 2019). В работе использовали стандартный раствор микроцистина dm-RR ("Sigma-Aldrich", США).

Определение одорирующих веществ. Наличие и содержание в среде одорирующих веществ, образуемых цианобактериями *P. agardhii*, определяли после 21 сут культивирования с помощью хромато-масс-спектрометрического анализа на хромато-масс-спектрометре единичного разрешения GC-MS QP-2010 (Shimadzu, Япония) методом равновесной паровой фазы в режиме полного сканирования по методике, представленной ранее (Zaytseva et al., 2015). Количественное опреде-

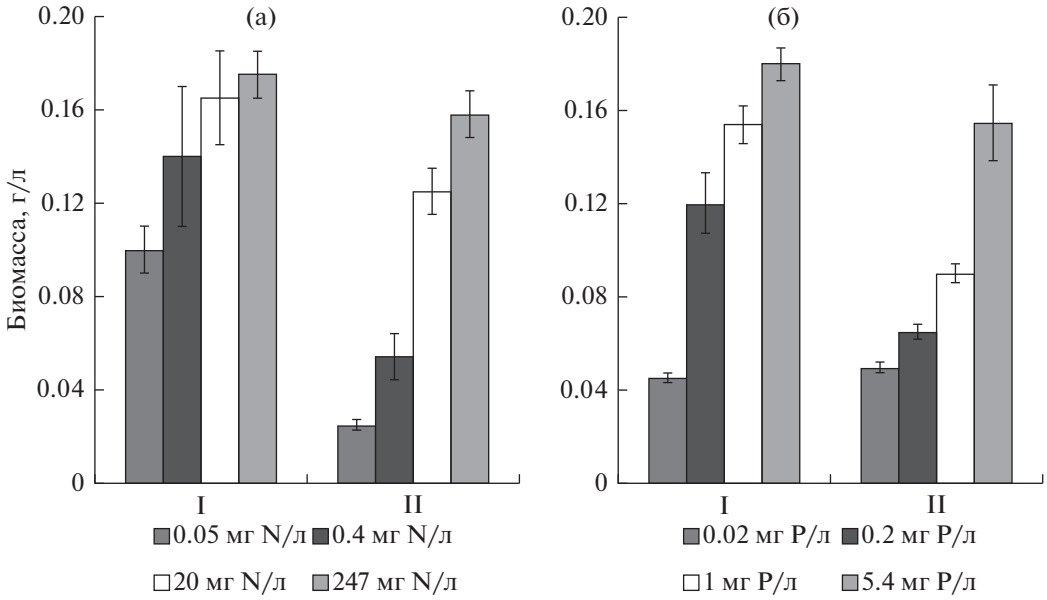

Рис. 1. Влияние азота (а) и фосфора (б) на выход биомассы цианобактерий: *Aphanizomenon flos-aquae* (I); *Planktothrix agardhii* (II) ($M \pm SD$, $n = 3$).

ление проводили по внешней калибровке с использованием внутреннего стандарта – 2-фторнафталина. Стандартные растворы геосмина, бензотиазола, 2-фторнафталина получены от Supelco (США).

Статистическая обработка данных. Статистическая обработка результатов проводилась с помощью программного обеспечения PAST 4.x software (http://folk.vio.no/ohammer/past). Статистическую значимость различий между вариантами при определении влияния биогенных элементов на выход биомассы, содержание ЭПС и токсинообразование определяли посредством непараметрического дисперсионного анализа Краскела–Уоллеса с применением критерия Данна для попарных сравнений выборок, а на содержание одорирующих веществ – посредством *U*-критерия Манна–Уитни. Различия считали статистически значимыми при $p < 0.05$. В таблицах и на графиках полученные данные представлены в виде средней арифметической величины со стандартным отклонением ($M \pm SD$) трех независимых повторов ($n = 3$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведенные исследования показали, что рост нитчатых цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* и *Planktothrix agardhii* зависит от содержания биогенных элементов в среде культивирования.

При увеличении концентрации азота в среде от 0.05 до 247 мг/л при постоянном содержании фосфора (5.4 мг/л) выявлено статистически значимое ($p < 0.05$) увеличение биомассы цианобактерий *P. agardhii* в 6.3 раза, биомасса азотфиксирующих цианобактерий *A. flos-aquae* возрастала в 1.8 раза (рис. 1а).

При повышении содержания фосфора (концентрация азота в среде была 247 мг/л) отмечена дозозависимая стимуляция роста исследованных цианобактерий (рис. 1б). Наименьшие уровни биомассы цианобактерий зафиксированы при самой низкой из исследованных концентраций фосфора в среде – 0.02 мг P/л. При повышении содержания фосфора от 0.02 до 5.4 мг/л биомасса *A. flos-aquae* и *P. agardhii* статистически значимо ($p < 0.05$) возрастала в 4 и 3.1 раза соответственно (рис. 1б).

Азот и фосфор оказывали влияние не только на рост нитчатых цианобактерий, но и на синтез и выделение в окружающую среду ряда метаболитов: полисахаридов, цианотоксинов и одорирующих веществ.

Выявлена зависимость содержания водорастворимых ЭПС в среде от концентраций азота и фосфора при культивировании цианобактерий *A. flos-aquae* и *P. agardhii* (рис. 2).

Исследование влияния азота в концентрациях 0.4–247 мг/л при постоянной фосфорной нагрузке (5.4 мг P/л) на содержание ЭПС в среде выращивания цианобактерий показало, что в наиболее высокой концентрации ЭПС присутствуют в среде при наименьшей из исследованных концентраций азота – 0.4 мг/л. При увеличении концентраций азота в среде культивирования *A. flos-aquae* и *P. agardhii* от 0.4 до 247 мг/л выявлено ста-

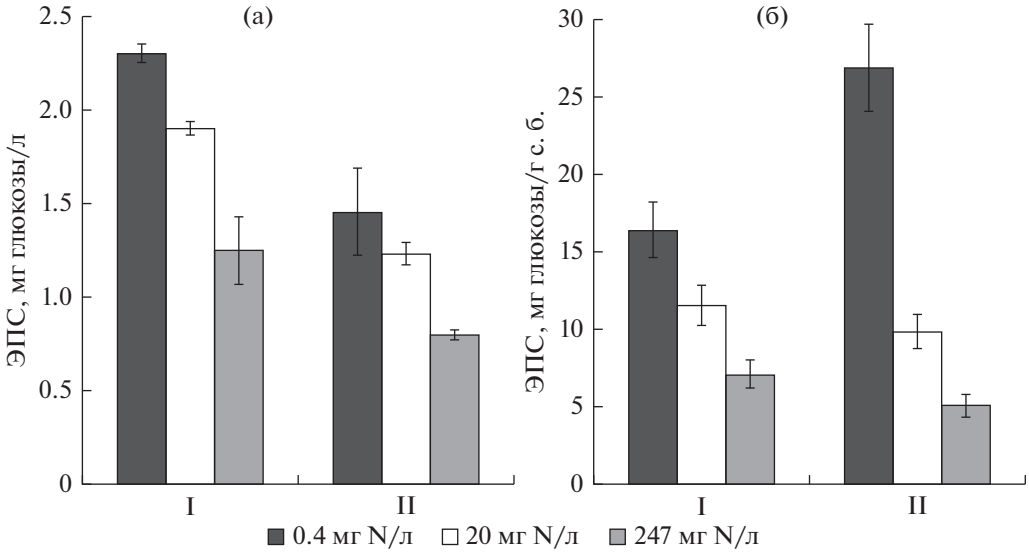

Рис. 2. Влияние азота на содержание водорастворимых ЭПС в среде (а) и на удельную продуктивность биомассы по ЭПС (б) цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* (I) и *Planktothrix agardhii* (II) ($M \pm SD$, $n = 3$).

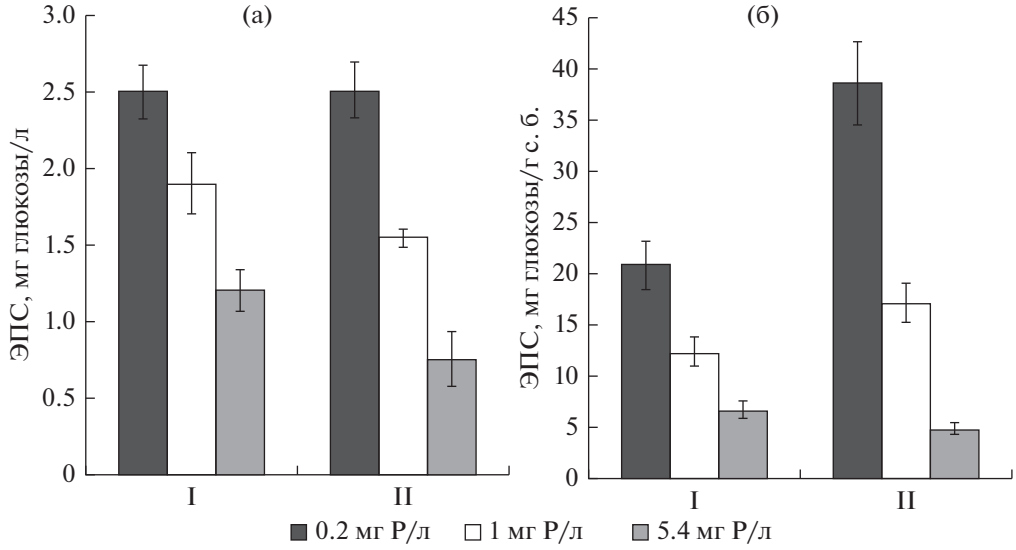

Рис. 3. Влияние фосфора на содержание водорастворимых ЭПС в среде (а) и на удельную продуктивность биомассы по ЭПС (б) цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* (I) и *Planktothrix agardhii* (II) ($M \pm SD$, $n = 3$).

тистически значимое ($p < 0.05$) снижение содержания ЭПС в среде в 1.8 раза для обеих культур (рис. 2а). Следует отметить, что удельная продуктивность по ЭПС биомассы цианобактерий *A. flos-aquae* и *P. agardhii* при этом снижалась в большей степени – в 2.3 и 5.3 раза соответственно (рис. 2б).

Повышение концентрации фосфора в интервале от 0.2 до 5.4 мг/л также приводило к снижению содержания ЭПС в среде культивирования *A. flos-aquae* и *P. agardhii* в 2.1 и 3.3 раза соответственно (рис. 3а). Выявлено большее уменьшение удельной продуктивности биомассы цианобактерий по ЭПС – в 3.1 и 8 раз соответственно (рис. 3б).

Влияния азота и фосфора на содержание цианотоксинов в среде изучали с использованием токсичного штамма цианобактерий *P. agardhii* CALU 1113, образующего несколько микроцистинов, основной из которых – микроцистин dm-RR (MC-dm-RR) (Зайцева и др., 2015).

Увеличение содержания азота в среде от 0.4 до 247 мг/л приводило к статистически значимому ($p < 0.05$) повышению концентраций внутриклеточного и суммарного (концентрация внутрикле-

Таблица 1. Влияние азота и фосфора на содержание MC-dm-RR в среде и удельную продуктивность биомассы цианобактерии *P. agardhii* по микроцистину

Биогенный элемент	Концентрация, мг/л	Концентрация MC-dm-RR в среде, мг/л			Удельная продуктивность биомассы по MC-dm-RR, мг MC/г с. б.
		внутриклеточный MC	внеклеточный MC	суммарный MC	
Азот (при P = 5.4 мг/л)	0.4	0.352 ± 0.004^{a}	0.031 ± 0.001^{a}	0.383 ± 0.004^{a}	7.093 ± 0.768^{a}
	20	0.459 ± 0.004^{ab}	0.032 ± 0.003^{a}	0.491 ± 0.003^{ab}	3.928 ± 1.562^{a}
	247	1.343 ± 0.092^{b}	0.095 ± 0.005^{a}	1.438 ± 0.091^{b}	9.101 ± 2.094^{a}
Фосфор (при N = 247 мг/л)	0.2	1.117 ± 0.011^{a}	0.081 ± 0.001^{a}	1.198 ± 0.008^{a}	18.431 ± 4.213^{a}
	1.0	1.303 ± 0.016^{ab}	0.093 ± 0.001^{ab}	1.396 ± 0.012^{ab}	15.511 ± 2.764^{a}
	5.4	1.546 ± 0.049^{b}	0.111 ± 0.003^{b}	1.657 ± 0.006^{b}	10.69 ± 2.12^{a}

Примечание. Здесь и в табл. 2 одинаковыми латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми статистически не значимы ($p \geq 0.05$), $M \pm SD$, $n = 3$.

Таблица 2. Влияние азотно-фосфорной нагрузки на удельную продуктивность биомассы цианобактерии *P. agardhii* по одорантам и их концентрацию в среде

Вариант	Биомасса, г/л	Удельная продуктивность, мкг/г с. б.		Концентрация в среде, мкг/л	
		бензотиазол	геосмин	бензотиазол	геосмин
Фосфор – 0.2 мг/л (азот – 0.4 мг/л)	0.039 ± 0.005^{a}	533.3 ± 58.2^{a}	161.5 ± 22.3^{a}	20.8 ± 3.1^{a}	6.3 ± 0.7^{a}
Фосфор – 1 мг/л (азот – 20 мг/л)	0.085 ± 0.012^{b}	1058.8 ± 76.2^{b}	83.5 ± 9.6^{b}	90 ± 8^{b}	7.1 ± 0.9^{a}

точного MC + концентрация внеклеточного MC) микроцистина dm-RR в среде в 3.8 раза, при этом статистически значимых изменений в концентрации внеклеточного dm-RR не выявлено (H = 5.489, $p = 0.06282$). В удельной продуктивности биомассы по микроцистину (мг MC/г с. б.) при варьировании концентраций азота в диапазоне 0.4–247 мг/л также не зафиксировано статистически значимых изменений (H = 3.822, $p = 0.1479$) (табл. 1).

При повышении концентрации фосфора от 0.2 до 5.4 мг/л наблюдалось статистически значимое ($p < 0.05$) увеличение содержания в среде как внутриклеточного, так и внеклеточного и суммарного токсина в 1.4 раза при статистически незначимых различиях в удельной продуктивности биомассы *P. agardhii* по MC-dm-RR (мг MC/г с. б.) (H = 4.356, $p = 0.1133$) (табл. 1).

В результате анализа состава одорирующих веществ в среде культивирования *P. agardhii* были обнаружены соединения, обладающие сильным неприятным запахом: бензотиазол и геосмин (табл. 2).

Повышение уровня азотно-фосфорной нагрузки в 5 раз вызвало увеличение биомассы *P. agardhii* в 2.2 раза. Концентрация бензотиазола в среде возросла в 4.3 раза при увеличении удельной продуктивности биомассы (мкг/г с. б.) в 2 раза. Статистически значимых различий в содержании геосмина в среде при пятикратном повышении концентраций азота и фосфора не выявлено ($p > 0.5$), при этом продуктивность клеток *P. agardhii* по геосмину снизилась в 1.9 раза (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Биогенные элементы азот и фосфор имеют решающее значение для жизненного цикла цианобактерий, рост цианобактерий может быть ограничен в условиях их лимитирования. Фосфор необходим для клеточного синтеза нуклеиновых кислот и мембранных фосфолипидов, для переноса энергии через три- и бифосфорилированные нуклеотиды. В водной среде растворенный неорганический фосфор биологически доступен в виде ортофосфата. В условиях ограниченной доступности фосфор оказывает влияние на фотосинтез, дыхание и активность АТФ-зависимых ферментов. Наиболее распространенными формами азота в водной среде считаются неорганические – аммонийный и нитратный. Азот необходим

цианобактериям для синтеза белков и аминокислот. Недостаток азота может привести к снижению скорости роста цианобактерий и способствовать возникновению хлороза, вызывающего деградацию фикобилипротеинов и, как следствие, подавление фотосинтеза (Fernández-Juárez et al., 2020).

Биогенные элементы оказывают существенное влияние на рост цианобактерий и структуру их сообществ. Так, при оценке сдвигов в сообществе цианобактерий оз. Эри (США) в ответ на изменения содержания биогенных элементов было выявлено, что азот значительно увеличивает относительное обилие недиазотрофных цианобактерий, в частности относящихся к роду *Planktothrix,* в то время как при повышении содержания фосфора в большей степени возрастает количество азотфиксирующих цианобактерий, в частности относящихся к родам *Dolichospermum* и *Aphanizomenon* (Jankowiak et al., 2019).

Характер влияния биогенных элементов на рост цианобактерий (стимуляцию, ингибирование) во многом зависит от вида исследованной культуры и от концентрации азота и фосфора в среде. В большинстве исследований прослежена положительная корреляция роста цианобактерий *Anabaena* spp., *Halothece* sp., *Microcystis aeruginosa, Microcystis viridis, Phormidium* sp., *Leptolyngbya boryana, Lyngbya kuetzingii* с концентрацией азота в среде (Saadoun et al., 2001; Polyak et al., 2013; Loza et al., 2014; Oh et al., 2017; Zhang et al., 2017; Fernández-Juárez et al., 2020; Lee et al., 2020). Однако имеются сообщения как об ингибировании роста цианобактерий *Nostoc carneum*, так и об отсутствии изменений в росте цианобактерий *Tolypothrix tenuis* при повышении содержания азота в среде от 0.2 до 100 мг NO_3^-/л (от 0.045 до 22.6 мг N/л) (Loza et al., 2014). Отсутствие различий в выходе биомассы зафиксировано у *Anabaena* spp. при увеличении концентрации азота в среде от 0 до 50 мг/л (Rapala et al., 1997).

Избыток фосфора также считается важным фактором, способствующим интенсивности развития цианобактерий (Jankowiak et al., 2019). Рост цианобактерий *Anabaena* spp., *Dolichospermum flos-aquae, Lyngbya kuetzingii, Microcystis aeruginosa* положительно коррелировал с содержанием фосфора в среде (Rapala et al., 1997; Saadoun et al., 2001; Polyak et al., 2013; Loza et al., 2014; Park et al., 2017; Zhang et al., 2017; Wang et al., 2018). Показано, что численность клеток цианобактерий *Dolichospermum flos-aquae* возрастала с 2.45×10^8 до 9.79×10^8 кл./л в условиях дефицита фосфора (0.05 мг P/л), а при повышении концентрации фосфора до 2 мг/л достигала 2.69×10^9 кл./л (Wang et al., 2018). Повышение содержания фосфора в среде от 0.05 до 5.5 мг/л приводило к росту биомассы *Anabaena* spp. в >4 раз (Rapala et al., 1997). Однако, отмечено и значительное уменьшение количества клеток цианобактерий *Nostoc carneum*, *Phormidium* sp., *Tolypothrix tenuis* и *Leptolyngbya boryana* при повышении концентраций фосфора в среде культивирования (Loza et al., 2014).

В результате проведенных нами исследований показано, что биогенные элементы оказывают существенное влияние на рост нитчатых цианобактерий *A. flos-aquae* и *P. agardhii*. При увеличении содержания в среде фосфора от 0.02 до 5.4 мг/л и азота от 0.05 до 247 мг/л выявлено статистически достоверное ($p < 0.05$) увеличение биомассы этих видов.

Следует отметить, что при низком содержании азота в среде (0.05 мг/л) выход биомассы диазотрофных цианобактерий *A. flos-aquae* был в 4 раза выше, чем у *P. agardhii*. Возможно, это объясняется требовательностью N_2-нефиксирующих цианобактерий к высоким концентрациям азота, поскольку известно, что доступность N является важным фактором для их роста (Корнева и др., 2014; Jankowiak et al., 2019), а также, возможно, способностью диазотрофных цианобактерий фиксировать атмосферный азот в условиях недостатка неорганического азота в среде (Wang et al., 2018). В водных экосистемах с ограниченным содержанием азота использование атмосферного N_2 дает конкурентное преимущество диазотрофным цианобактериям перед N_2-нефиксирующими цианобактериями (Fernández-Juárez et al., 2020).

Биогенные элементы азот и фосфор оказывают влияние не только на рост цианобактерий, но и на синтез ими метаболитов. Уровни продуктивности биомассы цианобактерий по метаболитам и их концентраций в среде в значительной степени зависят от содержания в среде биогенных элементов и от вида культуры. Повышение концентраций биогенных веществ не только способствует массовому развитию цианобактерий, приводящему к “цветению” воды, но и влияет на токсичность среды в результате этого явления. В ряде исследований изучали влияние различных факторов окружающей среды, в том числе биогенных элементов азота и фосфора, на синтез цианобактериями вторичных метаболитов и их содержание в среде. Большинство этих исследований посвящено гепатотоксинам – микроцистинам и продуцирующим их цианобактериям, поскольку микроцистины считаются наиболее заметной группой метаболитов цианобактерий из-за их высокой токсичности для живых организмов, в том числе для человека (Sivonen, 1990; Srivastava et al., 2016; Lee et al., 2020).

В клетках цианобактерий микроцистины выполняют многообразные функции. Они участвуют в адаптации цианобактерий к изменяющимся условиям освещения и наличия азота и углерода в среде, могут выполнять функции сидерофоров, участвующих в процессах QS (quorum sensing) регу-

ляции (Omidi et al., 2018). В условиях окислительного стресса микроцистины выполняют функции антиоксидантов (Hernando et al., 2018). Предполагается, что микроцистины могут действовать как аллелопатические соединения против эукариотических микроводорослей и макрофитов (Omidi et al., 2018). Однако в ряде исследований аллелопатическая роль микроцистинов ставится под сомнение (Bajpai et al., 2013; Pinheiro et al., 2013).

В настоящем исследовании выявлена однотипность влияния азота и фосфора на суммарное содержание в среде микроцистина MC-dm-RR, образуемого токсичным штаммом цианобактерий *P. agardhii,* – повышение содержания биогенных элементов приводило к увеличению концентрации микроцистина в среде, что, несомненно, относится к серьезным негативным последствиям загрязнения окружающей среды биогенными элементами.

Полученные результаты согласуются с выявленной ранее положительной корреляцией между концентрацией микроцистинов и содержанием азота и/или фосфора в среде при культивировании цианобактерий родов *Anabaena*, *Microcystis*, *Oscillatoria* (Sivonen, 1990; Rapala et al., 1997; Polyak et al., 2013; Srivastava et al., 2016; Lee et al., 2020).

Повышение содержания микроцистинов в среде может происходить как в результате прямого воздействия биогенных элементов, при увеличении скорости продуцирования микроцистинов в каждой клетке, так и косвенного – в результате увеличения численности и биомассы вида-продуцента.

Существует гипотеза, что наибольший синтез микроцистинов происходит в условиях, благоприятных для роста цианобактерий, т.е. существует прямая корреляция между продуктивностью клеток цианобактерий по микроцистинам и их биомассой (Sivonen, Jones, 1999). Эта гипотеза согласуется с данными о параллельном с ростом накоплении микроцистинов. Увеличение продукции микроцистинов при стимуляции роста различных штаммов цианобактерий *Microcystis aeruginosa, Oscillatoria agardhii* выявлено при повышенных концентрациях азота (Sivonen, 1990; Polyak et al., 2013; Srivastava et al., 2016). Положительная корреляция между содержанием фосфора в среде и продуктивностью биомассы по микроцистинам зафиксирована у цианобактерий *Anabaena* sp. и *Oscillatoria agardhii* (Sivonen, 1990; Rapala et al., 1997). Однако в литературе представлены результаты исследований, не согласующиеся с данной гипотезой. Так, наиболее высокий уровень микроцистинов, синтезируемых двумя токсичными штаммами цианобактерий рода *Anabaena*, зафиксирован при их культивировании в безазотистой среде (Rapala et al., 1997). При повышении концентраций фосфора в среде выявлено как отсутствие изменений в продуктивности клеток *Microcystis aeruginosa* по микроцистинам (Polyak et al., 2013), так и ее снижение (Srivastava et al., 2016; Lee et al., 2020). Кроме того, показано, что влияние биогенных элементов на продуктивность цианобактерий по микроцистинам в значительной степени зависит от структуры микроцистина. При увеличении содержания азота в среде продукция деметилированных микроцистинов [D-Asp3]MCYST-LR и [D-Asp3]MCYST-RR клетками *Anabaena* strain 90 возрастала, однако синтез метилированных микроцистинов MCYST-LR и MCYST-RR снижался (Rapala et al., 1997).

В настоящем исследовании не выявлены статистически значимые изменения в удельной продуктивности биомассы *P. agardhii* по MC-dm-RR (мг MC/г с. б.) при стимуляции роста цианобактерии с повышением концентраций азота (от 0.4 до 247 мг/л) и фосфора (от 0.2 до 5.4 мг/л). Полученные результаты позволяют высказать предположение о косвенном влиянии биогенных элементов азота и фосфора на увеличение содержания микроцистинов в среде, связанное с повышением биомассы *P. agardhii*.

Важнейшую роль в основных метаболических и энергетических процессах клеток водорослей и цианобактерий играют углеводы. Значительная часть углеводов представлена экзогенными водорастворимыми полисахаридами слизей, а также простыми углеводами, выделяемыми клетками в среду прижизненно и постлетально (Сиренко, Козицкая, 1988).

ЭПС выполняют множественные функции в жизненном цикле цианобактерий, в том числе осуществляют защиту клеток от стрессов различной природы, к числу которых относится и дефицит биогенных элементов (Shalaby, Dubey, 2018).

Изменения содержания биогенных элементов в среде могут вызывать значительные штамм-зависимые изменения в синтезе ЭПС у цианобактерий. Так, в условиях дефицита фосфора у цианобактерий *Cyanothece* 16 COM 2 возрастал уровень экскретируемых ЭПС, у *Phormidium* J-1 и *Cyanospira capsulata* значительных эффектов не наблюдали, у *Anabaena cylindrica* выход ЭПС снижался. Штамм-специфические ответы цианобактерий наблюдали и при снижении концентраций азота. В исследовании, проведенном с 15 штаммами цианобактерий рода *Cyanothece*, при дефиците азота только у 10 штаммов зафиксировано увеличение количества экзополисахаридов (Rossi, De Philippis, 2016). Уменьшение содержания водорастворимых ЭПС в среде с повышенной концентрацией азота и фосфора ранее было выявлено при культивировании *Microcystis aeruginosa* (Polyak et al., 2013).

В настоящем исследовании показано, что повышение концентраций и азота, и фосфора вызывало снижение концентраций водорастворимых ЭПС в среде культивирования и удельной продуктивности биомассы цианобактерий *A. flos-aquae* и *P. agardhii* по ЭПС.

Увеличение содержания ЭПС при низких концентрациях азота может быть связано с повышением соотношения C : N, поскольку фиксируемый в результате фотосинтетических реакций в этих условиях углерод, в первую очередь, используется клетками для синтеза ЭПС (Rossi, De Philippis, 2016; Shalaby, Dubey, 2018). Снижение продукции ЭПС цианобактериями при их росте в условиях повышенных концентраций нитратного азота также может указывать на то, что гены, участвующие во внеклеточном синтезе полисахаридов, могут находиться под контролем азота (Tiwari et al., 2015). Ранее отмечали, что стимуляция образования ЭПС при дефиците фосфора может быть связана с повышенной экспрессией ответственных за синтез ЭПС ферментов на уровне генов (Zhan et al., 1991).

Одно из последствий массового развития цианобактерий – возникновение в воде посторонних привкусов и запахов, которые значительно снижают качество и, как следствие, потребительские свойства воды. В низких концентрациях одоранты, содержащиеся в природных водах, нетоксичны, однако имеют крайне низкий порог обнаружения органами чувств – между 5 и 10 нг/л (Jakubowska, Szeląg-Wasielewska, 2015). К продуцентам этой группы веществ относятся грибы, водоросли и бактерии, в том числе цианобактерии (Lee et al., 2017; Churro et al., 2020). В природных поверхностных водах основной источник одорантов – цианобактерии (Churro et al., 2020), они образуют широкий ряд соединений с неприятным вкусом и запахом – геосмин, 2-метилизоборнеол, β-циклоцитрал, β-ионон, диметилированные моно-, ди-, трисульфиды, производные полиненасыщенных жирных кислот и др. (Lee et al., 2017).

Анализ состава одорирующих веществ, синтезируемых *P. agardhii* CALU 1113, показал наличие в среде культивирования бензотиазола и геосмина – соединений, обладающих сильным неприятным запахом. Способность к синтезу бензотиазола ранее выявлена у цианобактерии *Oscillatoria perornata* (Tellez et al., 2001).

Геосмин считается одним из наиболее изученных одорантов, образуемых цианобактериями. К продуцентам этого соединения относятся различные штаммы цианобактерий, относящиеся к родам *Anabaena*, *Aphanizomenon, Lyngbya*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Planktothrix, Phormidium* и др. (Lee et al., 2017). Синтез и выделение геосмина в среду изменяется под действием различных стрессорных факторов, в том числе концентраций биогенных элементов. Так, повышение концентрации азота приводило к увеличению биомассы цианобактерий рода *Anabaena,* концентрации геосмина в среде и продуктивности биомассы по геосмину (Saadoun et al., 2001; Oh et al., 2017). Однако, при изучении влияния азота (0–247 мг N/л) на рост и синтез геосмина цианобактерий *Lyngbya kuetzingii* UTEX 1547 показано, что максимальная продуктивность по геосмину зафиксирована в условиях дефицита азота (0–24.7 мг N/л) при минимальном росте цианобактерии (Zhang et al., 2017).

Содержание фосфора в среде также влияло на синтез геосмина цианобактериями. При культивировании продуцирующей геосмин цианобактерии *Anabaena* sp., выделенной из поверхностных вод оз. Ogletree (США), в среде, содержащей фосфор в концентрациях 118–941 мкг/л, выявлена положительная корреляция между концентрацией фосфора, биомассой и содержанием геосмина. При повышении концентрации фосфора до 941 мкг/л концентрация геосмина возрастала до 6.2 мкг/л при увеличении продуктивности биомассы цианобактерии по геосмину до 40 мкг/мг с. б. (Saadoun et al., 2001). Однако имеются и противоположные данные. Так, увеличение содержания фосфора вызывало снижение как концентрации геосмина в среде, так и его продукции клетками *Lyngbya kuetzingii* при стимуляции роста цианобактерии (Zhang et al., 2017).

Данные по влиянию биогенных элементов азота и фосфора на синтез бензотиазола цианобактериями в доступной литературе отсутствуют. Нами выявлено, что пятикратное повышение азотно-фосфорной нагрузки в среде стимулировало рост цианобактерии *P. agardhii* и приводило к увеличению концентрации бензотиазола, образуемого *P. agardhii*, и удельной продуктивности биомассы цианобактерии по бензотиазолу (мкг/г с. б.). Повышение азотно-фосфорной нагрузки не приводило к статистически значимому изменению концентрации геосмина в среде, однако удельная продуктивность биомассы *P. agardhii* по геосмину снижалась при одновременном повышении концентраций азота и фосфора (в 5 раз) и их соотношения N : P (в 10 раз). Подавление синтеза геосмина при повышении отношения азота к фосфору ранее отмечено другими исследователями (Lee et al., 2017).

Выводы. Биогенные элементы азот и фосфор оказывали существенное влияние на рост нитчатых цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* и *Planktothrix agardhii* и содержание в среде их вторичных метаболитов. Биогенные элементы стимулировали рост цианобактерий, сопровождавшийся снижением концентраций водорастворимых ЭПС в среде. Рост цианобактерий *P. agardhii* под влиянием азота и фосфора вызывал измене-

ния содержания микроцистинов и одорирующих веществ в среде. Таким образом, антропогенное загрязнение водоемов азотом и фосфором стимулирует рост цианобактерий и увеличение содержания токсинов, одорирующих веществ, что может вызвать сукцессию цианобактерий, способствовать нарушению стабильности водных экосистем и привести к ухудшению качества воды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотруднику Научно-исследовательского центра экологической безопасности РАН В.Н. Мамонтовой за проведение хромато-масс-спектрометрических исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119020190099-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зайцева Т.Б., Медведева Н.Г. 2019. Молекулярные механизмы стрессового ответа цианобактерии *Planktothrix agardhii* на воздействие 4-трет-октилфенола // Микробиология. Т. 88. № 4. С. 417. https://doi.org/10.1134/S0026365619040141

Зайцева Т.Б., Мильман Б.Л., Луговкина Н.В. и др. 2015. Влияние октил- и нонилфенолов на рост, фотосинтетическую активность и токсинообразование цианобактерии *Planktothrix agardhii* // Гидробиол. журн. Т. 51. № 4. С. 40. https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v51.i6.40

Корнева Л.Г., Глущенко Г.Ю. 2020. Состав и сезонная сукцессия фитопланктона Таганрогского залива Азовского моря и нижнего течения р. Дон в условиях изменяющегося климата // Биология внутр. вод. № 1. С. 18. https://doi.org/10.31857/S032096522001009X

Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Жаковская З.А. и др. 2014. Фитопланктон и содержание цианотоксинов в Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в период аномально жаркого лета 2010 г. // Вода: химия и экология. № 8. С. 24.

Минеева Н.М. 2021. Оценка связи содержания хлорофилла и биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 53. С. 151. https://doi.org/10.17223/19988591/53/8).

Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. 1988. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка.

Bajpai R., Sharma N.K., Rai F.R. 2013. Physiological evidence indicates microcystin-LR to be a part of quantitative chemical defense system // J. Appl. Phycol. V. 25(5). P. 1575. https://doi.org/10.1007/s10811-013-9981-y

Chaffin J.D., Davis T.W., Smith D.J. et al. 2018. Interactions between nitrogen form, loading rate, and light intensity on *Microcystis* and *Planktothrix* growth and microcystin production // Harmful Algae. V. 73. P. 84. https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.02.001

Churro C., Semedo-Aguiar A.P., Silva A.D. et al. 2020. A novel cyanobacterial geosmin producer, revising GeoA distribution and dispersion patterns in Bacteria // Sci. Rep. V. 10. P. 8679. https://doi.org/10.1038/s41598-020-64774-y

Facey J.A., Apte S.C., Simon M. et al. 2019. A Review of the Effect of Trace Metals on Freshwater Cyanobacterial Growth and Toxin Production // Toxins. V. 11. № 643. P. 1. https://doi.org/10.3390/toxins11110643

Fernández-Juárez V., Bennasar-Figueras A., Sureda-Gomila A. et al. 2020. Differential Effects of Varying Concentrations of Phosphorus, Iron, and Nitrogen in N_2-Fixing Cyanobacteria // Front. Microbiol. V. 11. № 541558. P. 19. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.541558

Gobler C.J. 2020. Climate Change and Harmful Algal Blooms: Insights and perspective // Harmful Algae. V. 91. № 101731. P. 4. https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101731

Herbert D., Phipps P.J., Stange R.E. 1971. Chapter III Chemical Analysis of Microbial Cells // Methods in Microbiology. V. 5. Part B. P. 209. https://doi.org/10.1016/S0580-9517(08)70641-X

Hernando M., Minaglia M.C.C., Malanga G. et al. 2018. Physiological responses and toxin production of *Microcystis aeruginosa* in short-term exposure to solar UV radiation // Photochem. Photobiol. Sci. V. 17. P. 69. https://doi.org/10.1039/C7PP00265C

Jakubowska N., Szeląg-Wasielewska E. 2015. Toxic Picoplanktonic Cyanobacteria – Review // Marine Drugs. V. 13(3). P. 1497. https://doi.org/10.3390/md13031497

Jankowiak J., Hattenrath-Lehmann T., Kramer B.J. et al. 2019. Deciphering the effects of nitrogen, phosphprous, and temperature on cyanobacterial bloom intensification, diversity, and toxicity in western Lake Erie // Limnol., Oceanogr. V. 9999. P. 1. https://doi.org/10.1002/lno.11120

Lee J., Kumar Rai P.K., Jeon Y.J. et al. 2017. The role of algae and cyanobacteria in the production and release of odorants in water // Environ. Pollut. V. 227. P. 252. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.04.058

Lee J.H., Lee K.L., Lee J.Y, Kim H.S. 2020. Effect of nitrate, ammonium and phosphate on the growth and microcystin production of Korean *Microcystis* species // J. Environ. Biol. V. 41. P. 812. https://doi.org/10.22438/jeb/41/4/MRN-1294

Loza V., Perona E., Mateo P. 2014. Specific responses to nitrogen and phosphorus enrichment in cyanobacteria: Factors influencing changes in species dominance along eutrophic gradients // Water Res. V. 48. P. 622. https://doi.org/10.1016/j.watres.2013.10.014

Oh H., Lee C.S., Srivastava A. et al. 2017. Effects of Environmental Factors on Cyanobacterial Production of Odorous Compounds: Geosmin and 2-Methylisoborneol // J. Microbiol. Biotechnol. V. 27 (7). P. 1316. https://doi.org/10.4014/jmb.1702.02069

Omidi A., Esterhuizen-Londt M., Pflugmacher S. 2018. Still challenging: the ecological function of the cyanobacterial toxin microcystin – What we know so far // Toxin Rev. V. 37(2). P. 87. https://doi.org/10.1080/15569543.2017.1326059

Park H.-J., Park M.-H., Sim Y.-B. et al. 2017. Geosmin Production Potential of a Cyanobacterium, *Anabaena circinalis* Isolated from Lake Paldang, Korea // Korean J.

Ecol. Environ. V. 50(4). P. 363.
https://doi.org/10.11614/KSL.2017.50.4.363

Pinheiro C., Azevedo J., Campos A. et al. 2013. Absence of negative allelopathic effects of cylindrospermopsin and microcystin-LR on selected marine and freshwater phytoplankton species // Hydrobiologia. V. 705 (1). P. 27.
https://doi.org/10.1007/s10750-012-1372-x

Polyak Yu., Zaytseva T., Medvedeva N. 2013. Response of Toxic Cyanobacterium *Microcystis aeruginos* to Environmental Pollution // Water, Air, Soil Pollut. V. 224. № 1494. P. 14.
https://doi.org/10.1007/s11270-013-1494-4

Prasad R., Prasad S. 2019. Algal Blooms and Phosphate Eutrophication of Inland Water Ecosystems with Special Reference to India // Int. J. Plant Environ. V. 5. № 1. P. 1.
https://doi.org/10.18811/ijpen.v5i01.1

Rapala J., Sivonen K., Lyra C., Niemelä S.I. 1997. Variation of Microcystins, Cyanobacterial Hepatotoxins, in *Anabaena* spp. as a Function of Growth Stimuli // Appl. Environ. Microbiol. V. 63. № 6. P. 2206.
https://doi.org/10.1128/AEM.63.6.2206-2212.1997

Rippka R., Deruelles J., Waterbury J.B. et al. 1979. Genetic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria // J. Gen. Microbiol. V. 111. P. 1.

Rossi F., De Philippis R. 2016. Exocellular Polysaccharides in Microalgae and Cyanobacteria: Chemical Features, Role and Enzymes and Genes Involved in Their Biosynthesis // The Physiology of Microalgae. Switzerland: Springer International Publishing. P. 565.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-24945-2_21

Saadoun I.M., Schrader K.K., Blevins W.T. 2001. Environmental and nutritional factors affecting geosmin synthesis by *Anabaena* sp. // Water Res. V. 35. № 5. P. 1209.
https://doi.org/10.1016/S0043-1354(00)00381-X

Shalaby E.A., Dubey N.K. 2018. Polysaccharides from cyanobacteria: respons to biotic and abiotic stress and their antiviral activity // Indian J. Marin. Sci. V. 47. № 1. P. 21.

Shaw G., Moore D., Garnett C. 2009. Eutrophication and algal blooms // Encyclopedia of life support system. V. II. Environmental and ecological chemistry. Oxford: Eolss Publishing. P. 298.

Sivonen K. 1990. Effects of Light, Temperature, Nitrate, Orthophosphate, and Bacteria on Growth of and Hepatotoxin Production by *Oscillatoria agardhii* Strains // Appl. Environ. Microbiol. V. 56. № 9. P. 2658.

Sivonen K., Jones G. 1999. Cyanobacterial toxins // Toxic cyanobacteria in water – a guide to their public health consequences, monitoring and management. London: E&FN Spon. P. 41.

Srivastava A., Ko S.-R., Ahn C.-Y. et al. 2016. Microcystin Biosynthesis and mcyA Expression in Geographically Distinct *Microcystis* Strains under Different Nitrogen, Phosphorus, and Boron Regimes // BioMed Research International. V. 2016. Article ID 5985987.
https://doi.org/10.1155/2016/5985987

Tellez M.R., Schrader K.K., Kobaisy M. 2001. Volatile Components of the Cyanobacterium *Oscillatoria perornata* (Skuja) // J. Agric. Food Chem. V. 49. № 12. P. 5989.
https://doi.org/10.1021/jf010722p

Tiwari O.N., Khangembam R., Shamjetshabam M. et al. 2015. Characterization and Optimization of Bioflocculant Exopolysaccharide Production by Cyanobacteria *Nostoc* sp. BTA97 and *Anabaena* sp. BTA990 in Culture Conditions // Appl. Biochem. Biotechnol. V. 176. № 7. P. 1950.
https://doi.org/10.1007/s12010-015-1691-2

Wang S., Xiao J., Wan L. et al. 2018. Mutual dependence of nitrogen and phosphorus as key nutrient elements: one facilitates *Dolichospermum flos-aquae* to overcome the limitations of the other // Environ. Sci. Technol. V. 52. № 10. P. 5653.
https://doi.org/10.1021/acs.est.7b04992

Zaytseva T.B., Medvedeva N.G., Mamontova V.N. 2015. Peculiarities of the Effect of Octyl- and Nonylphenols on the Growth and Development of Microalgae // Inland Water Biology. V. 8. № 4. P. 406.
https://doi.org/10.1134/S1995082915040161

Zhan H.J., Lee C.C., Leigh J.A. 1991. Induction of the second exopolysaccharide (EPSb) in *Rhizobium meliloti* SU47 by low phosphate concentrations // Journal of Bacteriology. V. 173. № 22. P. 7391.
https://doi.org/10.1128/jb.173.22.7391-7394.1991

Zhang T., Li L., Zheng L., Song L. 2017. Effects of nutritional factors on the geosmin production of *Lyngbya kuetzingii* UTEX 1547 (*Oscillatoriales,* Cyanobacteria) // Phycologia. V. 56. № 2. P. 221.
https://doi.org/10.2216/16-98.1

Impact of Biogenic Elements on the Growth of Bloom-Forming Filamentous Cyanobacteria and Formation of Metabolites

T. B. Zaytseva[1, *] and N. G. Medvedeva[1, **]

[1]*St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

**e-mail: zaytseva.62@list.ru*

***e-mail: ngmedvedeva@gmail.com*

An increase in the content of biogenic elements in the medium led to an intensification of the growth of bloom-forming filamentous cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* and *Planktothrix agardhii* and a decrease in the content of water-soluble exopolysaccharides in the medium. The significant increase in the concentrations of microcystin dm-RR and the odor compound benzothiazole, synthesized by the cyanobacteria *P. agardhii*, corresponded to an increase in the content of nitrogen and phosphorus in the medium.

Keywords: nitrogen, phosphorus, filamentous cyanobacteria, exopolysaccharides, microcystins, odor compounds

EDN: DMFBBB
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 300–309

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.276.07(262.5)

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ДИАТОМОВОЙ ВОДОРОСЛИ *Pseudosolenia calcar-avis*

© 2022 г. Л. В. Стельмах*

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

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

Поступила в редакцию 07.06.2021 г.
После доработки 18.11.2021 г.
Принята к публикации 30.11.2021 г.

Исследованы структурные и функциональные характеристики культуры крупноклеточной диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis*, выделенной из планктона Черного моря. Выявлены основные причины ее интенсивного развития и доминирования в черноморском фитопланктоне в условиях разного содержания биогенных веществ в воде. При оптимальных условиях среды высокие значения эффективности работы фотосистемы II (0.67–0.69), относительного содержания хлорофилла *a* (~1% органического углерода), отношения площади поверхности клетки к объему цитоплазмы (~0.80–0.90 мкм$^{-1}$), а также наличие крупной внутриклеточной вакуоли позволили данному виду расти с высокой скоростью (1.40 сут$^{-1}$). Перенос клеток *P. calcar-avis*, имеющих максимальный внутриклеточный пул биогенных веществ, в морскую воду, обедненную по биогенным веществам, вызвал быстрое снижение эффективности работы фотосистемы II, относительного содержания хлорофилла *a* и удельной скорости роста. За счет внутриклеточного пула питательных веществ исследуемый вид водорослей осуществил 4.5 клеточных деления за 4 сут. После исчерпания внутриклеточных запасов биогенных веществ в культуре в течение последующих 5–7 сут численность клеток почти не изменялась, а жизнеспособность культуры сохранялась. Для полного восстановления функциональной активности и дальнейшего роста этого вида необходим доступ к внешнему источнику биогенных веществ, который будет поддерживать его функционирование на высоком уровне. Обсуждаются возможные механизмы пополнения клеток *P. calcar-avis* биогенными веществами в условиях их дефицита в море.

Ключевые слова: Черное море, фитопланктон, диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis*, биогенные вещества

DOI: 10.31857/S0320965222030184

ВВЕДЕНИЕ

За последнее столетие в результате изменений климата температура морской воды в глобальном масштабе повысилась на ~1°C (Häder, Gao, 2015), что привело к усилению термического расслоения вод и ослаблению восходящего потока биогенных веществ (Behrenfeld et al., 2006). По мнению ряда исследователей, ослабление турбулентности и потока питательных веществ в поверхностные воды ведет к сокращению доли диатомовых водорослей в первичной продукции и биомассе фитопланктона, а также объема экспорта морской продукции (Boop et al., 2005; Laufkötter et al., 2016). Эта гипотеза основана на представлении, что диатомовые водоросли могут успешно развиваться только в хорошо перемешиваемых водах, при высоких концентрациях нитратов, кремния и фосфатов. Тогда как в стратифицированных водах они уступают место другим группам водорослей, прежде всего, активно перемещающимся в воде динофитовым (Margalef, 1978). Однако другие исследователи считают, что по мере усиления стратификации водной толщи в фитопланктоне будет возрастать роль крупных диатомовых водорослей, которые могут успешно функционировать в обедненных по биогенным веществам водах (Kemp, Villareal, 2018). Последнюю гипотезу подтверждают данные, свидетельствующие об интенсивном развитии крупных видов диатомовых водорослей в олиготрофных водах Мирового океана (Goldman, McGillicuddy, 2003; Pedrosa-Pamies et al., 2016). Среди таких водорослей важнейшее место занимает *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G. Sundström, объем клеток которой находится в диапазоне 70–300 тыс. мкм^3. В Черном море

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*, F_v/F_m – эффективность работы фотосистемы II.

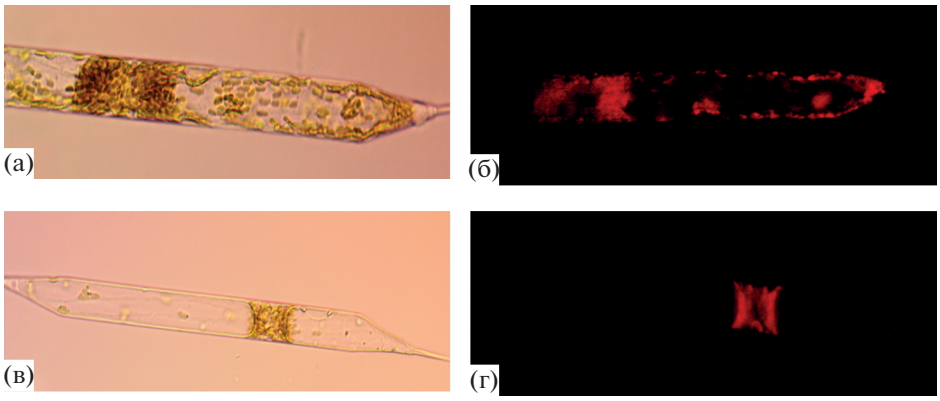

Рис. 1. Клетки *Pseudosolenia calcar-avis*, культивируемые на среде f/2 (а, б) и на морской воде, обедненной по биогенным веществам (в, г). Вид клеток под световым микроскопом (а, в) и люминесцентным (б, г).

этот вид развивается наиболее интенсивно в летний и осенний периоды года. Он может создавать основную биомассу фитопланктона не только в прибрежных водах при высоком содержании нитратов и кремния (Финенко и др., 2017), но и в глубоководных районах, где их количество в верхнем перемешанном слое часто падает до аналитического нуля (Stelmakh, Gorbunova, 2019; Yunev et al., 2021). В последнем случае биомасса *P. calcar-avis* может быть достаточно высокой, достигая 100–150 мг С/м^3, что вступает в противоречие с крайне низким содержанием минеральных форм азота в среде и, прежде всего, нитратов (Stelmakh, Gorbunova, 2019). Причины такого явления до настоящего времени окончательно не выяснены. Можно предположить, что данный вид водорослей обладает высокой степенью физиологической пластичности, обусловленной особой структурой клетки, и это позволяет ему успешно конкурировать с другими видами водорослей в водах с разным уровнем питательных веществ. В глубоководной области Черного моря концентрация минеральных форм азота и кремния изменяется от аналитического нуля до 3–6 мкМ, фосфатов – от аналитического нуля до 0.2–0.3 мкМ. Максимальное содержание этих веществ, как правило, наблюдается в зимне-весенний период, минимальное – летом (Mikaelyan et al., 2018).

Цель работы – выявить структурные и функциональные особенности диатомовой водоросли *P. calcar-avis*, позволяющие ей интенсивно развиваться в условиях разного содержания биогенных веществ в водах Черного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования была диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis*, впервые выделенная нами из планктона Черного моря в октябре 2019 г. в альгологически чистую культуру (рис. 1а–1г), которая содержалась на питательной среде f/2 (Guillard, Ryther, 1962), естественном рассеянном освещении и температуре 18–20°С, что соответствует температурному оптимуму для черноморских видов диатомовых водорослей (Akimov, Solomonova, 2019).

Для исследования светозависимого роста клеток *P. calcar-avis* экспоненциально растущую культуру переносили в 150-миллилитровые колбы, которые экспонировали при восьми различных интенсивностях непрерывного света в диапазоне 8.6–172 мкЭ/(м^2 с). Водоросли были адаптированы к каждой интенсивности в течение трех–четырех суток до стабилизации удельной скорости роста. Колбы с водорослями, расположенные на световой решетке, освещали снизу, используя светодиоды. Освещенность измеряли с помощью люксметра Ю-116, коэффициент перехода от освещенности в люксах к интенсивности света – 1000 лк = 17 мкЭ/(м^2 с) (Парсонс и др., 1982).

Исследование влияния различного уровня биогенной обеспеченности на структурные и функциональные характеристики *P. calcar-avis* проводили при насыщающей рост данного вида интенсивности света 68 мкЭ/(м^2 с), которую устанавливали экспериментально, и температуре воды 18–20°С. Клетки исследуемой культуры, находившиеся в фазе экспоненциального роста, отбирали пипеткой и переносили в колбы с пастеризованной морской водой без дополнительных добавок биогенных веществ, а также в колбы с биогенными веществами. В первом варианте опытов использовали среду f/2, во втором – f/2 без кремния, в третьем – f/2 без нитратов. В четвертом варианте опытов морская вода была обедненной по биогенным веществам. В ней содержание нитратов, кремния и фосфатов было крайне низким (≤0.05 мкМ).

В ходе экспериментов из колб с культурой микроводорослей ежесуточно отбирали аликвоты для оценки численности клеток, их линейных

размеров, концентрации Хл *a* и продукта его разрушения феофитина *a*, а также F_v/F_m.

Для определения концентрации пигментов использовали аликвоты объемом 10–15 мл в трех повторностях, профильтрованные через мембранные фильтры GF/C, которые помещали в 90%-ный водный раствор ацетона. Пигменты экстрагировали в течение 12 ч при температуре 8°C. Концентрацию Хл *a* и феофитина *a* определяли флуориметрическим методом с использованием лабораторного флуорометра Trilogy Turner Designs (США), калибровку которого осуществляли по чистому Хл *a* (Protocols..., 1994). Относительная ошибка определений не превышала 10%.

Содержание углерода в клетках *P. calcar-avis* рассчитывали на основе их объема по уравнению, представленному в работе (Menden-Deuer, Lessard, 2000). Линейные размеры клеток определяли с помощью светового микроскопа ZEISS Primo Star в 20 повторностях при общем увеличении системы ×100. Объем клеток вычисляли по методике (Брянцева и др., 2005), основываясь на принципах геометрического подобия. Удельную поверхность клеток рассчитывали как отношение площади поверхности клетки к полному объему клетки с учетом крупной внутриклеточной вакуоли. Численность клеток учитывали в счетной камере типа Нажотта в трех повторностях. Коэффициент вариации среднего значения был, как правило, в пределах 5–15%.

Для регистрации красной автофлуоресценции Хл *a* клеток *P. calcar-avis* в темном поле применяли световой микроскоп Микромед 3ЛЮМ, дополнительно оснащенный флуоресцентным блоком с ртутной лампой мощностью 100 Вт и фотокамерой Toup Cam UCMOS 14000 KPA. Световой диапазон возбуждения флуоресценции в клетках водорослей был 410–490 нм, что обеспечивалось синим светофильтром. Наблюдение красного свечения объекта (в отраженном свете) после прохождения через запирающий светофильтр (515 нм) проводили в области 515–700 нм.

Удельную суточную скорость роста культуры рассчитывали по приросту численности клеток в пробах по уравнению:

$$\mu = \ln N_t - \ln N_0, \quad (1)$$

где μ – удельная скорость роста водорослей, сут$^{-1}$, N_0 и N_t – исходная численность клеток и их количество через сутки.

Оценку F_v/F_m исследуемого вида микроводорослей осуществляли на двухвспышечном флуориметре (Погосян и др., 2009). Измерения проводили после 30 мин адаптации водорослей к темноте, чтобы все реакционные центры фотосистемы II перешли в открытое состояние. Во флуориметре реализован метод измерения начального уровня переменной флуоресценции (F_0) под действием коротких зондирующих вспышек и ее максимального уровня (F_m) при помощи насыщающей вспышки. По измеренным показателям рассчитывали переменную флуоресценцию $F_v = F_m - F_0$ и ее удельную величину – F_v/F_m. Относительная погрешность определений показателя F_v/F_m не превышала 5%.

Обработка данных выполнена в программе Excel 2007 для Windows. Рассчитаны среднеарифметические значения исследуемых параметров и стандартное отклонение. Статистическую значимость различий между вариантами определяли по *t*-критерию Стьюдента. При построении графиков использовали программу Grafer 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Зависимость структурных и функциональных параметров *P. calcar-avis* от интенсивности света. В оптимальных температурных условиях и высоком содержании биогенных веществ в среде по мере увеличения интенсивности света (*I*) от 8.6 до 51.6 мкЭ/(м^2 с) удельная скорость роста (μ) исследуемой культуры линейно возрастала (рис. 2а). В диапазоне световых интенсивностей 51.6–86.0 мкЭ/(м^2 с) этот показатель изменялся крайне мало, достигнув максимальных значений (1.38–1.40 сут$^{-1}$). При дальнейшем усилении света рост клеток *P. calcar-avis* замедлялся и при интенсивности света 172 мкЭ/(м^2 с) был лишь 0.80 сут$^{-1}$. Полученная нами зависимость скорости роста от интенсивности света представлена в виде экспоненциальной функции, хорошо описываемой уравнением Стила (Steele, 1962):

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

где $\mu_{макс}$ – максимальная удельная скорость роста (сут$^{-1}$), $I_{опт}$ – интенсивность света, при которой наблюдается $\mu_{макс}$ (мкЭ/(м^2 с)). Из уравнения получено, что максимальная скорость роста – 1.40 сут$^{-1}$ при насыщающей рост интенсивности света ($I_{опт}$), равной 68.70 мкЭ/(м^2 с).

Отношение F_v/F_m при интенсивностях света 8.6–86.0 мкЭ/(м^2 с) было почти максимальным – 0.67–0.69. В диапазоне световых интенсивностей 86.0–172 мкЭ/(м^2 с) этот показатель снижался до 0.52 (рис. 2б). По мере усиления света средний объем клеток культуры возрастал с 84 до 170 тыс. мкм^3 (рис. 2в). При этом удельная поверхность клеток, рассчитанная на единицу их объема, находилась в интервале значений 0.28–0.35 мкм$^{-1}$. Отношение между органическим углеродом и Хл *a* (C/Хл *a*) увеличивалось от 17 до 175, составив при насыщающей рост интенсивности света 105 (рис. 2г). Продукт распада Хл *a* – феофитин *a* – в исследуемой культуре отсутствовал.

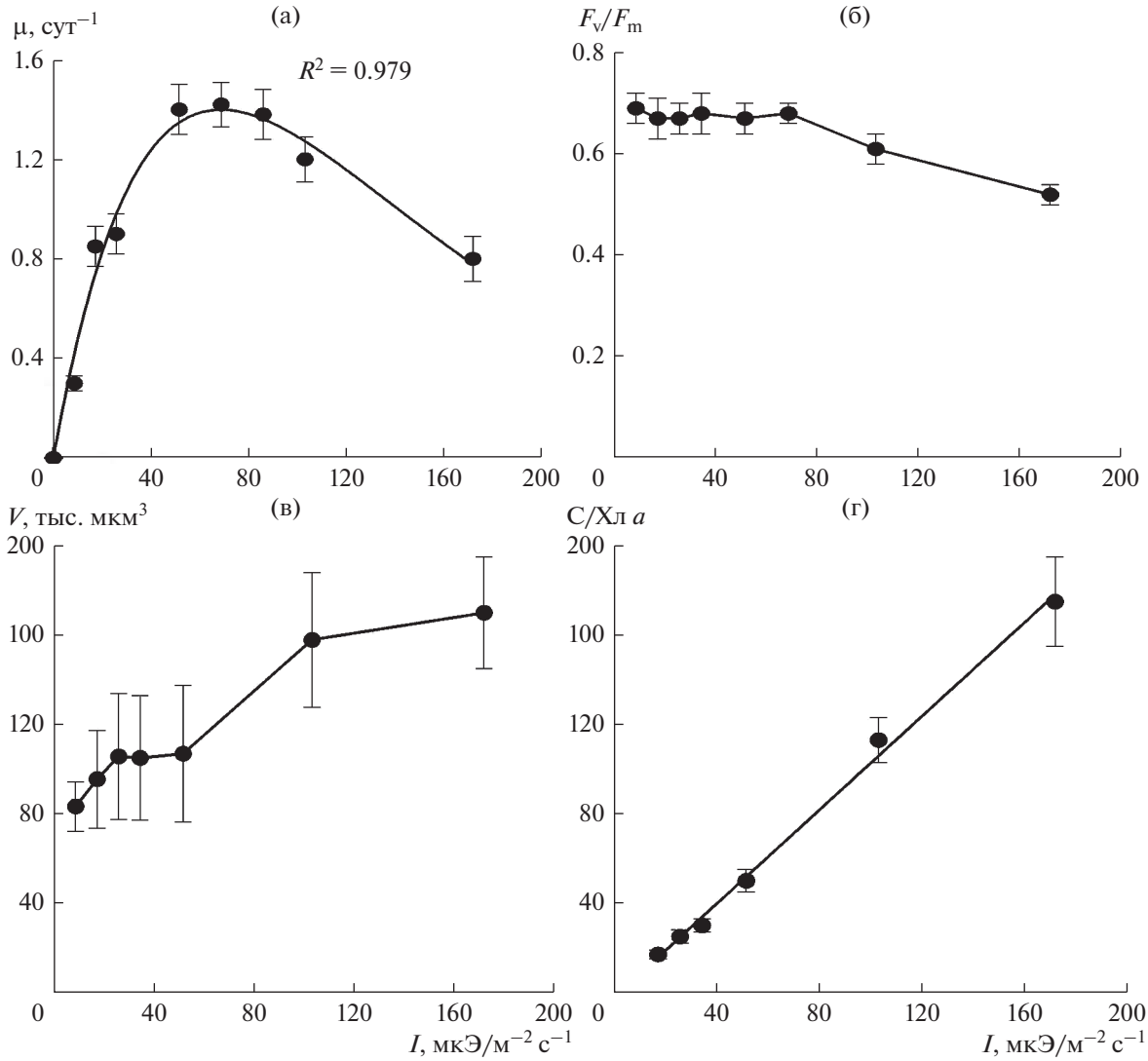

Рис. 2. Зависимость удельной скорости роста (а), отношения F_v/F_m (б), объема клеток (в) и отношения С/Хл *a* (г) от интенсивности света в культуре *Pseudosolenia calcar-avis*. Представленные на графиках значения – среднее арифметическое ± стандартное отклонение.

Важным структурным компонентом клеток *P. calcar-avis* является крупная вакуоль. Ее наличие хорошо видно на примере делящейся клетки, представленной и в светлом поле, и в темном (рис. 3а, 3б). Показано, что даже при оптимальных для роста световых и температурных условиях, а также достаточном количестве биогенных веществ в воде основной объем клетки занимает вакуоль (область в центре каждой из дочерних клеток), которая не флуоресцирует в темном поле микроскопа. Она ограничивает объем цитоплазмы, представленной в виде тонкого слоя, примыкающего к клеточной мембране. Именно в этом слое находится значительная доля хлоропластов, обеспечивающих флуоресценцию Хл *a*. По нашим приблизительным оценкам, на объем вакуоли приходится ≥70% общего объема клетки. При этом удельная поверхность клетки, рассчитанная только на объем цитоплазмы, будет равна ~0.80–0.90 мкм$^{-1}$.

Рост *P. calcar-avis* при различных по биогенным веществам условиях. В культуре *P. calcar-avis*, находившейся в экспоненциальной фазе роста, а затем перенесенной в свежую питательную среду f/2, при оптимальных для роста световых и температурных условиях наблюдали прирост численности клеток на протяжении всего семисуточного эксперимента (рис. 4а). За этот период численность клеток возросла от 20 до 4170 кл./мл. Самые высокие значения удельной скорости роста (1.10–1.45 сут$^{-1}$) отмечены в течение первых и вторых суток (рис. 4б). В последующий период по мере увеличения численности клеток удельная ско-

рость роста снижалась и к концу эксперимента была лишь 0.20 сут$^{-1}$.

В культуре, помещенной в среду f/2 без кремния, прирост клеток происходил на протяжении первых пяти суток, к концу которых численность водорослей достигла 1280 кл./мл. Удельная скорость роста была максимальной в первые и вторые сутки, а к пятым суткам снизилась в ~3 раза. За пять суток исследуемый вид водорослей осуществил шесть клеточных делений, тогда как в контроле за это же время – 6.7 делений.

Культура *P. calcar-avis* без нитратов в среде росла с максимальной скоростью (1.40 сут$^{-1}$) также в течение первых двух суток. Затем к четвертым суткам удельная скорость роста снизилась до 0.30 сут$^{-1}$, а численность клеток достигла лишь 700 кл./мл. После чего рост водорослей прекратился.

На морской воде прирост данного вида наблюдали в течение четырех суток с постепенным понижением удельной скорости роста от 1.10 до 0.30 сут$^{-1}$. При этом максимальная численность клеток водорослей была лишь 470 кл./мл. В результате культура, росшая без нитратов в среде, совершила пять клеточных делений, а на морской воде, обедненной по биогенным веществам, – 4.5 деления. Статистически значимые различия (по *t*-критерию Стьюдента, при $p \leq 0.05$) в численности клеток, возраставшей в течение экспериментов, получены между опытами без нитратов и контролем, а также на морской воде без биогенных веществ и контролем. Сходные статистически значимые различия зарегистрированы и для удельной скорости роста.

Снижение удельной скорости роста *P. calcar-avis* в процессе увеличения численности клеток и в контроле, и в опытах сопровождалось постепенным падением эффективности работы фотосистемы II (рис. 4в), увеличением отношения С/Хл *a* (рис. 4г) и объема клеток (рис. 4д), а также снижением концентрации Хл *a* в расчете на клетку (рис. 4е). Однако в культурах, росших на полной среде f/2 или без кремния, эти процессы выражены значительно слабее, чем в культурах, обедненных только по нитратам, либо по нитратам, кремнию и фосфатам. Например, на седьмые сутки эксперимента отношение F_v/F_m снизилось в контроле до 0.50, в культуре, росшей в среде без кремния, – до 0.35, без нитратов – до 0.30, а на морской воде без биогенных веществ – до 0.10. Статистически значимые различия значений F_v/F_m по *t*-критерию Стьюдента (при $p \leq 0.05$) получены между опытами без нитратов и контролем, а также на морской воде без биогенных веществ и контролем. Подобные статистически значимые различия получены и для отношения С/Хл *a*. За семь суток эксперимента отношение С/Хл *a* в контроле увеличилось лишь с 50 до 60. Тогда как при культивировании *P. calcar-avis* без кремния

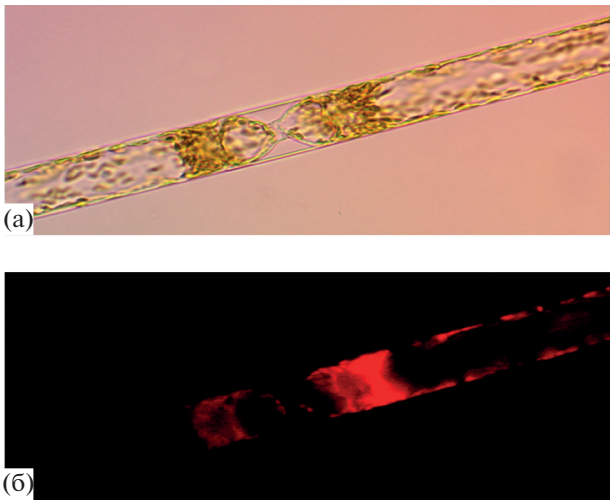

Рис. 3. Вид клеток *Pseudosolenia calcar-avis* в процессе деления под световым (а) и люминесцентным (б) микроскопами.

этот показатель вырос до 70, без нитратов – до 150, а без нитратов, кремния и фосфатов – до 155. Это означает, что клетки исследуемого вида водорослей в условиях максимального дефицита всех биогенных веществ характеризовались самым низким содержанием Хл *a* (рис. 4е), которое было в ~3 раза ниже, чем при оптимальных условиях минерального питания. Результаты микроскопии и в светлом поле, и в темном, где наблюдается красная автофлуоресценция Хл *a*, подтверждают полученные количественные оценки. Видно, что клеткам водорослей, содержащихся в условиях биогенного насыщения, присуща высокая степень развития пигментной системы. Хлоропласты расположены и в зоне так называемого цитоплазматического мостика, и по всей цитоплазме, расположенной по периферии клетки (рис. 1а, 1б). На морской воде, почти не содержащей биогенных веществ, хлоропласты сконцентрированы, в основном, в зоне цитоплазматического мостика, что может свидетельствовать о сильной деградации пигментной системы (рис. 1в, 1г).

Во всех вариантах опытов минимальные изменения отмечены для объема клеток, который возрастал в течение семи суток лишь на 10–30% (рис. 4д), а удельная поверхность в расчете на единицу объема клетки находилась в диапазоне 0.28–0.30 мкм$^{-1}$, в расчете на единицу цитоплазмы – ~0.80–0.90 мкм$^{-1}$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Принято считать, что по мере увеличения объема клеток морских микроводорослей со 100 мкм^3 и выше удельная скорость роста снижается (Banse, 1982; Finkel, 2001; Marañón, 2015). У круп-

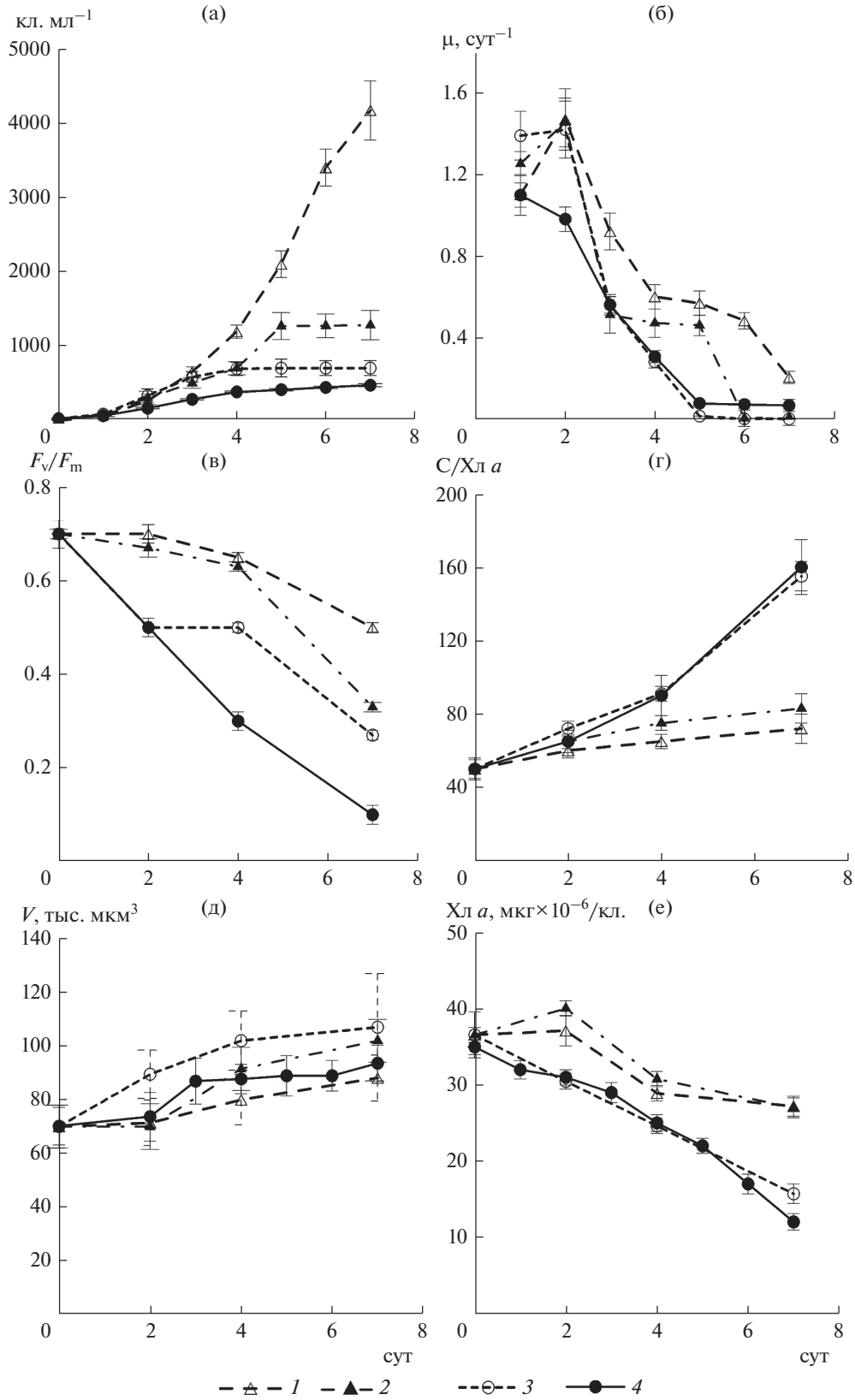

Рис. 4. Изменение численности клеток (а), удельной скорости роста (б), отношения F_v/F_m (в), отношения С/Хл *a* (г), объема клеток (д) и концентрации Хл *a* в расчете на клетку (е) в культуре *Pseudosolenia calcar-avis*. *1* – культивирование на среде f/2, *2* – f/2 без кремния, *3* – f/2 без нитратов, *4* – на морской воде, обедненной по всем биогенным веществам. Значения на графиках – среднее ± стандартное отклонение.

ноклеточных диатомовых водорослей с объемом ~100 тыс. мкм^3 этот показатель достигает 0.20–0.30 сут$^{-1}$ (Marañón, 2015). Однако по нашим данным, максимальная удельная скорость роста черноморского штамма *P. calcar-avis* с объемом клеток 100–160 тыс. мкм^3 была 1.40 сут$^{-1}$. Более высокие значения (1.84 сут$^{-1}$) получены для культуры диатомовой водоросли *Rhizosolenia setigera* Brightwell, выделенной из вод Токийского залива и имеющей такой же объем клетки, как и у *Pseudosolenia calcar-avis* (Yoshimatsu et al., 2020). Следовательно, представленные результаты слабо подчиняются установленной ранее зависимости удельной скорости роста морских микроводорослей от объема их клеток. Это противоречие обусловлено, вероятно, структурными и функциональными особенностями некоторых крупных видов диатомовых водорослей, обеспечивающими их интенсивный рост. К таким особенностям у *P. calcar-avis* следует отнести высокие значения эффективности работы фотосистемы II, близкие к максимальным, выявленным ранее у мелких и средних по размерам видов диатомовых водорослей (Akimov, Solomonova, 2019). В условиях максимального роста исследованной нами культуры удельное содержание Хл *a* в расчете на единицу органического углерода достигло почти 1%, что является непременным условием для роста морских микроводорослей с высокой скоростью (Стельмах, 2017).

Наличие крупной внутриклеточной вакуоли у *P. calcar-avis*, занимающей основной объем клетки, существенно влияет на ее функциональные свойства. Все хлоропласты клетки сосредоточены в узком пристеночном слое цитоплазмы, что повышает эффективность использования световой энергии. Удельная поверхность клеток вида в расчете на небольшой пристеночный объем цитоплазмы сопоставима с таковой для мелких клеток водорослей, у которых клеточная вакуоль небольшая и занимает приблизительно ≤30% объема клетки (Schreiber et al., 2017), что также усиливает эффективность использования световой энергии пигментами *P. calcar-avis* в процессе фотосинтеза. Небольшой объем цитоплазмы у исследованного нами вида повышает эффективность транспорта биогенных веществ из внешней среды в клетку, а движение цитоплазмы вдоль клеточной мембраны усиливает транспорт биогенных веществ в самой клетке (Raven, 1987). Вероятно поэтому скорость поглощения из воды биогенных веществ, прежде всего азота, у крупноклеточных представителей диатомовых водорослей рода *Rhizosolenia* в 3 раза выше их удельной скорости роста (Richardson et al., 1996).

При достижении максимальной скорости роста водорослей процесс транспорта биогенных веществ из среды в клетку через ее плазматическую мембрану продолжается. Это позволяет морским планктонным водорослям, в том числе крупным видам диатомовых, накапливать внутри клеток (например, в вакуолях) определенный запас питательных веществ, что следует рассматривать как стратегию выживания водорослей при неблагоприятных по биогенным веществам условиях (Baek et al., 2008). В отсутствии внешних источников минеральных форм азота, кремния и фосфора рост микроводорослей осуществляется за счет внутриклеточного запаса питательных веществ. В процессе их роста из внутриклеточных резервов потребляются в первую очередь так называемые легко усваиваемые питательные вещества – неорганические формы биогенных элементов, затем – трудно утилизируемые органические вещества (аминокислоты, нуклеиновые кислоты, некоторые белки и органические формы фосфора) (Girault et al., 2013; Palabhanvi et al., 2014). После этого вегетативный рост водорослей прекращается. Внутриклеточный пул питательных веществ, вероятно, у разных видов неодинаков. Он позволяет некоторым мелкоклеточным видам диатомовых водорослей осуществить одно клеточное деление (Шоман, 2015), динофитовым – два–три деления (Стельмах, Мансурова, 2021). Тогда как культура *Pseudosolenia calcar-avis* при полном отсутствии внешних источников биогенных веществ поделилась 4.5 раза за счет их запасов, содержащихся в крупной клеточной вакуоли. При таких условиях значения удельной скорости роста, эффективности работы фотосистемы II и удельного содержания Хл *a* у исследуемого вида быстро снижались, что следует рассматривать как один из механизмов или способов его выживания и сохранения функциональной активности в течение первых четырех суток без дополнительных внешних источников азота, кремния и фосфора.

После исчерпания внутриклеточных запасов биогенных веществ в культуре в течение последующих 5–7 сут численность клеток не изменялась, а их слабая красная автофлуоресценция и низкие значения эффективности работы фотосистемы II, при которых возможно полное восстановление функционирования водорослей в благоприятных условиях, свидетельствовали о сохранении жизнеспособности культуры. Для дальнейшего роста этого вида необходим доступ к внешнему источнику биогенных веществ, который будет поддерживать его функционирование на высоком уровне.

В условиях дефицита минеральных питательных веществ в стратифицированных водах Черного моря в теплый период года *P. calcar-avis* может периодически получать минеральные соединения биогенных элементов из глубин за счет периодического ослабления температурного расслоения водной толщи в результате усиления ветровой деятельности и штормов, что обычно наблюдается в осенний период (Yunev et al., 2021).

Возможным дополнительным источником азота для исследуемого нами вида может быть атмосферный азот, способность к фиксации которого показана для цианобактерии *Richelia intracellularis* Schmidt – эндосимбионта некоторых видов диатомовых водорослей, включая род *Rhizosolenia* (Anderson et al., 2018). Скорость фиксации атмосферного азота *Richelia intracellularis*, находящейся в клетках диатомовых водорослей, в 170–420 раз выше, чем у свободноживущих клеток этой цианобактерии. Количество фиксируемого азота во много раз превосходит потребности в нем самой цианобактерии. Основная его часть трансформируется в аммонийный азот и далее используется клетками диатомовых водорослей (Foster et al., 2011). Симбиоз водорослей рода *Rhizosolenia* и цианобактерии *Richelia intracellularis* зарегистрирован в субтропических водах Тихого океана (Anderson et al., 2018), в Аравийском (Padmakumar et al., 2010) и Средиземном (Zeev et al., 2008) морях. В Черном море это явление не изучали, однако присутствие *R. intracellularis* в водах глубоководных районов (Виноградова, Брянцева, 2017) позволяет предположить существование здесь симбиотических отношений между данной цианобактерией и *Pseudosolenia calcar-avis*.

Пополнение клеток исследуемого нами вида диатомовых водорослей биогенными веществами может осуществляться, вероятно, за счет его вертикальных миграций. Это предположение основано на результатах, подтверждающих, что представители рода *Rhizosolenia* способны регулировать свою плавучесть и совершать миграции за пределы зоны фотосинтеза, накапливать там биогенные вещества и вновь подниматься вверх (Kemp, Villareal, 2018).

Описанные выше механизмы функционирования *P. calcar-avis* и отсутствие потребления ее микрозоопланктоном в Черном море обеспечивают виду преобладание в фитопланктоне даже при низких концентрациях биогенных веществ в воде (Stelmakh, Georgieva, 2014).

Выводы. Исследованы особенности структурно-функциональных характеристик крупноклеточной диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis*, позволяющие ей доминировать в фитопланктоне Черного моря при разном уровне биогенных веществ в воде. Среди структурных особенностей вида следует выделить присутствие крупной внутриклеточной вакуоли, которая способствует движению пристеночного слоя цитоплазмы вдоль периферии клетки, улучшая транспорт биогенных веществ. Наличие тонкого слоя цитоплазмы увеличивает удельную поверхность клетки в расчете на цитоплазму, что усиливает эффективность использования световой энергии пигментами в процессе фотосинтеза. Высокие значения эффективности работы фотосистемы II (0.67–0.69) и относительного содержания Хл *a* (~1% органического углерода) при оптимальных условиях среды позволили данному виду расти с высокой скоростью (1.40 сут$^{-1}$). Перенос клеток *P. calcar-avis*, имеющих максимальный внутриклеточный пул биогенных веществ, в морскую воду, обедненную по биогенным веществам, вызвал снижение эффективности работы фотосистемы II, относительного содержания Х *a* и удельной скорости роста. За счет внутриклеточного пула питательных веществ исследуемый вид водорослей осуществил 4.5 клеточных деления за 4 сут. После исчерпания внутриклеточных запасов биогенных веществ в культуре в течение последующих 5–7 сут численность клеток почти не изменялась, а их слабая красная автофлуоресценция и низкие значения эффективности работы фотосистемы II, при которых возможно полное восстановление функционирования водорослей в благоприятных условиях, свидетельствовали о сохранении жизнеспособности культуры. Для достижения высокой степени функциональной активности *P. calcar-avis* необходим внешний источник минеральных форм питательных веществ, который может быть обеспечен предположительно несколькими путями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность ведущему инженеру отдела экологической физиологии водорослей Института биологии южных морей И.И. Бабич за неоценимую помощь при выполнении данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и администрации г. Севастополя в рамках научного проекта № 20-45-920002 “Стратегии адаптации фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном под влиянием климатических изменений и антропогенной нагрузки на прибрежные экосистемы Черного моря (район Севастополя)”, а также в рамках госзадания № 121041400077-1 “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брянцева Ю.В., Лях А.М., Сергеева А.В. 2005. Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря. Севастополь. (Препринт НАН Украины, Институт Биологии Южных морей).

Виноградова О.Н., Брянцева Ю.В. 2017. Таксономическая ревизия *Cyanobacteria/Cyanoprokaryota* черноморского побережья Украины // Альгология. Т. 27.

№ 4. С. 436.
https://doi.org/10.15407/alg27.04.436

Парсонс Т.Р., Такахаши М., Харгрей В. 1982. Биологическая океанография. Москва: Легк. и пищ. промсть. (*Parsons T.R., Takahashi M., Hargrave B.* 1977. Biological oceanographic processes. Oxford: Pergamon Press).

Погосян С.И., Гальчук С.В., Казимирко Ю.В. и др. 2009. Применение флуориметра "МЕГА-25" для определения количества фитопланктона и оценки состояния его фотосинтетического аппарата // Вода: химия и экология. № 6 (12). С. 34.

Стельмах Л.В. 2017. Закономерности роста фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном в Черном море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Севастополь. http://repository.marineresearch.org/handle/299011/2072

Стельмах Л.В., Мансурова И.М. 2021. Физиологический механизм выживания динофитовых водорослей в условиях биогенного лимитирования // Биология внутр. вод. № 2. С. 198.
https://doi.org/10.31857/S0320965221010157

Финенко З.З., Стельмах Л.В., Мансурова И.М. и др. 2017. Сезонная динамика структурных и функциональных показателей фитопланктонного сообщества в Севастопольской бухте // Системы контроля окружающей среды. Вып. 29. С. 73.
https://doi.org/10.33075/2220-5861-2017-3-73-82

Шоман Н.Ю. 2015. Динамика внутриклеточного содержания углерода, азота и хлорофилла *a* в условиях накопительного роста диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897) при разной интенсивности света // Биология моря. Т. 41. № 5. С. 324.
http://elibrary.ru/item.asp?id=24862972

Akimov A.I., Solomonova E.S. 2019. Characteristics of growth and fluorescence of certain types of algae during acclimation to different temperatures under culture conditions // Oceanology. V. 59. Iss. 3. P. 316.
https://doi.org/10.1134/S0001437019030019

Anderson E.E., Wilson C., Knap A.H., Villareal T.A. 2018. Summer diatom blooms in the eastern North Pacific gyre investigated with a long-endurance autonomous surface vehicle // PeerJ 6:e5387.
https://doi.org/10.7717/peerj.5387

Baek S.H., Shimode S., Han M.-S., Kikuchi T. 2008. Growth of dinoflagellates *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Sagami Bay, Japan: The role of nutrients // Harmful Algae. V. 7. Iss. 6. P. 729.
https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.02.007

Banse K. 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial // Limnol., Oceanogr. V. 27. P. 1059.

Behrenfeld J.M., Worthington K., Sherrell M.R. et al. 2006. Controls on tropical Pacific productivity revealed through nutrient stress diagnostics // Nature. V. 442. Iss. 7106. P. 1025.
https://doi.org/10.1038/nature05083

Bopp L., Aumont O., Cadule P. et al. 2005. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: a global model study // Geophys. Res. Lett. V. 32. Iss. 19. L19606.
https://doi.org/10.11029/12005GL023653

Finkel Z.V. 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms // Limnol., Oceanogr. V. 46. P. 86.
https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.1.0086

Foster R.A., Kuypers M., Vagner T. et al. 2011. Nitrogen fixation and transfer in open ocean diatom–cyanobacterial symbioses // The ISME J. V. 5. P. 1484.
https://doi.org/10.1038/ismej.2011.26

Girault M., Arakawa H., Hashihama F. 2013. Phosphorus stress of microphytoplankton community in the western subtropical North Pacific // J. Plankton Res. V. 35. Iss. 1. P. 146.
https://doi.org/10.1093/plankt/fbs076

Goldman J.C., McGillicuddy D.J. 2003. Effect of large marine diatoms growing at low light on episodic new production // Limnol., Oceanogr. V. 48. Iss. 3. P. 1176.
https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.3.1176

Guillard R.R.L., Ryther J.H. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* Cleve // Can. J. Microbiol. V. 8. P. 229.

Häder D.-P., Gao K. 2015. Interactions of anthropogenic stress factors on marine phytoplankton // Front. Environ. Sci. V. 3. Article 14. P. 1.
https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.00014

Kemp A.E.S., Villareal T.A. 2018. The case of the diatoms and the muddled mandalas: Time to recognize diatom adaptations to stratified waters // Progress in Oceanography. V. 167. P. 138.
https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.08.002

Laufkötter C., Vogt M., Gruber N. et al. 2016. Projected decreases in future marine export production: the role of the carbon flux through the upper ocean ecosystem // Biogeosciences. V. 13. Iss. 13. P. 4023.
https://doi.org/10.5194/bg-13-4023-2016

Marañón E. 2015. Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure // Annu. Rev. Mar. Sci. V. 7. P. 241.
https://doi.org/10.1080/00318884.2020.1812260

Margalef R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment // Oceanol. Acta. V. 1. P. 493.

Menden-Deuer S., Lessard E.J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol., Oceanogr. V. 45. Iss. 3. P. 569.
https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569

Mikaelyan A.S., Kubryakov A.A., Silkin V.A. et al. 2018. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea // Deep-Sea Res. Pt. I. V. 142. P. 44.
https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.08.001

Padmakumar K.B., Menon N.R., Sanjeevan V.N. 2010. Occurrence of endosymbiont *Richelia intracellularis* (Cyanophyta) within the diatom *Rhizosolenia hebetata* in Northern Arabian Sea // International J. Biodiversity and Conservation. V. 2. Iss. 4. P. 70.
https://doi.org/10.5897/IJBC.9000100

Palabhanvi B., Kumar V., Muthuraj M., Das D. 2014. Preferential utilization of intracellular nutrients supports microalgal growth under nutrient starvation: Multi-nutrient mechanistic model and experimental validation // Bioresour. Technol. V. 173. P. 245.
https://doi.org/10.1016/j.biortech.2014.09.095

Pedrosa-Pamies R., Sanchez-Vidal A., Canals M. et al. 2016. Enhanced carbon export to the abyssal depths driven by atmosphere dynamics // Geophys. Res. Lett. V. 43. Iss. 16. P. 8626. https://doi.org/10.1002/2016GL069781

Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. JGOFS Report Nr. 19, vi+170 pp. Reprint of the IOC Manuals and Guides No. 29. UNESCO 1994. http://hdl.handle.net/11329/220

Raven J.A. 1987. The role of vacuoles // New Phytologist. V. 106. Iss. 3. P. 357.

Richardson T.L., Ciotti A.M., Cullen J.J. 1996. Physiological and optical properties of *Rhizosolenia formosa* (Bacillariophyceae) in the context of open-ocean vertical migration // J. Phycol. V. 32. P. 741. https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00741.x

Schreiber V., Dersch J., Puzik K. et al. 2017. The Central Vacuole of the Diatom *Phaeodactylum tricornutum*: Identification of New Vacuolar Membrane Proteins and of a Functional Di-leucine-based Targeting Motif // Protist. V. 168. Iss. 3. P. 271. https://doi.org/10.1016/j.protis.2017.03.001

Steele J.G. 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea // Limnol., Oceanogr. V. 1. P. 137.

Stelmakh L.V., Georgieva E.Yu. 2014. Microzooplankton: the trophic role and involvement in the phytoplankton loss and bloom-formation in the Black Sea // Turkish J. Fish. and Aquatic Sci. V. 14. P. 955. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v14_4_15

Stelmakh L., Gorbunova T. 2019. Effect of phytoplankton adaptation on the distribution of its biomass and chlorophyll *a* concentration in the surface layer of the Black Sea // Oceanol. Hydrobiol. Stud. V. 48. Iss. 4. P. 404. https://doi.org/10.2478/ohs-2019-0035

Yoshimatsu T., Yamaguchi H., Limura A. et al. 2020. Effects of temperature, salinity, and light intensity on the growth of the diatom *Rhizosolenia setigera* in Japan // Phycologia. V. 59. Iss. 6. P. 551. https://doi.org/10.1080/00318884.2020.1812260

Yunev O.A., Carstensen J., Stelmakh L.V. et al. 2021. Reconsideration of the phytoplankton seasonality in the open Black Sea // Limnology and Oceanography Letters. V. 6. P. 51. https://doi.org/10.1002/lol2.10178

Zeev E.B., Yogev T., Man-Aharonovich D. et al. 2008. Seasonal dynamics of the endosymbiotic, nitrogen-fixing cyanobacterium *Richelia intracellularis* in the eastern Mediterranean Sea // The ISME Journal. V. 2. P. 911.

Features of the Structural and Functional Characteristics of the Diatom *Pseudosolenia calcar-avis*

L. V. Stelmakh*

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

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

The structural and functional characteristics of the culture of the large-celled diatom *Pseudosolenia calcar-avis* were studied. The main reasons for its intensive development and dominance in the phytoplankton of the Black Sea under conditions of different nutrient content in water have been identified. Under optimal environmental conditions, high values of the efficiency of photosystem II (0.67–0.69), the relative content of chlorophyll *a* (~1% of organic carbon), the ratio of the cell surface area to the volume of the cytoplasm (~0.80–0.90 μm^{-1}), as well as the presence of large intracellular vacuole allowed this species to grow at a high rate (1.40 day^{-1}). The transfer of *P. calcar-avis* cells, which have the maximum intracellular pool of nutrients, to seawater depleted in nutrients, caused a decrease in the efficiency of photosystem II, the relative content of chlorophyll *a*, and the specific growth rate. Due to the intracellular pool of nutrients, the investigated species of algae carried out 4.5 cell divisions in 4 days. After the depletion of the intracellular reserves of nutrients in the culture for the next 5–7 days, the cells abundance remained practically unchanged, and the viability of the culture remained. For the complete restoration of functional activity and further growth of this species, access to an external source of nutrients is necessary, which will maintain its functioning at a high level. Possible replenishment mechanisms of *P. calcar-avis* cells with nutrients under conditions of their deficiency in the sea are discussed.

Keywords: Black Sea, phytoplankton, diatom *Pseudosolenia calcar-avis*, nutrients

EDN: VANHNV
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 310–316

ВОДНАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ

УДК 614.876:637.56+574.5

ОЦЕНКА МОЩНОСТИ ДОЗ ОБЛУЧЕНИЯ РЫБ В НИЗОВЬЕ р. ОБЬ

© 2022 г. В. Г. Городецкий[a], *, А. В. Трапезников[a], В. Н. Трапезникова[a], А. В. Коржавин[a]

[a] *Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия*

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

Поступила в редакцию 08.06.2021 г.
После доработки 18.08.2021 г.
Принята к публикации 15.11.2021 г.

Проведена оценка мощности доз облучения, обусловленных ^{90}Sr и ^{137}Cs, у рыб в низовье р. Обь. Использованы многолетние результаты радиоэкологического мониторинга Обь-Иртышской речной системы за 2004–2017 гг.: данные лабораторных исследований по содержанию радионуклидов в воде, донных отложениях и ихтиофауне Нижней Оби в границах Ханты-Мансийского (2004–2010 гг.) и Ямало-Ненецкого (2014–2017 гг.) автономных округов и др. Рассчитаны мощности суммарных доз облучения от ^{90}Sr и ^{137}Cs для всех исследуемых видов рыб, а также мощности внутренних и внешних доз облучения для семи видов рыб в Ханты-Мансийском автономном округе и восемь видов в Ямало-Ненецком автономном округе с учетом размерно-массовых характеристик рыб. Мощности дозовых нагрузок на все виды представителей ихтиофауны не превышают рекомендованные Международной комиссией по радиологической защите консервативного экологически безопасного уровня доз облучения биоты. Мощности доз от внутреннего облучения всех видов рыб выше, чем от внешнего. Основной вклад в формирование мощностей доз у рыб вносит ^{90}Sr, аккумулированный в их организме. Проведено сравнение мощностей доз облучения рыб Нижней Оби и в р. Теча вблизи производственного объединения “Маяк”, в реках Ромашка и Томь вблизи Сибирского химического комбината, в р. Енисей вблизи Горно-химического комбината, в Белоярском водохранилище вблизи Белоярской АЭС и р. Неман.

Ключевые слова: техногенные радионуклиды, донные отложения, ихтиофауна, мощность доз облучения, предприятия Росатома, Нижняя Обь, р. Неман

DOI: 10.31857/S0320965222030068

ВВЕДЕНИЕ

Радиоэкологическая ситуации в Нижней Оби и ее пойме определяется в основном процессом выноса радионуклидов из водосборной площади. Поступление радионуклидов на водосбор происходит за счет глобальных выпадений из атмосферы и поступлением радионуклидов в Обь-Иртышскую речную сеть в результате деятельности предприятий ядерного комплекса на территории Обь-Иртышского бассейна (Экология..., 2006).

В 1949–1951 гг. производственным объединением “Маяк” в р. Теча сброшено ~10^{17} Бк жидких радиоактивных отходов. Значительная часть радиоактивности прошла транзитом по рекам Теча, Тобол, Иртыш и Нижняя Обь в Обскую губу (Трапезников и др., 2018). Другая часть (~4.6 ПБк ^{137}Cs и ~4.3 ПБк ^{90}Sr) депонирована в донных отложениях рек и их пойменных почвах (Трапезников, 2010).

В 1993 г. в результате аварии на Сибирском химкомбинате в окружающую среду выброшено 30.9 ТБк активности, включая 6.3 ГБк ^{239}Pu. На поверхности земли сформировался радиоактивный след длиной >7 км (Алексахин и др., 2001; Тетенев и др., 2008). До остановки последнего реактора в 2008 г. жидкие отходы, содержащие радионуклиды, поступали в р. Ромашка, далее в р. Томь (правый приток р. Обь) (Никитин и др., 2010). Были загрязнены пойменные почвы и донные отложения (Радиоэкологическая..., 2015).

Северная часть водосборной площади Обь-Иртышской речной системы загрязнена атмосферными выпадениями радиоактивных веществ в результате испытаний ядерного оружия на Новоземельском полигоне, южная часть – на Семипалатинском полигоне и полигоне Лобнор (Китай). Часть радиоактивных загрязнений с водосборной площади Обь-Иртышского бассейна, с речным стоком поступающих в Обскую губу, концентрируется в донных отложениях в зоне смешения пресных и соленых вод (Семенков и др., 2015; Мирошников и др., 2020).

Сокращения: ПО – производственное объединение; ХМАО – Ханты-Мансийский автономный округ, ЯНАО – Ямало-Ненецкий автономный округ.

Поступление с водой ^{90}Sr и ^{137}Cs в Нижнюю Обь из Средней Оби превышает поступление этих радионуклидов из р. Иртыш (Трапезников и др., 2016). В паводковый период и при затяжных дождях через пойменные участки происходит вторичное загрязнение рек, что требует постоянного мониторинга радиоэкологической ситуации речной системы (Заключение..., 2008).

В бассейне Нижней Оби ведется промышленный лов рыбы, поэтому мониторинг содержания техногенных радионуклидов в ихтиофауне крайне актуален. Рыбы аккумулируют радионуклиды, поступившие по пищевой цепи и непосредственно из воды. С одной стороны, важно определение содержания радионуклидов в рыбе, как продукте питания с точки зрения санитарно-гигиенических требований, с другой, – важна оценка радиоэкологических рисков для самой рыбы из-за ее внутреннего и внешнего облучений от радионуклидов, содержащихся в окружающей среде (в воде и донных отложениях).

Цель работы – оценить мощность доз, получаемых рыбами от радиоактивного загрязнения Нижней Оби в границах ХМАО и ЯНАО; дать сравнительный анализ этого показателя с таковым у рыб в реках, протекающих в зонах воздействия предприятий Росатома – ПО “Маяк”, Сибирский химический комбинат, Горно-химический комбинат, Белоярская АЭС.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для оценки мощности доз облучения ихтиофауны Нижней Оби использованы данные полевых исследований отдела континентальной радиоэкологии Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН в ХМАО (2004–2010 гг.) и ЯНАО (2014–2017 гг.), обобщенные в работах Г.А. Трапезникова с соавторами (2014, 2016, 2018).

Проведена обработка результатов по содержанию ^{90}Sr и ^{137}Cs в рыбе, воде и донных отложениях в Нижней Оби для подготовки исходных данных при расчетах мощности доз облучения в программе ERICA Tool 1.3.1.49 (http://www.erica-tool.com) с учетом размерно-массовых характеристик исследованных видов рыб. Мощность доз облучения оценивали для двух створов Нижней Оби вниз по течению от г. Ханты-Мансийск – в 20 км (ХМАО) и ~1000 км (ЯНАО, 10 км выше г. Лабытнанги).

При оценке доз внешнего облучения из донных отложений в программе ERICA Tool 1.3.1.49 (Tier 2) использовали данные по содержанию радионуклидов в 10-сантиметровом верхнем слое отложений. Сухую массу донных отложений принимали равной 70% сырой массы.

Исследованы следующие виды рыб:

Карась обыкновенный *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), возраст 2–3 года, придонный образ жизни. Питается зоопланктоном, зоо- и нектобентосом, водорослями. Тело короткое, сжатое с боков.

Лещ *Abramis brama* (L., 1758), возраст 3–5 лет, придонный образ жизни, питается зообентосом. Сравнительно крупная рыба с высоким телом, сжатым с боков.

Налим *Lota lota* (L., 1758), возраст 3–5 лет, придонный образ жизни, питается рыбой и мелкими беспозвоночными, тело удлиненно-округлое в передней части.

Окунь речной *Perca fluviatilis* (L., 1758), возраст 2–3 года, питается рыбой, беспозвоночными. Тело сжато с боков.

Пелядь (сырок) *Coregonus peled* (Gmelin, 1789), возраст 2–3 года. Питается зоо- и нектобентосом, зоо- и фитопланктоном. Тело высокое, сжато с боков. Полупроходная рыба.

Сиг обыкновенный (пыжьян) *Coregonus lavaretus* (L., 1758), возраст 4–6 лет. Питается бентосом и нектобентосом. Тело удлиненное, уплощенное с боков. Полупроходная рыба.

Плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758), возраст 3–5 лет. Питается зоопланктоном, зообентосом, водорослями и гидрофитами. Тело несколько сжато с боков.

Ряпушка сибирская *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), возраст от 4 до 6 лет. Питается преимущественно зоопланктоном. Тело вытянутое, сельдеобразное.

Чир (щокур) *Coregonus nasus* (Pallas, 1776), возраст 5–7 лет. Типичный бентофаг. Тело высокое, уплощенное с боков. Полупроходная рыба.

Щука обыкновенная *Esox lucius* (L., 1758), возраст 3–6 лет. Питается рыбой. Тело удлиненное, торпедообразное, несколько сжатое с боков.

Язь *Leuciscus idus* (L., 1758), возраст 5–7 лет. Питается зообентосом. Тело умеренно удлиненное, овальное.

При оценке мощности доз облучения использовали программу ERICA Tool 1.3.1.49 (Tier 2). Рассчитывали параметры эллипсоидов, аппроксимирующих форму каждого вида рыбы. Полученные параметры заносили в программу. Мощность доз рассчитывали для каждой из трех повторностей у всех видов рыб.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Параметры аппроксимирующих эллипсоидов. По каждому виду рыбы рассчитывали параметры эллипсоида, аппроксимирующего его форму (высота, ширина и длина). Размеры осей аппроксимирующего эллипсоида подбирали таким образом, чтобы объем эллипсоида равнялся объему

Таблица 1. Параметры эллипсоидов, аппроксимирующих форму рыб

Вид	Масса, кг	Размеры аппроксимирующего эллипсоида, м			Доля времени в воде/на дне
		высота	ширина	длина	
Карась	0.20	0.074	0.037	0.143	0.2/0.8
Лещ	0.50	0.120	0.030	0.265	0.2/0.8
Налим	0.50	0.060	0.043	0.37	0.2/0.8
Окунь	0.10	0.048	0.027	0.150	0.8/0.2
Пелядь	0.40	0.080	0.033	0.290	0.5/05
Плотва	0.06	0.045	0.023	0.110	0.5/0.5
Пыжьян	0.30	0.062	0.04	0.23	0.5/0.5
Ряпушка	0.15	0.048	0.026	0.230	0.5/0.5
Щокур	1.10	0.100	0.055	0.380	0.2/0.8
Щука	1.50	0.080	0.070	0.510	0.8/0.2
Язь	0.95	0.090	0.065	0.310	0.2/0.8

Таблица 2. Содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs в воде (мБк/л) и в 10-сантиметровых донных отложениях (Бк/кг) в створе Нижней Оби в 20 км вниз по течению от г. Ханты-Мансийска

Среда	Радионуклид	Содержание радионуклидов				Среднее
		2004 г.	2006 г.	2008 г.	2010 г.	
Вода	^{90}Sr	12.5 ± 3.5	125 ± 13	23.7 ± 4.9	20 ± 4	45 ± 8
	^{137}Cs	0.17 ± 0.09	10.6 ± 1.8	0.39 ± 0.08	1.87 ± 0.19	3.26 ± 0.76
Донные отложения	^{90}Sr	0.52 ± 0.23	1.70 ± 0.99	19.9 ± 1.3	10 ± 2	8.04 ± 2.15
	^{137}Cs	2.56 ± 1.03	0.33 ± 0.09	1.05 ± 0.05	<0.01	0.98 ± 0.39

рыбы, при условии, что ее плотность равна плотности воды. Соотношения между размерами осей эллипсоида выбирали с учетом массы рыбы, преобладающей в уловах и соотношения долей времени, проводимого рыбами в толще воды и вблизи дна, с учетом образа жизни и питания (табл. 1).

Ихтиофауна Ханты-Мансийского автономного округа. Использованы результаты ежегодного мониторинга Обь-Иртышской системы (Трапезников и др., 2014, 2016) с 2004 по 2010 гг. Выбраны годы, за которые получен наиболее полный набор данных, необходимых для расчетов. В 2006 г. зафиксировано значительное увеличение содержания радионуклидов в воде из-за их повышенного поступления в Нижнюю Обь из Средней Оби (табл. 2). Поступления радионуклидов из р. Иртыш оставалось на прежнем уровне (Трапезников и др., 2016).

Суммарные мощности доз облучения от ^{90}Sr и ^{137}Cs за весь период находились в пределах 142 ± ± 3 нГр/сут у щуки в 2004 г. и 1515 ± 660 нГр/сут у окуня в 2006 г. (табл. 3).

Для всех видов рыб ХМАО радиационное воздействие формировалось преимущественно за счет внутреннего облучения от ^{90}Sr (табл. 4).

Ихтиофауна Ямало-Ненецкого автономного округа. Для расчета мощности дозы внешнего облучения у рыб использованы данные ежегодного мониторинга Нижней Оби (Трапезников и др., 2018) с 2014 по 2017 г. по содержанию радионуклидов в воде и в 10-сантиметровом слое донных отложений (табл. 5). Для всех представленных видов рыб ЯНАО проведены расчеты, аналогичные таковым для рыб ХМАО. Суммарные мощности доз у каждого вида за счет ^{90}Sr и ^{137}Cs, находящихся в организме рыб и в окружающей среде, приведены в табл. 6. У всех видов рыб ЯНАО основная мощность дозы облучения формируется за счет внутренней дозы, основной дозообразующий радионуклид – ^{90}Sr (табл. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Мощности суммарных доз облучения от ^{90}Sr и ^{137}Cs у всех видов исследуемых рыб существенно ниже безопасных уровней, рекомендуемых в про-

Таблица 3. Суммарные мощности доз воздействия ^{90}Sr и ^{137}Cs (нГр/сут) у рыб в створе Нижней Оби в 20 км вниз по течению от г. Ханты-Мансийск

Вид	2004 г.	2006 г.	2008 г.	2010 г.	Среднее
Карась	–	–	164 ± 84	96 ± 56	130 ± 35
Лещ	111 ± 9	815 ± 560	–	81 ± 6	336 ± 164
Налим	134 ± 11	–	55 ± 22	63 ± 16	64 ± 15
Окунь	161 ± 8	1515 ± 660	327 ± 44	96 ± 23	525 ± 202
Плотва	146 ± 3	–	75 ± 4	48 ± 17	90 ± 16
Щука	142 ± 3	–	65 ± 24	38 ± 21	81 ± 18
Язь	152 ± 3	413 ± 360	95 ± 60	95 ± 41	188 ± 63

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6, 7 “–” – данные отсутствуют.

Таблица 4. Мощность внутренних доз воздействия ^{90}Sr и ^{137}Cs (нГр/сут) у рыб в створе Нижней Оби в 20 км вниз по течению от г. Ханты-Мансийск

Рыба	^{90}Sr				^{137}Cs			
	2004 г.	2006 г.	2008 г.	2010 г.	2004 г.	2006 г.	2008 г.	2010 г.
Карась	–	–	127 ± 70	77 ± 65	–	–	30.5 ± 15.9	16.7 ± 10.7
Лещ	105 ± 8	809 ± 570	–	78 ± 6	0.82 ± 0.75	4.81 ± 2.79	–	<0.01
Налим	125 ± 10	–	45 ± 22	60 ± 15	4.07 ± 1.77	–	4.15 ± 0.05	<0.01
Окунь	157 ± 6	1488 ± 660	319 ± 44	94 ± 22	2.52 ± 1.32	26.2 ± 2.8	6.32 ± 0.98	<0.01
Плотва	139 ± 3	–	67 ± 5	46 ± 17	3.64 ± 1.22	–	3.93 ± 2.65	<0.01
Щука	137 ± 4	–	58 ± 24	18.5 ± 17.9	3.99 ± 1.38	–	3.83 ± 2.97	17.9 ± 3.4
Язь	145 ± 4	408 ± 360	89 ± 59	92 ± 41	1.90 ± 0.55	3.23 ± 0.25	2.16 ± 1.70	<0.01

Таблица 5. Содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs (мБк/л) в воде и в 10-сантиметровых донных отложениях (Бк/кг) в 2014–2017 гг. в створе ниже по течению Нижней Оби в ~1000 км от г. Ханты-Мансийск

Среда	Радионуклид	Содержание радионуклидов				Среднее
		2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	
Вода	^{90}Sr	8.2 ± 2.2	12.5 ± 1.5	15 ± 4	9 ± 1	11.2 ± 1.3
	^{137}Cs	7.4 ± 2.7	4 ± 1	18.4 ± 2.4	1.7 ± 0.2	7.8 ± 1.5
Донные отложения	^{90}Sr	13.6 ± 3.3	8.6 ± 1.9	11.1 ± 1.3	21.5 ± 8.5	13.7 ± 1.6
	^{137}Cs	2.3 ± 1.5	2.3 ± 0.6	6.2 ± 1.1	8.0 ± 5.3	4.7 ± 1.4

екте ERICA project – 10 мкГр/ч (Лаврентьева и др., 2020) и Международной комиссией по радиологической защите – 1 мГр/сут (ICRP..., 2008).

Суммарная мощность дозы облучения. Содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs в 2006 г. в воде створа Нижней Оби в 20 км вниз по течению от г. Ханты-Мансийск было на порядок выше, чем в 2004 г. (табл. 2), за счет повышенного поступления радионуклидов в Нижнюю Обь из Средней Оби в Томской обл. (Трапезников и др., 2016). Суммарные мощности дозы в 2006 г. превышали таковые в 2004 г. у леща в 7 раз, окуня в >9 раз, язя в ~3 раза (табл. 3).

Для створа, исследованного в ЯМАО, размах колебаний содержания в воде ^{90}Sr и ^{137}Cs по годам был меньше, чем в ХМАО (табл. 2, 5). Максимальное различие в суммарной мощности дозы обнаружено у пыжьяна – в 2015 г. в 6 раз выше, чем в 2017 г. Сравнение суммарных средних мощностей доз рыб одного вида, исследованных в двух створах Нижней Оби, показало, что мощность доз у окуня, плотвы и язя выше в ХМАО, лишь у щуки средняя мощность дозы превышала таковую в ЯНАО (табл. 3, 6).

Мощность дозы внутреннего облучения. Доля мощности доз от радионуклидов в организме всех рыб в общей дозе для рыб в ХМАО была >95% (табл. 3, 4), в ЯНАО – от 64 до 98% (табл. 6, 7). Внутренняя мощность дозы доля, обусловленная

Таблица 6. Суммарные мощности доз от ^{90}Sr и ^{137}Cs (нГр/сут) у рыб в створе Нижней Оби в ~1000 км вниз по течению от г. Ханты-Мансийск

Вид	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	Среднее
Окунь	–	–	107 ± 20	80 ± 9	93 ± 11
Пелядь	97 ± 7	282 ± 124	–	–	171 ± 57
Плотва	52 ± 5	–	78 ± 15	65 ± 9	63 ± 5
Пыжьян	–	234 ± 11	–	39 ± 9	136 ± 77
Ряпушка	–	–	64 ± 7	50 ± 7	57 ± 6
Щокур	57 ± 9	107 ± 86	52 ± 12	56 ± 8	66 ± 9
Щука	113 ± 9	237 ± 73	85 ± 14	67 ± 8	124 ± 25
Язь	–	158 ± 100	75 ± 18	65 ± 7	99 ± 23

Таблица 7. Мощности внутренних доз ^{90}Sr и ^{137}Cs (нГр/сут) у рыб в створе Нижней Оби в ~1000 км вниз по течению от г. Ханты-Мансийск

Вид	^{90}Sr				^{137}Cs			
	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.
Окунь	–	–	91 ± 17	66 ± 12	–	–	12.3 ± 2.8	8.17 ± 2.42
Пелядь	79 ± 3	268 ± 133	–	–	9.73 ± 4.28	7.65 ± 7.05	–	–
Плотва	40 ± 7	–	59 ± 13	47 ± 10	5.17 ± 2.68	–	7.71 ± 2.04	3.48 ± 0.85
Пыжьян	–	221 ± 13	–	16 ± 9	–	5.75 ± 2.57	–	1.39 ± 0.55
Ряпушка	–	–	45 ± 8	25 ± 8	–	–	2.62 ± 1.31	1.79 ± 0.87
Щокур	46 ± 8	95 ± 81	34 ± 11	34 ± 9	4.53 ± 0.85	6.56 ± 5.06	3.97 ± 1.59	2.89 ± 1.29
Щука	102 ± 9	215 ± 68	73 ± 16	56 ± 10	8.86 ± 0.95	21.13 ± 5.47	7.93 ± 1.21	5.59 ± 2.23
Язь	–	139 ± 95	54 ± 15	43 ± 6	–	13.20 ± 4.77	7.09 ± 2.79	3.68 ± 1.39

^{90}Sr, превышала 74% у рыб в ХМАО и 90% в ЯНАО.

Радиоактивные загрязнения в Нижнюю Обь поступают с наиболее загрязненных территорий Обь-Иртышского бассейна вблизи ПО “Маяк” и Сибирского химического комбината: со стороны ПО “Маяк” – по рекам Теча, Исеть, Тобол, Иртыш, Нижняя Обь; со стороны Сибирского химического комбината – по речной системе Ромашка–Томь–Средняя Обь–Нижняя Обь.

Целесообразно сравнить мощности доз облучения у рыб в реках на этих территориях.

ПО “Маяк”. В летне-весенний период 2012–2013 гг. суммарная мощность дозы облучения у рыб, обусловленная ^{90}Sr и ^{137}Cs, в р. Теча уменьшалась вниз по течению на участке 33–184 км от места выпуска жидких радиоактивных отходов ПО “Маяк” (Тряпицына и др., 2017, 2019). У окуня суммарная мощность дозы снижалась с 124 до 4 мкГр/сут, у плотвы – с 108 до 9 мкГр/сут, у щуки – со 150 до 3 мкГр/сут.

В Нижней Оби на расстоянии ~1500 км (створ в ХМАО) и ~2500 км (створ в ЯНАО) от ПО “Маяк” усредненные мощности дозы у окуня, плотвы, щуки (табл. 3, 6) были на три порядка меньше, чем в р. Теча на расстоянии 33 км от точки сброса жидких радиоактивных отходов и на один–два порядка меньше на расстоянии 184 км.

По мере удаления от точки сброса жидких радиоактивных отходов в р. Теча доля мощности внутреннего облучения в общей мощности облучения увеличивалась с 17.6 до 89% и становилась сопоставимой для плотвы в ХМАО (99%) и плотвы в ЯНАО (95%).

Сибирский химический комбинат. В период с 2000 по 2008 гг. до остановки последнего реактора мощность общей дозы облучения придонной рыбы в р. Ромашка, куда непосредственно сливали отходы, содержащие радионуклиды, достигала 200 мкГр/сут, доля мощности внутреннего облучения превышала 97% (Радиоэкологическая..., 2015). В это же время в Чернильщиковской протоке на р. Томь мощность общей дозы облучения была 42 мкГр/сут. В обоих случаях внутреннее облучение преобладало. Основной вклад в мощность дозовой нагрузки вносил ^{32}P – ~90%.

После остановки последнего реактора мощность дозы в 2009–2014 гг. у придонной рыбы снизилась на 2–3 порядка – в р. Ромашка до 880 нГр/сут, в Чернильщиковской протоке до 140 нГр/сут. Доля внешнего облучения за счет ^{60}Co, ^{137}Cs и ^{152}Eu в донных отложениях была преобладающей.

Для Нижней Оби в качестве придонных рыб можно рассматривать карася и леща. Усредненные мощности доз облучения у этих видов за 2004–2010 гг. были 130 и 336 нГр/сут соответственно, что сравнимо с оценками по придонным рыбам в Чернильщиковской протоке на р. Томь (Радиоэкологическая..., 2015).

Как и в случае с ПО “Маяк”, мощность дозы облучения рыбы на расстоянии ~100 км вниз по течению от точки сброса жидких радиоактивных отходов уменьшилась более чем на порядок вели-

чин. Оценки мощности усредненной дозы облучения рыб за 2012–2013 гг. в р. Теча выше, чем у рыбы в р. Ромашка в 2009–2014 гг. Следует учесть, что у рыб в этих реках разный состав дозообразующих радионуклидов.

Горно-химический комбинат. В 2006–2009 гг. в период работы третьего реактора Горно-химического комбината в 5 км от места основного сброса сточных вод, содержащих радионуклиды, вниз по течению р. Енисей, мощность доз от ^{137}Cs у хариуса (*Thymallus arcticus* Pallas) достигала 22.3 мкГр/сут, у щуки – 36.4 мкГр/сут (Ракитский и др., 2018).

В работах (Лунева, Крышев, 2014; Радиоэкологическая..., 2015) проведена оценка усредненной дозы облучения рыб р. Енисей в районе Горно-химического комбината в 16 км от места сброса сточных вод ниже по течению. До остановки последнего реактора доза облучения в 2000–2009 гг. для пелагической рыбы достигала 1.92 мкГр/сут, для придонной – 1.90 мкГр/сут с учетом $^{239+240}$Pu – 6.6 мкГр/сут (Бурякова и др., 2020). Преобладало внутреннее облучение. Основным дозообразующим радионуклидом без учета $^{239+240}$Pu был ^{32}P (70%), на ^{24}Na приходилось 30% (Лунева, Крышев, 2014). После остановки последнего реактора в 2011–2014 гг. мощность дозы снизилась для пелагической рыбы до 25 нГр/сут, придонной – до 106 нГр/сут. Мощность дозы внешнего облучения за счет накопленных в донных отложениях ^{60}Co и ^{137}Cs была преобладающей. Таким образом, после остановки реакторов на Горно-химическом комбинате общие мощности доз у рыб в р. Енисей на расстоянии 16 км от места сброса жидких радиоактивных отходов сравнимы с таковыми для рыб Нижней Оби.

Белоярская АЭС. На основании данных по содержанию радионуклидов в рыбе, воде и донном грунте в работе (Берзин и др., 2020), проведена оценка доз облучения у карася и леща в Белоярском водохранилище в районе промливневого канала Белоярской АЭС. Суммарная мощность дозы внутреннего и внешнего облучения у карася достигала 257 нГр/сут, у леща 225 нГр/сут. Преобладала мощность дозы внешнего облучения за счет накопленного в донном грунте ^{137}Cs: у карася – 65%, у леща – 73%. Внутренне облучение у этих видов рыб было обусловлено, преимущественно, накоплением ^{137}Cs. Вклад ^{137}Cs в формирование мощности дозы внутреннего облучения достигал у карася 75%, у леща 59%.

Общая доза облучения рыб Белоярского водохранилища сравнима с дозами у рыб тех же видов в Нижней Оби. Однако, основным дозообразующим радионуклидом в р. Обь был ^{137}Cs, аккумулированный в организме рыб, у рыб Белоярского водохранилища – ^{137}Cs, находящийся в донном грунте и в организме рыб.

Река Неман. На основании данных работы (Лунева, 2018), проведена оценка доз облучения у окуня и густеры в 2014 г. в р. Неман вблизи проектируемого забора воды строящейся Балтийской АЭС. Суммарная мощность дозы внутреннего и внешнего облучения за счет ^{137}Cs и ^{137}Cs у окуня – 8.65 нГр/сут, густеры – 13.58 нГр/сут. Общая доза облучения у рыб в р. Неман более чем на порядок меньше, чем у тех же видов в Нижней Оби.

Выводы. Дозы радиационного воздействия на все виды исследуемых рыб в ХМАО (2004–2010 гг.) и ЯНАО (2014–2017 гг.) не превышают рекомендованные Международной комиссией по радиологической защите консервативного экологически безопасного уровня облучения – 1 мГр/сут. Мощность дозы от радионуклидов, аккумулированных в рыбах, выше мощности внешней дозы от радионуклидов в окружающей среде. Основной вклад в радиационное воздействие на рыб в Нижней Оби вносит ^{90}Sr, аккумулированный в организме рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет бюджетного финансирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексахин Р.М., Булдаков Л.А., Губанов В.А. и др. 2001. Крупные радиационные аварии: последствия и защитные меры. Москва: ИздАТ.

Берзин Д.Л., Чеботина М.Я., Гусева В.П. 2020. Накопление радионуклидов в озерной лягушке *Pelophylax ridibundus* в зоне атомного предприятия // Биология внутр. вод. № 6. С. 613. (*Berzin D.L., Chebotina M.Ja., Guseva V.P.* 2020. Accumulation of Radionuclides in the Marsh Frog Pelophylax ridibundus in the Zone of a Nuclear Plant // Inland Water Biology. V. 13. № 6. P. 691.). https://doi.org/10.31857/S0320965220060042

Заключение Российской научной комиссии по радиационной защите по докладу “Радиоэкологический мониторинг речной системы Теча-Обь”. 2008 // Радиация и риск. Т. 17. № 3. С. 5.

Бурякова А.А., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. и др. 2020. Оценка дозы и экологического риска для объектов биоты в районе расположения Горно-химического комбината // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 60. № 6. С. 661. https://doi.org/10.31857/S0869803120060156

Лаврентьева Г.В., Сынзыныс Б.И. 2020. Современные тенденции оценки радиационного экологического риска. Обзор // Радиация и риск. Т. 29. № 2. С. 128. https://doi.org/10.21870/0131-3878-2020-29-2-128-138

Лунева К.В., Крышев А.И. 2014. Анализ радиоэкологического воздействия Красноярского горно-химического комбината на объекты речной биоты в 2000–2012 гг. // Радиация и риск. Т. 23. № 1. С. 89.

Лунева Е.В. 2018. Содержание радионуклидов в поверхностных водах, донных отложениях и гидробионтах реки Неман // Биология внутр. вод. № 1. С. 100. https://doi.org/10.7868/S0320965218010138

Мирошников А.Ю., Флинт М.В., Асадулин Э.Э., Комаров В.Б. 2020. Радиационно-геохимическая устой-

чивость донных осадков в эстуариях Оби и Енисея и на прилегающем мелководье Карского моря // Океанология. Т. 60. № 6. С. 930. https://doi.org/10.31857/S0030157420060088

Никитин А.И., Чумичев В.Б., Валетова Н.К. и др. 2010. Современное содержание ^{90}Sr, ^{137}Cs, ^{239,240}Pu и трития в воде речной системы Тобол–Иртыш (от устья р. Исеть до слияния с р. Обь) // Известия вузов. Ядерная энергетика. № 3. С. 26.

Радиоэкологическая обстановка в регионах расположения предприятий Росатома. 2015. Москва: САМ полиграфист.

Ракитский В.Н., Бондарева Л.Г., Федорова Н.Е. 2018. Расчет дозы облучения для некоторых компонентов пищевой цепочки пресноводной экосистемы реки Енисей в период деятельности предприятия ядерно-топливного цикла – Горно-химического комбината, г. Красноярск // Радиационная гигиена. Т. 11 № 3. С. 22. https://doi.org/10.21514/1998-426X-2018-11-3-22-29

Семенков И.Н., Мирошников А.Ю., Асадулин Э.Э. и др. 2015. Обская макроарена как источник загрязнения Карского моря цезием-137 глобальных выпадений // Докл. академии наук. Т. 463. № 1. С. 99. https://doi.org/10.7868/S0869565215190196

Тетенев Ф.Ф., Рыжов А.И., Поровский Я.В. 2008. Эволюция допустимых доз ионизирующего излучения и значение аварии 1993 г. на Сибирском химическом комбинате в облучении населения // Бюллетень сибирской медицины. № 4. С. 104.

Трапезников А.В. 2010. ^{60}Co, ^{90}Sr, ^{137}Cs и ^{239,240}Pu в пресноводных экосистемах. Екатеринбург: Изд-во “АкадемНаука”.

Трапезников А.В., Трапезникова В.Н., Коржавин А.В., Николкин В.Н. 2014. Радиоэкологический мониторинг пресноводных экосистем. Т. 1. Екатеринбург: Изд-во “АкадемНаука”.

Трапезников А.В., Трапезникова В.Н., Коржавин А.В., Николкин В.Н. 2016. Радиоэкологический мониторинг пресноводных экосистем. Т. 2. Екатеринбург: Изд-во “АкадемНаука”.

Трапезников А.В., Трапезникова В.Н., Коржавин А.В., Николкин В.Н. 2018. Радиоэкологический мониторинг пресноводных экосистем. Т. 3. Екатеринбург: Изд-во “АкадемНаука”.

Тряпицына Г.А., Осипов Д.И., Егорейченков Е.А. и др. 2017. Оценка состояния эритропоэза у плотвы (*Rutilus rutilus*) радиоактивно загрязненной реки Теча // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 57. № 1. С. 98. https://doi.org/10.7868/S0869803117010131

Тряпицына Г.А., Пряхин Е.А., Осипов Д.И. и др. 2019. Реакция эритропоэза на трипаносомную инвазию у рыб, обитающих в радиоактивно загрязненной реке Теча // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 59. № 1. С. 82. https://doi.org/10.1134/S0869803119010119

Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. 2006. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

ICRP Publication 108. 2008. Environmental protection: the concept and use of reference animals and plants // Ann. ICRP. V. 38. № 4–6.

Assessment of Radiation Exposure of Fish in the Lower Reaches of the Ob River

V. G. Gorodetsky[1, *], A. V. Trapeznikov[1], V. N. Trapeznikova[1], and A. V. Korzhavin[1]

[1]*Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Science, Ural Branch, Ekaterinburg, Russia*

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

An assessment of the radiation exposure power, caused by ^{90}Sr and ^{137}Cs on fish in the Ob River lower reaches was carried out. We used long-term results of the radioecological monitoring of the Ob-Irtysh river system for the period 2004–2017. Including the data from laboratory analyses of studies on the radionuclides content in water, bottom sediments and ichthyofauna of the Lower Ob River within the boundaries of the Khanty-Mansiysk region (2004–2010) and the Yamalo-Nenets Autonomous region (2014–2017). When calculating the radiation exposure power, the ERICA Tool 1.3.1.49 (Tier 2) software was used. The rates of total radiation exposure power from ^{90}Sr and ^{137}Cs were calculated for all species of the studied fish species. We also calculated the power of internal and external radiation exposure, both from ^{90}Sr and ^{137}Cs for 7 species of fish in the Khanty-Mansiysk Autonomous Region, and 8 species in the Yamalo-Nenets Autonomous Region. The calculations were carried out taking into account the size and weight characteristics of the studied fish. The radiation exposure power for all species of ichthyofauna representatives does not exceed the ICRP-recommended levels of the conservative ecologically safe radiation level. The radiation exposure power due to the internal irradiation in all species of fish is higher than the radiation exposure power due to the external irradiation. The main contribution to the formation of the radiation exposure power for all the fish studied is made by ^{90}Sr accumulated in the fish organisms. A comparison is made of the radiation dose power for fish from the Lower Ob-river and fish in the Techa-river near the Mayak Production Association, in the Romashka-river and Tom-river, near the Siberian Chemical Complex, in the Yenisei-river near the Mining and Chemical Complex, in the Beloyarsk reservoir near the Beloyarsk NPP and in Neman River.

Keywords: Lower Ob River, technogenic radionuclides, bottom sediments, ichthyofauna, radiation exposure, PA Mayak, Siberian Chemical Complex, Mining and Chemical Complex, Beloyarsk NPP, Neman River

EDN: JWNDLE
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 317

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 597.2/.5

ОЦЕНКА ПОТЕНЦИАЛЬНОГО ЗАПАСА РЫБ, ПОДДЕРЖИВАЕМОГО ДОСТУПНОЙ КОРМОВОЙ БАЗОЙ ОЗЕРА[1]

© 2022 г. Б. К. Габриелян[a], Т. В. Варданян[b], Н. Э. Барсегян[a], *, А. Хосровян[b]

[a] *Научный центр зоологии и гидроэкологии Национальной Академии наук Республики Армения, Ереван, Армения*
[b] *Национальный институт химической физики и биофизики, лаборатория токсикологии окружающей среды, Таллинн, Эстония*
**e-mail: nelli.barseghyan@yahoo.com*

Поступила в редакцию 29.07.2021 г.
После доработки 19.11.2021 г.
Принята к публикации 12.01.2022 г.

В работе предлагается экспресс метод для оценки потенциальной кормовой базы рыб в пресноводной экосистеме на основе анализа рациона, спектра питания рыб, биомассы популяции рыб и кормовых организмов. В качестве модельной экосистемы было выбрано крупное высокогорное пресноводное оз. Севан (Армения) с относительно простыми трофическими взаимоотношениями, короткой пищевой цепью и отсутствием хищных видов рыб. С 2016 г. в озере в садковых хозяйствах выращивают форель, используемую для повторного зарыбления озера. Результаты исследования показали, что доступная биомасса основных кормовых организмов в озере может поддерживать гораздо бóльшую популяцию рыб. Также установлен возможный предел объемов зарыбления в озере с учетом увеличения дикого поголовья, который должен быть обеспечен имеющейся естественной кормовой базой. Метод обеспечил решение поставленных задач при анализе данных многолетних наблюдений, охватывающих 14 лет, в том числе период массовой гибели рыб, причиной которой являлся голод. Этот метод может служить полезным инструментом скрининга для эффективного управления водными экосистемами с простой структурой пищевой сети и иметь практическое значение для управления промыслом, применения нисходящей биоманипуляции и при восстановлении рыбных запасов.

Ключевые слова: запасы рыбы, рацион, корм, рыболовство, контроль сверху, аквакультура
DOI: 10.31857/S0320965222030056

Estimation of the Potential Wild Fish Stock Biomass to be Supported by Available Food Base in a Lake

B. Gabrielyan[1], T. Vardanyan[2], N. Barseghyan[1], *, and A. Khosrovyan[2]

[1] *Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of Armenia, Yerevan, Armenia*
[2] *National Institute of Chemical Physics and Biophysics, Laboratory of Environmental Toxicology, Tallinn, Estonia*
**e-mail: nelli.barseghyan@yahoo.com*

Abstract—In this work, we suggest a quick method for estimating the potential feed base of fish in a freshwater ecosystem based on the analysis of the diet and feeding habits of fish and the biomass of fish and prey organisms. As a model ecosystem we selected a large mountain freshwater lake with relatively simple trophic relationships, short food web and lack of piscivore species – Lake Sevan (Armenia). Since 2016 the lake has hosted cage-based aquaculture for trout re-stocking purpose. Our results showed that the available biomass of main prey organisms in the model lake could support a far larger fish population. The results also provide a boundary for restocking volumes in the lake taking into account the increasing wild stock that can be safely supported by the available natural feed (forage) base. A verification of the method on the available historical data spanning 14 years in total, demonstrated a good correspondence with a past event of massive fish kills when fish starvation led to death. The method can serve as a useful screening tool for efficient management of aquatic ecosystems with simple food web structure with several applications in the fishery management and fish stock restoration.

Keywords: fish stock, diet, forage, fisheries, top-down control, aquaculture

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 3 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

EDN: AJZVCT
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 318–323

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.2

РЕАКЦИЯ МАКРОФИТОВ НА ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ ВОДЫ В оз. БОЛЬШОЕ МИАССОВО (ЮЖНЫЙ УРАЛ, РОССИЯ)

© 2022 г. Е. И. Вейсберг[a], *, Н. А. Исакова[a]

[a] *Ильменский государственный заповедник, Южно-Уральский научный центр минералогии и геоэкологии Уральского отделения Российской академии наук, Миасс, Россия*

**e-mail: veisberg@mineralogy.ru*

Поступила в редакцию 21.06.2021 г.
После доработки 08.08.2021 г.
Принята к публикации 06.11.2021 г.

Изучена фитоценотическая активность 24 видов водных макрофитов в периоды с минимальным и максимальным уровнем воды в оз. Большое Миассово. По средним показателям активности с точки зрения статусного подхода 14 видов отнесены к малоактивным, 10 – к умеренно активным и активным. В зависимости от динамики данного показателя выделены три группы видов: положительно реагирующие на понижение уровня воды (10 видов), положительно реагирующие на его повышение (5) и индифферентные (9). Установлено, что 4 вида меняют категорию активности. Из активных видов *Stratiotes aloides* (при понижении уровня воды) и *Nuphar lutea* (при повышении) становятся высокоактивными. Из умеренно активных *Potamogeton perfoliatus* (при понижении уровня) и *P. lucens* (при повышении) становятся активными. Предполагается, что динамика показателя активности макрофитов отражает взаимосвязь колебаний уровня воды с различными физико-химическими и гидробиологическими факторами, влияющими на жизнедеятельность макрофитов.

Ключевые слова: водные макрофиты, встречаемость, многолетние колебания уровня воды, проективное покрытие, предгорные озера, фитоценотическая активность видов

DOI: 10.31857/S0320965222020176

Активность растений играет большую роль в формировании фитоценозов. Существуют несколько подходов к ее оценке. Ценотипический подход основан на теории экологических стратегий (Работнов, 1985; Grime, Prierce, 2012 и др.). Эргонтический подход рассматривает активность как интенсивность взаимодействия биологической системы с внешними биотическими и абиотическими системами (Савинов, Никитин, 2017 и др.). Статусный подход основан на концепции активности как мере преуспевания видов и оценке их фитоценотической значимости (Юрцев, 1968). Последний позволяет выявить динамику структурно-функциональных параметров как наземных, так и водных растительных сообществ в различных природно-климатических условиях, оценить их устойчивость к воздействию природных и антропогенных факторов, (Дидух, 1982; Casanova, Brock, 2000; Coops et al., 2003; Geest et al., 2005; Налимова, 2006; Чепинога, Росбах, 2008; Valk et al., 2015; Тетерюк и др., 2021).

Для анализа взаимосвязи водных фитоценозов с изменением уровня воды необходимы целенаправленные многолетние наблюдения, поскольку результаты кратковременных или отрывочных исследований могут использоваться ограниченно, а их интерпретация осложняется кумулятивным эффектом других факторов (Zhao et al., 2012). На оз. Большое Миассово (Ильменский государственный заповедник), для которого характерны периодические колебания уровня воды, с 1990 г. проводят систематический мониторинг макрофитной растительности, собраны многолетние данные об изменении обилия и встречаемости видов (Veisberg, 2015 и др.).

Цель работы – оценить фитоценотическую активность водных макрофитов оз. Большое Миассово с точки зрения статусного подхода, проследить ее динамику в градиенте глубины и проанализировать реакцию различных видов на периодические изменения уровня воды.

Исследуемый водоем тектонического происхождения, мезотрофного типа, площадью 11.4 км^2, имеет изрезанную береговую линию длиной 34.1 км и глубину до 25.0 м; прозрачность воды в безледный период 3.0–5.0 м, pH воды 7.1–8.4, минерализация 183.0–240.0 мг/л (Экология..., 2000). Растительность занимает ~30% площади акватории, развита до глубины 4.0–4.5 м, имеет мозаичный характер. В отличие от заливов, на от-

крытых и полуоткрытых участках берега зональность растительности прослеживается редко.

В работе применяли стандартные методы экологического профилирования и флористических описаний. Репрезентативная выборка включает 120 описаний за период наблюдений 1990–2016 гг. и представляет годы с самым низким и самым высоким уровнем воды по пять лет соответственно. Материал собран на трех модельных профилях, на участках открытого типа берега или в незамкнутых заливах: 1 – северный берег 55°10′32.99″ с.ш., 60°16′33.410″ в.д.; 2 – зал. Зимник 55°10′31.50″ с.ш., 61°16′05.35″ в.д.; 3 – зал. Латочка 55°09′42.56″ с.ш., 60°16′44.99″ в.д. Реперной точкой при измерении уровня воды послужил край сплавины в зал. Латочка, где глубина колебалась от 0 м в сухие годы до 1.0 м в обводненные, средний перепад достигал 0.7 м.

Для оценки фитоценотической значимости видов использовали индекс активности (Юрцев, 1968):

$$Ja_i = ((\Sigma(P_i n_i))/N)^{0.5},$$

где Ja_i – индекс активности вида на данной глубине, P_i – среднее проективное покрытие вида (%) на данной глубине, n_i – число встреч вида с проективным покрытием P_i на данной глубине, N – общее число проб.

Встречаемость и проективное покрытие определяли за весь период наблюдений в целом и отдельно для сухих и обводненных лет в градиенте глубин. При расчетах индекса активности баллы обилия по стандартной шкале Друде (un, sol – балл 1, sp – 2, cop1 – 3, cop2 – 4, cop3 – 5) соотносили с соответствующими классами проективного покрытия: 0–10, 11–30, 31–50, 51–70, 71–100%. Значения P_i внутри класса приравнивали к середине классового интервала (Василевич, 1969), к 5, 20, 40, 60 и 85% соответственно. Принята следующая шкала по индексу активности Ja_i: малоактивные виды – 0–1.0, умеренно активные – 1.1–2.0, активные – 2.1–3.0; высокоактивные – >3.0. Сходство флористических списков оценивали по индексу Жаккара. Расчеты и графическое воспроизведение результатов проведены в программах Statistica и Excel.

На исследованных профилях выявлено 34 вида водных макрофитов. К Magnoliophyta относятся 29 видов из 16 семейств, присутствуют представители Charophyta – три вида из трех семейств, Equsetophyta и Bryophyta – по одному виду. Несмотря на высокий уровень сходства флористических списков в различные гидропериоды (коэффициент Жаккара 0.7), активность видов различается (табл. 1). Не анализировали единично отмеченных видов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Potamogeton praelongus* Wulf., *Caulinia flexilis* Willd., *Equisetum fluviatile* L.), а также видов, свободно плавающих на поверхности и в толще воды (*Ceratophyllum demersum* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Utricularia vulgaris* L., *Spirodela polyrhiza* Schleid.).

По средним показателям активности из 24 видов, включенных в анализ, 14 видов (58%) можно отнести к малоактивным, по 5 видов (по 21%) – к умеренно активным и активным.

По реакции на изменение уровня воды исследуемые виды можно разделить на три группы. В первую группу входят положительно реагирующие на понижение уровня воды (10 видов). Среди них к активным относятся *Myriophyllum sibiricum* и *Stratiotes aloides*, умеренно активным – *Chara aspera*, *Potamogeton compressus* и *P. perfoliatus*, малоактивным – *Alisma gramineum*, *Batrachium circinatum*, *Nitella hyalina*, *Potamogeton natans* и *P. pusillus* (табл. 1). Наиболее отчетливо проявляется реакция на понижение уровня воды у эвритопных видов *Stratiotes aloides* (рис. 1а) и *Myriophyllum sibiricum* (рис. 1б). Их активность увеличивается почти на всех глубинах. Умеренно активные виды также увеличивают активность в пределах занимаемых глубин, но для некоторых видов, например, *Potamogeton perfoliatus* (рис. 1в) и *Chara aspera*, характерно ее увеличение лишь в определенном диапазоне, главным образом, на мелководьях и на затопленной прибрежной полосе.

Вторую малочисленную группу представляют виды, положительно реагирующие на повышение уровня воды (пять видов). Среди них к активным относятся *Elodea canadensis* и *Nuphar lutea*, умеренно активным – *Potamogeton lucens* и *Fontinalis antipyretica*, малоактивным – *Caulinia tenuissima*. Тенденцию к более широкому распространению в диапазоне глубин и увеличению активности при повышении уровня показывает *Potamogeton lucens* (рис. 1г). Он тяготеет к максимальным глубинам, однако может встречаться и на затопленной прибрежной полосе. Другие виды в периоды с высоким уровнем воды увеличивают активность в определенном диапазоне глубин. При этом *Fontinalis antipyretica* и *Elodea canadensis* расширяют местообитания, продвигаясь в глубину, а *Nuphar lutea* (рис. 1д), напротив, сокращает их, предпочитая средний диапазон глубин.

В третью довольно многочисленную группу входят девять видов, индифферентно относящиеся к изменению уровня воды. Это малоактивные *Butomus umbellatus, Callitriche hermaphroditica, Elatine hydropiper, Eleocharis acicularis, Nymphaea candidae, Persicaria amphibia, Sagittaria sagittifolia* и *Sparganium emersum* и умеренно активный *Nitellopsis obtusa*. Для них характерно отсутствие смены местообитаний и незначительное изменение активности при колебаниях уровня воды. К стенотопным видам, распространенным на мелководьях, относятся *Butomus umbellatus* (рис. 1е), *Sagit-*

Таблица 1. Индекс активности макрофитов (Ja_i) на различных глубинах в оз. Большое Миассово

Вид	Глубина, м			
	0–1.0	1.1–2.0	2.1–3.0	>3.0
Alisma gramineum Lej.	0.35 / 0.50–0	–	–	–
Batrachium circinatum (Sibth.) Spach	0.28 / 0.41–0	0.65 / 0.91–0	0.61 / 0.58–0.65	–
Butomus umbellatus L.	0.84 / 1.04–0.58	0.58 / 0.29–0.76	–	–
Callitriche hermaphroditica L.	0.41 / 0.41–0.41	0.20 / 0–0.28	–	–
Caulinia tenuissima (A. Br. ex Magnus) Tzvel.	0.35 / 0–0.50	–	–	–
Chara aspera Willd.	1.50 / 2.00–0.76	0.98 / 1.22–0.65	0.46 / 0.65–0	–
Elatine hydropiper L.	0.28 / 0.28–0.28	–	–	–
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.	0.28 / 0.28–0.28	–	–	–
Elodea canadensis Michx.	1.60 / 2.14–0.76	2.23 / 2.06–2.38	1.82 / 1.92–1.73	0.94 / 0.57–1.19
Fontinalis antipyretica Hedw.	1.34 / 1.89–0	1.28 / 1.71–0.57	2.04 / 1.66–2.36	1.21 / 0–1.71
Myriophyllum sibiricum Kom.	1.28 / 1.29–1.26	2.60 / 2.77–2.41	1.92 / 2.16–1.63	0.71 / 0.57–0.82
Nitella hyalina (D. C.) Ag.	0.50 / 0.71–0	–	–	–
Nitellopsis obtusa (Desv. in Lois.) Gr.	0.20 / 0.28–0	0.68 / 0.96–0	1.68 / 1.82–1.53	1.50 / 0.82–1.96
Nuphar lutea (L.) Smith	0.94 / 1.32–0	2.26 / 2.45–2.06	2.69 / 2.10–3.17	0.03 / 0.57–0
Nymphaea candidae J. et C. Presl.	0.41 / 0.57–0	0.54 / 0.50–0.57	0.35 / 0.28–0.41	–
Persicaria amphibia (L.) S. F. Grey	0.50 / 0.28–0.65	0.57 / 0.57–0.57	0.35 / 0.41–0.28	–
Potamogeton compressus L.	0.57 / 0.71–0.41	1.24 / 1.56–0.82	1.12 / 1.32–0.87	0.20 / 0.28–0
P. lucens L.	1.46 / 1.63–1.26	1.87 / 1.87–1.87	1.84 / 1.66–1.96	1.55 / 0–2.20
P. natans L.	0.73 / 1.04–0	0.65 / 0.28–0.87	0.20 / 0.28–0	–
P. perfoliatus L.	1.82 / 2.20–1.35	1.0 / 0.28–1.39	0.46 / 0.28–0.57	0.28 / 0–0.41

Таблица 1. Окончание

Вид	Глубина, м			
	0–1.0	1.1–2.0	2.1–3.0	>3.0
P. pusillus L.	0.28 / 0.41–0	–	–	–
Sagittaria sagittifolia L.	0.89 / 1.15–0.50	0.62 / 0.41–0.76	–	–
Sparganium emersum Rehm.	0.62 / 0.87–0	0.57 / 0–0.82	–	–
Stratiotes aloides L.	1.68 / 2.38–0	2.09 / 2.16–2.02	2.38 / 3.09–1.32	1.06 / 0.82–1.26

Примечание. Над чертой – среднее значение Ja_i за весь период наблюдений, под чертой – Ja_i в периоды с самым низким уровнем воды и с самым высоким; "–" – отсутствие вида на данных глубинах.

taria sagittifolia, *Sparganium emersum,* гигрогелофит *Eleocharis acicularis*, *Callitriche hermaphroditica* и *Elatine hydropiper*. Эвритопные *Nymphaea candidae* и *Persicaria amphibia* приурочены к глубинам ≤3.0 м. В маловодные годы *Nitellopsis obtusa* встречается во всех местообитаниях, проявляя максимальную умеренную активность на глубине 2.0–3.0 м. При повышении уровня воды вид сокращает местообитания и произрастает только на глубине 2.0–4.0 м, сохраняя умеренную активность.

Большинство работ по различным аспектам активности посвящено наземным растительным сообществам. Динамика растительности водоемов в зависимости от уровня воды рассматривается, в основном, в аспекте изменения площадей, занятых различными фитоценозами. В нашей работе использован оригинальный подход к выявлению динамики отдельных видов макрофитов в зависимости от уровня воды путем оценки их активности. Исходя из литературных данных, видовая структура водных фитоценозов связана с факторами среды, зависящими от природно-климатических особенностей регионов. Сюда входят, например, состав доминантов, комплекс активных видов, соотношение экологических групп по отношению к фактору увлажнения и жизненных форм. Настоящее исследование предлагает инструмент, позволяющий на основе многолетних данных выявить комплекс фитоценотически значимых видов, наиболее чувствительных к рассматриваемому фактору. Для конкретных условий южноуральского предгорного водоема установлено, что некоторые виды, выступающие в роли доминантов и субдоминантов, при минимальном и максимальном уровнях воды могут изменять категорию активности и, следовательно, фитоценотическую значимость. Среди активных видов ее повышают *Stratiotes aloides* (при обмелении) и *Nuphar lutea* (при повышении уровня), переходя в высокоактивные (Ja_i > 3.0) на глубине 2.1–3.0 м. У *Stratiotes aloides* это происходит, главным образом, за счет увеличения проективного покрытия и в меньшей степени встречаемости. Среднее проективное покрытие увеличивается от 8.8% во влажные годы, до 35.3% в сухие годы, встречаемость увеличивается с 20.0 до 26.7% соответственно. *Nuphar lutea* повышает фитоценотическую значимость преимущественно за счет встречаемости с 8.3% в сухие года до 18.3% во влажные, при этом среднее проективное покрытие снижается с 53.0 до 44.1% соответственно. Из умеренно активных два вида повышают фитоценотическую значимость: *Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens*. Первый из них при обмелении переходит в категорию активных на глубинах до 1.0 м, увеличивая встречаемость с 15.0 до 20.0% и среднее проективное покрытие с 12.2 до 24.2% в сухие годы по сравнению с влажными. *Potamogeton lucens* переходит в категорию активных при повышении уровня воды на глубине >3.1 м, где в сухие годы отсутствует, при этом его встречаемость 16.7%, среднее проективное покрытие 29.0%. У остальных видов смены фитоценотической роли не происходит, их активность может изменяться в пределах одной категории. Из малоактивных стенотопных видов следует отметить появляющиеся только в отдельные годы с низким уровнем воды *Alisma gramineum*, *Nitella hyalina* и *Potamogeton pusillus* и с высоким уровнем – *Caulinia tenuissima*. Динамику их активности в периоды с минимальным или максимальным уровнем воды сложно объяснить вследствие недостаточности данных. Кроме того, известно, что изменение уровня воды природного генезиса связано с динамикой трофики, минерализации, прозрачности, pH воды и других физико-химических показателей. Следовательно, для этих видов ведущим может быть другой фактор.

Выводы. Большинство макрофитов оз. Большое Миассово относятся к малоактивным видам.

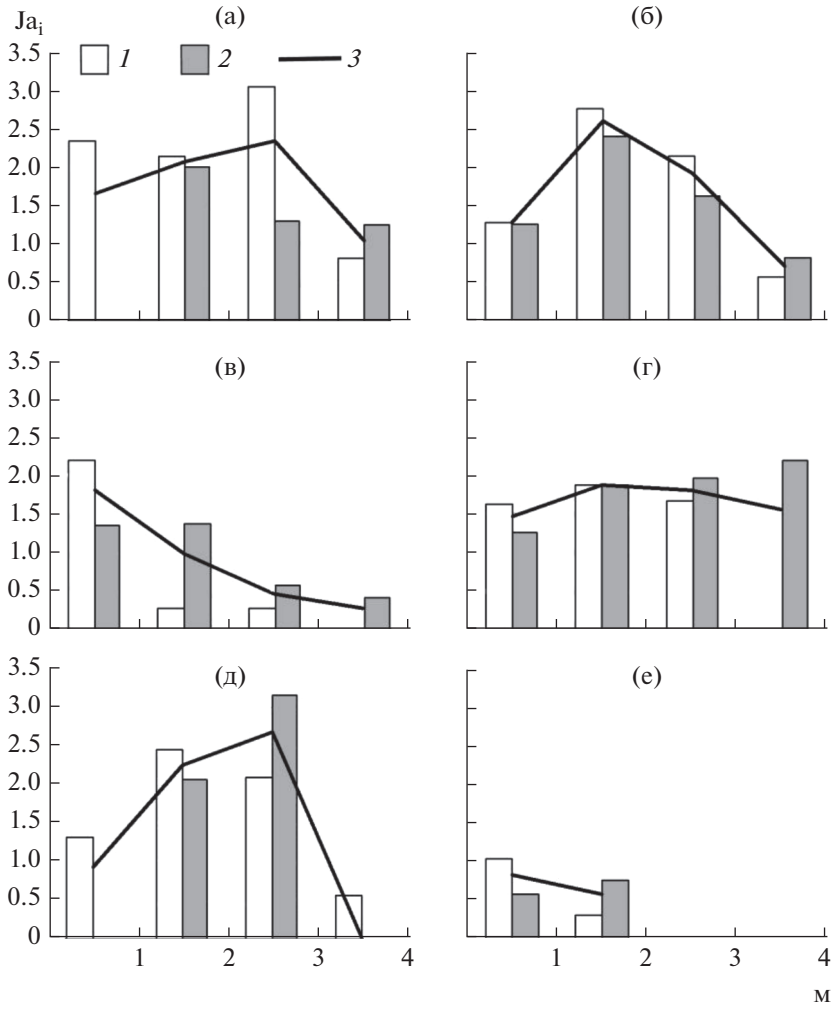

Рис. 1. Активность некоторых видов макрофитов оз. Большое Миассово в градиенте глубины: а – *Stratiotes aloides*, б – *Myriophyllim sibiricum*, в – *Potamogeton perfoliatus*, г – *P. lucens*, д – *Nuphar lutea*, е – *Butomus umbellatus. 1* – Ja$_i$ в периоды с низким уровнем воды, *2* – с высоким, *3* – средний Ja$_i$ за весь период наблюдений.

Умеренно активные и активные виды, представленные меньшим количеством, выступают в роли доминантов и субдоминантов и фитоценотически значимы. По реакции на изменение уровня воды исследованные макрофиты можно разделить на три группы: положительно реагирующие на его понижение (10 видов), положительно реагирующие на его повышение (пять видов) и индифферентные (девять видов). Наиболее отчетливо выражено повышение активности и фитоценотической значимости в периоды с низким уровнем воды у активного *Stratiotes aloides* и умеренно активного *Potamogeton perfoliatus*, с высоким уровнем – у активного *Nuphar lutea* и умеренно активного *Potamogeton lucens*. Повышение активности этих видов может происходить за счет увеличения как проективного покрытия, так и встречаемости, или за счет того и другого, и иногда выражается в заметном увеличении занимаемых площадей. С колебанием уровня воды тесно связаны изменения многих физико-химических и гидробиологических факторов, влияющих на жизнедеятельность озерных макрофитов, динамика показателя их активности в определенной степени отражает эту взаимосвязь.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119101490003-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Ленинград: Наука.

Дидух Я.П. 1982. Проблемы активности видов растений // Бот. журн. Т. 67. № 7. С. 925.

Налимова Н.В. 2006. Оценка внутриландшафтной активности популяций растений // Поливариант-

ность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т. С. 118.

Работнов Т.А. 1985. О типах стратегий растений // Экология. Т. 3. № 3. С. 3.

Савинов А.Б., Никитин Ю.Д. 2017. Развитие представлений об активности растений, ее экологической роли и способах оценки в экосистемах // Принципы экологии. № 3. С. 20. https://doi.org/10.15393/j1.art.2017.6224

Тетерюк Б.Ю., Князева Е.В., Тетерюк Л.В., Панков А.А. 2021. Флора малых водохранилищ Европейского северо-востока России // Биология внутр. вод. № 1. С. 23. https://doi.org/10.31857/S0320965221010137

Чепинога В.В., Росбах С.А. 2008. Активность различных видов водной флоры Иркутско-Черемховской равнины // География и природные ресурсы. № 1. С. 97.

Экология озера Большое Миассово. 2000. Миасс: ИГЗ УрО РАН.

Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Ленинград: Наука.

Casanova M.T., Brock M.A. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? // Plant Ecol. V. 147. № 2. P. 237.

Coops H., Beklioğlu M., Crisman T.L. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – Workshop conclusions // Hydrobiologia. V. 506. № 1. P. 23.

Geest G.J.V., Wolters H., Roozen F.C.J.M. et al. 2005. Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes // Hydrobiologia. V. 539 № 1. P. 239.

Grime J.P., Pierce S. 2012. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Chichester: Wiley-Blackwell.

Valk A.G.V.D., Volin J.C., Wetzel P.R. 2015. Predicted changes in interannual water-level fluctuations due to climate change and its implications for the vegetation of the Florida Everglades // Environ. Man. V. 55. № 4. P. 799.

Veisberg E.I. 2015. Spesies composition and morpho-ecological groups of aquatic macrophytes in foothill lakes on the eastern slope of the Southern Urals (Chelyabinsk region, Russia) // Check List. V. 11. № 2. P. 1617.

Zhao D., Jiang H., Cai Y. et al. 2012. Artificial Regulation of Water Level and Its Effect on Aquatic Macrophyte Distribution in Taihu Lake // PLoS ONE V. 7. № 9: e44836. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044836

The Response of Macrophytes to Periodic Changes in Water Level from Lake Bolshoe Miassovo, South Ural

E. I. Veisberg[1], * and N. A. Isakova[1]

[1]*Ilmeny State Reserve, South Ural Scientific Center Mineralogy and Environmental Geology, the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Miass, Russia*

**e-mail: veisberg@mineralogy.ru*

Phytocenotic activity of 24 common macrophytes species was investigated in periods with minimum and maximum water levels in the foothill lake Bolshoye Miassovo. According to the average indicators of activity in point of view of the status approach, 14 species was attributed to inactive, 10 – to moderately active and active. According to dynamics of this indicator, all species was divided into groups: positively responding to a decrease in the water level (10 species), positively responding to its increase (5) and indifferent (9). It was established, that 4 species change the category of activity. Among active, *Stratiotes aloides* (at low water level) and *Nuphar lutea* (at high level) become highly active. Among moderately active, *P. perfoliatus* (at low water level) and *P. lucens* (at high level) become active. It is assumed, that dynamics of macrophytes activity indicator reflects the relationship between changes in the water level and physicochemical and hydrobiological factors affecting the vital activity of aquatic macrophytes.

Keywords: phytocenotic species activity, water macrophytes, occurrence and projective coverage, long-term fluctuations in the water level, foothill lakes

EDN: TNWQZC
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 324–327

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 504.45.054-34

ВЛИЯНИЕ НИКЕЛЯ И МЕДИ НА РАЗВИТИЕ ПРОРОСТКОВ ЧЕРЕДЫ ЛУЧИСТОЙ *Bidens radiata*

© 2022 г. Е. Г. Крылова*

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

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

Поступила в редакцию 09.11.2020 г.
После доработки 15.12.2021 г.
Принята к публикации 20.12.2021 г.

Изучено влияние сульфатов никеля и меди в различных концентрациях на рост и развитие проростков *Bidens radiata* Thuill. Показано, что соль никеля токсичнее соли меди и их влияние в большей степени сказывается на корневой системе. Проведено сравнение устойчивости к токсическому действию никеля и меди *B. radiata* с изученными ранее *B. tripartita, B. cernua* и *B. frondosa*. Уточнены ряды устойчивости представителей рода *Bidens* к токсическому действию тяжелых металлов: для никеля – *B. tripartita* > *B. frondosa* > *B. radiata* > *B. cernua*; для меди – *B. radiata* > *B. tripartita* > *B. cernua* > *B. frondosa*.

Ключевые слова: сульфат никеля, сульфат меди, *Bidens radiata*, развитие проростков, морфометрические показатели

DOI: 10.31857/S0320965222030093

Растения относятся к важным компонентам водных экосистем и выявление их устойчивости к загрязнению ТМ – приоритетная задача в современной биологии (Devi, Prasad, 2005; Singh, Malik, 2011; Малева и др., 2012). Способность высших водных растений накапливать ТМ в значительных количествах, образуя нетоксичные комплексы, открывает широкие перспективы для использования их при мониторинге в качестве тест-объектов и в целях фиторемедиации (Malec et al., 2009; Maleva et al., 2009; Verbruggen et al., 2009; Zohra et al., 2014).

Большой интерес вызывает токсическое действие эссенциальных ТМ, например никеля и меди, которые в высоких концентрациях токсичны для роста и жизнеспособности растений, вызывая нарушения физиолого-биохимических процессов в клетках (Devi, Prasad, 2005; Chen et al., 2009; Xy и др., 2009; Yruela, 2013). Устойчивость растений к их воздействию зависит от видовой принадлежности, экотипа, стадии роста, жизненной стратегии, а также концентрации и времени действия токсиканта (Yruela, 2009; Косицына и др., 2010; Yusuf et al., 2011; Малева и др., 2012).

Ранее была показана высокая устойчивость на начальных этапах онтогенеза *Bidens tripartita* L., *B. cernua* L. и *B. frondosa* L. к действию ТМ (Крылова, Васильева, 2011а, 2011б; Крылова и др., 2015; Крылова и др., 2018; Крылова, 2020). Ареал обитания представителей рода широк (Восточное и Северное полушария), они встречаются в долинах рек и заполнивших их водохранилищ Евразии, в том числе на всей территории России (Ковальчук и др., 2013; Vinogradova et al., 2014). В продолжение изучения адаптационных возможностей широко распространенных видов рода *Bidens* была исследована череда лучистая, обитающая на обсыхающих мелководьях водохранилищ, рек и влажных лугах (Лисицына и др., 2009; Маевский, 2014).

Семянки череды лучистой были собирали в Ярославской обл. на мелководьях р. Чеснава в 2019 г. После холодной влажной стратификации при температуре 4–8°С в течение 4–5 мес семянки по 30 шт. на чашку Петри проращивали в люминостате при 20–25°С на фильтровальной бумаге, смоченной растворами $NiSO_4 \cdot 7H_2O$ и $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ в разных концентрациях 0.1, 1, 10, 25, 50 мг/л никеля и меди. Контролем служила дистиллированная вода. Опыты проводили в трехкратной повторности при освещенности 3200 λк и фотопериоде 9/15, продолжительность опытов 15 сут. По окончании опыта у 10 проростков каждого варианта измеряли длину главного корня, гипокотиля, семядолей, первого настоящего листа, ширину семядолей и количество придаточных корней. Данные представляли в виде средних и их стандартных отклонений ($x \pm$ SD). Нормальность распределения определяли в программе Statistica 8.0. Достовер-

Сокращения: ТМ – тяжелые металлы.

Таблица 1. Морфометрические показатели проростков *Bidens radiata*, выращенных при различных концентрациях сульфатов никеля (над чертой) и меди (под чертой) в среде

Показатель	Концентрации сульфатов никеля и меди, мг/л					
	0	0.1	1	10	25	50
Длина главного корня, мм	60.4 ± 5.7	65.3 ± 5.4 / 47.7 ± 4.1	11.9 ± 1.3* / 33.2 ± 2.8*	1.8 ± 0.1* / 4.0 ± 0.5*	0.6 ± 0.07* / 1.5 ± 0.2*	0 / 1.2 ± 0.1*
Число придаточных корней, шт.	1.7 ± 0.5	1.6 ± 0.3 / 1.4 ± 0.3	2.7 ± 0.3 / 2.4 ± 0.3	0 / 6.6 ± 0.2*	0 / 10.1 ± 0.8*	0 / 6.2 ± 0.6*
Длина гипокотиля, мм	22.3 ± 0.9	22.4 ± 1.4 / 22.9 ± 1.4	25.6 ± 1.7* / 22.7 ± 1.4	15.9 ± 0.6* / 17.5 ± 0.9*	5.3 ± 0.2* / 11.1 ± 0.9*	0 / 5.0 ± 0.4*
Длина семядоли, мм	6.4 ± 0.4	5.8 ± 0.3 / 7.5 ± 0.3*	6.3 ± 0.4 / 8.3 ± 0.3*	6.1 ± 0.3 / 7.7 ± 0.2*	5.3 ± 0.2* / 6.5 ± 0.3	0.5 ± 0.1* / 4.7 ± 0.2*
Ширина семядоли, мм	2.6 ± 0.1	2.6 ± 0.2 / 2.4 ± 0.1	2.4 ± 0.2 / 2.9 ± 0.4	2.7 ± 0.2 / 2.7 ± 0.1	2.6 ± 0.1 / 2.7 ± 0.05	0.3 ± 0.05* / 2.1 ± 0.05*
Длина 1-го листа, мм	1.4 ± 0.1	1.6 ± 0.2 / 1.2 ± 0.1	1.4 ± 0.1 / 1.3 ± 0.2	0.5 ± 0.1* / 1.5 ± 0.9	0 / 1.5 ± 0.2	0 / 0.5 ± 0.01*

* Достоверные различия с контролем при $p < 0.05$.

ность различий величин оценивали по *t*-критерию Стьюдента при уровне значимости $p \leq 0.05$.

Влияние сульфата никеля на рост и развитие проростков. Важно было изучить токсическое действие различных концентраций сульфатов никеля и меди на рост и развитие проростков аборигенного гигрофита *Bidens radiata* Thuill и сравнить с устойчивостью к ним изученных ранее *B. tripartita*, *B. cernua* и *B. frondosa*

В результате эксперимента выявлено, что начиная с концентрации 1 мг/л, наибольшее токсическое действие никель оказал на длину главного корня *B. radiata* (табл. 1). Угнетение развития главного корня при 50 мг/л ранее было обнаружено и для других видов череды – *B. tripartita, B. frondosa, B. cernua* (Крылова, Васильева, 2011а).

Придаточные корни *B. radiata* отсутствовали при 10–50 мг/л никеля, что совпадает с действием никеля на *B. cernua*. Более устойчивой оказалась корневая система у *B. tripartita*, придаточные корни не развивались только при 50 мг/л (Крылова, Васильева, 2011а). Достоверное отличие длины гипокотиля *B. radiata* при 1–25 мг/л от контрольных значений и угнетение его развития при 50 мг/л сходно с действием никеля на *B. cernua*. У остальных видов этот показатель изменялся незначительно. Выявлены достоверные отличия морфометрических показателей семядолей *B. radiata* при 25 и 50 мг/л от таковых в контроле. Отсутствие семядолей при 50 мг/л никеля в более ранних экспериментах отмечено только у *B. frondosa*. При 25 и 50 мг/л у *B. radiata* угнеталось развитие настоящих листьев, значительные изменения их длины при этих же концентрациях были характерны для *B. cernua*. У *B. tripartita* и *B. frondosa* этот процесс зарегистрирован при 50 мг/л. Таким образом, концентрации 10–50 мг/л сульфата никеля вызывают значительное угнетение развития проростков *B. radiata* и по его влиянию сходны с действием на рост и развитие проростков *B. cernua*. Уточнен ряд устойчивости к токсическому действию ионов никеля для роста и развития проростков разных видов череды, выявленный нами ранее: *B. tripartita* > *B. frondosa* > *B. radiata* > *B. cernua*.

Влияние сульфата меди на рост и развитие проростков. В отличие от никеля, главный и придаточные корни *B. radiata* развивались при всех концентрациях сульфата меди (табл. 1). Однако, при 10–50 мг/л их морфометрические показатели достоверно различались с контрольными значениями, и, если длина главного корня значительно уменьшалась, то количество придаточных корней увеличивалось. Это свидетельствует о стимулировании защитной реакции растения за счет увеличения общей площади придаточных корней и, таким образом, о снижении влияния меди. Совершенно иное наблюдали при действии меди на остальные виды череды. У *B. tripartita* при концентрации 25 и 50 мг/л сульфата меди полностью угнеталось развитие главного корня, у *B. cernua* главный корень не развивался при 10–50 мг/л, у *B. frondosa* резко уменьшалась длина главного корня при 25 и 50 мг/л и отсутствовали придаточные корни при 50 мг/л (Крылова, Васильева, 2011б).

Развитие гипокотиля у *B. radiata* при всех концентрациях и достоверное отличие его размеров от таковых в контроле при 10–50 мг/л сходно с действием меди на другие виды череды. Достоверное изменение размеров семядолей *B. radiata* при 50 мг/л сходно с действием на *B. cernua*. Некоторые концентрации меди вызывали увеличение размеров семядолей у всех изученных видов. Достоверное уменьшение длины настоящего листа при 50 мг/л характерно и для других видов череды. Таким образом, к влиянию меди самым устойчивым был *B. radiata*, только у него при 50 мг/л отмечено наличие главного корня и в ряду устойчивости он занимает лидирующую позицию: *B. radiata* > *B. tripartita* > *B. cernua* > *B. frondosa*.

Внешние проявления токсического действия сульфата никеля. При концентрации 10 мг/л у проростков *B. radiata* начинался частичный некроз главного корня, как и у *B. tripartita* и *B. frondosa*. У *B. cernua* при этой концентрации отмечали полный некроз корней. Некроз придаточных корней не выявлен. Никель, быстро поступая в центральный цилиндр корня наземных растений, ингибирует клеточное деление и останавливает ветвление корня (Серегин и др., 2003; Boominathan, Doran, 2003). Подобным образом никель действует и на растения влажных мест обитания, включая представителей рода *Bidens*. Аналогичное действие свойственно также другим тяжелым металлам, например, кадмию (Shi, Cai, 2009).

Частичный некроз гипокотиля *B. radiata* наблюдали при концентрации 25 мг/л сульфата никеля. Таковой, отмечавшийся ранее при этой концентрации у *B. tripartita*, *B. frondosa* и *B. cernua*, начинался уже при 10 мг/л.

Частичное обесцвечивание и некроз семядолей (с 25 мг/л сульфата никеля) и листьев (при 10 мг/л *B. radiata*) сходно с влиянием никеля на проростки *B. cernua*. При низких концентрациях никеля (0.1 и 1 мг/л) хлороз семядолей и листьев у проростков всех исследуемых видов не выявлен, что свидетельствует об отсутствии подавления фотосинтеза.

Внешние проявления токсического действия сульфата меди. Как и у других видов рода *Bidens* (Крылова, Васильева, 2011б), некроза главного корня проростков *B. radiata* не наблюдали, однако при 10–50 мг/л зарегистрирован некроз придаточных корней, отмечавшийся ранее у *B. tripartita* и *B. cernua*. Не обнаружен некроз гипокотиля, как и при действии меди на проростки *B. tripartita* и *B. frondosa*. Выявлен частичный некроз семядолей при максимальной концентрации меди, однако хлороза семядолей и листьев у проростков всех исследуемых видов не наблюдали, т.е. подавление фотосинтеза не происходило.

Выводы. Сульфат никеля токсичнее сульфата меди для роста и развития проростков *B. radiata*, о чем свидетельствует существенное изменение морфометрических показателей проростков вида при 10–50 мг/л. Токсический эффект обоих металлов в большей степени сказывается на уменьшении главного корня, что характерно и для других представителей рода *Bidens*. К действию меди *B. radiata* устойчивее других видов рода, а устойчивость к никелю находится между устойчивостью к нему *B. frondosa* и *B. cernua*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100099-5 “Разнообразие, структура и функционирование сообществ водорослей и растений континентальных вод”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ковальчук И.А., Тохтарь В.К., Шевера М.В. 2013. Особенности распространения видов рода *Bidens* (Asteraceae) в сопредельных областях России и Украины // Фундаментальные исследования. Т. 11. № 5. С. 939.

Косицына А.А., Макурин О.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А. 2010. Влияние ионов меди и кадмия на пигментный комплекс растений семейства Hydrocharitaceae // Изв. Самарского науч. центра РАН. Т. 12. № 1. С. 156.

Крылова Е.Г., Васильева Н.В. 2011а. Действие сульфата никеля на начальные этапы онтогенеза растений трех видов рода *Bidens* (Asteraceae) // Растительные ресурсы. Т. 47. Вып. 1. С. 65.

Крылова Е.Г., Васильева Н.В. 2011б. Прорастание семян и развитие проростков представителей рода *Bidens* (Asteraceae) в растворах сульфата меди // Вестник Томского гос. ун-та. № 352. С. 207.

Крылова Е.Г., Лапиров А.Г., Бердник К.А. 2015. Устойчивость начальных этапов онтогенеза *Bidens cernua* (Asteraceae) к действию ацетатов никеля и меди // Вестник Северного (арктического) федерального университета. № 4. С. 66. https://doi.org/10.17238/issn2227-6572.2015.4.66

Крылова Е.Г., Васильева Н.В., Иванова Е.С. 2018. Устойчивость проростков нативного и чужеродного видов рода *Bidens* (Asteraceae) из разных географических популяций к действию тяжелых металлов // Biosystems Diversity. № 26(4). С. 287. https://doi.org/10.15421/011845

Крылова Е.Г. 2020. Влияние анионов солей тяжелых металлов на их токсичность для высших водных растений // Трансформация экосистем. Т. 3. № 1. С. 1. https://doi.org/10.23859/estr-190418

Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. 2009. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Малева М.Г., Некрасова Г.Ф., Борисова Г.Г. и др. 2012. Влияние тяжелых металлов на фотосинтетический аппарат и антиоксидантный статус элодеи // Физиол. растений. Т. 59. № 2. С. 216.

Серегин И.В., Кожевникова А.Д., Казюмина Е.М., Иванов В.Б. 2003. Токсическое действие и распределение никеля в корнях кукурузы // Физиол. растений. Т. 50. № 5. С. 793.

Ху Ж.Ч., Пей Д.Л., Лиан Ф., Ши Г.С. 2009. Влияние загрязнения воды кадмием на рост растений *Sagittaria sagittifolia* // Физиол. растений. Т. 56. № 5. С. 759.

Boominathan R., Doran P.M. 2003. Organic acid complexation, heavy metal distribution and the effect of ATPase inhibition in hairy roots of hyperaccumulator plant species // J. Biotechnol. V. 101. № 2. P. 131. https://doi.org/10.1016/s0168-1656(02)00320-6

Chen C., Huang D., Liu J. 2009. Functions and toxicity of nickel in plants: recent advances and future prospects. Review: Clean. V. 37. № 4–5. P. 304. https://doi.org/10.1002/clen.200800199

Devi S.R., Prasad M.N.V. 2005. Antioxidant activity of *Brassica juncea* plants exposed to high copper concentrations // Plant Physiology. V. 52. № 3. P. 233.

Malec P., Maleva M.G., Prasad M.N.V., Strzałka K. 2009. Identification and Characterization of Cd-Induced Peptides in *Egeria densa* (Water Weed): Putative Role in Cd Detoxification // Aquat. Toxicol. V. 95. P. 213. https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2009.09.007

Maleva M.G., Nekrasova G.F., Malec P. et al. 2009. Ecophysiological Tolerance of *Elodea canadensis* to Nickel Exposure // Chemosphere. V. 77. P. 392. https://doi.org/10.1016/j.chemosp

Shi G., Cai Q. 2009. Cadmium tolerance and accumulation in eight potential energy crops // Biotechnology Advances. V. 27. P. 555. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2009.04.006

Singh Y., Malik C. 2011. Phenols and their antioxidant activity in *Brassica juncea* seedlings growing under $HgCl_2$ stress // J. Microbiol. Biotechnol. V. 1. P. 124.

Verbruggen N., Hermans C., Schat H. 2009. Mechanisms to cope with arsenic or cadmium excess in plant // Current Opinion in Plant Biology. V. 12. P. 364. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.05.001

Vinogradova Y.K., Galkina M.A., Mayorov S.R. 2014. Variability of the taxa of the *Bidens* L. Genera and the problem of hybridization // Rus. J. Biological Invasions. V. 5. № 1. P. 1–11. https://doi.org/10.1134/S2075111714010111

Yruela I. 2009. Copper in Plants: Acquisition, Transport and Interactions // Funct. Plant Biol. V. 36. № 5. P. 409. https://doi.org/10.3390/ijms13067828

Yruela I. 2013. Transition metals in plant photosynthesis // Metallomic. V. 5. № 9. P. 1090.

Yusuf M., Fariduddin Q., Hayat S., Ahmad A. 2011. Nickel: an overview of uptake, essentiality and toxicity in plants // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 86. № 1. P. 1. https://doi.org/10.1007/s00128-010-0171-1

Zohra B.S., Xavier L., Ahamed A. et al. 2014. Metal accumulation and distribution in the organs of Reeds and Cattails in a constructed treatment wetland (Etueffont, France) // Ecol. Engineering. V. 64. P. 1. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.12.027

Seedling Development of *Bidens radiata* in Solutions of Nickel and Copper Sulfates

E. G. Krylova*

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

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

In laboratory experiments, the effect of nickel and copper sulfates in various concentrations on the growth and development of *Bidens radiata* Thuill. seedlings was studied. It has been shown that nickel salt is more toxic than copper salts and their effect on the root system is more pronounced. A comparison of the resistance of *B. radiata* to the toxic effect of nickel and copper with the previously studied *B. tripartita*, *B. cernua*, and *B. frondosa* was made. The series of resistance of representatives of the genus Bidens to the toxic effect of heavy metals has been specified: for nickel – *B. tripartita* > *B. frondosa* > *B. radiata* > *B. cernua*; for copper – *B. radiata* > *B. tripartita* > *B. cernua* > *B. frondosa*.

Keywords: nickel sulfate, copper sulfate, *Bidens radiata*, seedling development, morphometric parameters

EDN: OIYZSS
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 328–331

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3.591.132

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ МАГНИТНОГО ФОНА НА ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ КАРАСЯ *Carassius auratus gibelio*

© 2022 г. В. В. Кузьмина[a], Е. А. Куливацкая[a], В. В. Крылов[a, *]

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

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

Поступила в редакцию 25.01.2021 г.
После доработки 22.11.2021 г.
Принята к публикации 02.12.2021 г.

Впервые показано влияние снижения индукции постоянного магнитного фона на пищевое поведение серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782). Данное воздействие приводило к увеличению времени выхода рыб из стартовой камеры и латентного времени питания, а также к снижению количества съедаемого корма.

Ключевые слова: гипомагнитные условия, магнитное поле, время питания, пищевое поведение

DOI: 10.31857/S0320965222030111

Пищевое поведение рыб определяется множеством абиотических и биотических факторов, которые модулируют сигналы нейроэндокринной системы (Volkoff, 2016). Однако вероятность влияния магнитных воздействий на пищевое поведение оценивалась в единичных работах. Известно, в частности, что увеличение индукции магнитного поля в местах кормления американского хвостокола (*Dasyatis americana* Hildebrand & Schroeder) и усатой акулы-няньки (*Ginglymostoma cirratum* Bonnaterre) за счет постоянных магнитов значимо снижает вероятность питания здесь представителей этих видов (O'Connell et al., 2010). Кроме того, в нескольких публикациях описаны условно-рефлекторные реакции у пластиножаберных (Meyer et al., 2005; Newton, Kajiura, 2017) и костистых (Walker, 1984; Haugh, Walker, 1998) рыб на изменения магнитного фона, выработанные посредством пищевого подкрепления. Авторам не удалось найти данные о влиянии магнитных воздействий на пищевое поведение костистых рыб. Оценка этого показателя необходима для понимания вклада магнитных полей естественного и антропогенного происхождения в общее состояние популяций. Также информация об изменениях в поведении рыб в ответ на магнитные воздействия дополнит представления о реакции биологических объектов на данный фактор. Поскольку биота постоянно находится в геомагнитном поле напряженностью порядка 50 мкТл в умеренных широтах, одним из способов исследования значимости магнитного фона для организма служит оценка поведенческих показателей при понижении индукции этого поля до значений близких к нулевым. В настоящей работе авторы исследовали влияния снижения индукции постоянного магнитного фона на показатели пищевого поведения серебряного карася Carassius auratus gibelio (Bloch, 1782).

Работу проводили в ноябре–декабре 2020 г. В качестве объекта исследования использовали молодь серебряного карася (масса 5.5 ± 0.1 г, длина 6.2 ± 0.3 см). До начала опыта рыб содержали в 200-литровых аквариумах с проточной водой (температура 18–20°C, pH 7.0–7.3, общая жесткость 4.6 ммоль/л). Режим освещения 8 ч "свет" (450 лк), 16 ч "темнота" (0.08 лк). Рыб кормили ежедневно, используя корм с преобладанием белковых компонентов (17.3% белка, 1.7% жира и 0.1% углеводов в расчете на сырую массу) *ad libitum*. Затем 24 экз. рыб разбивали на четыре группы (по 6 экз. в каждой) и пересаживали в непроточные аквариумы объемом 40 л (площадь дна 30 × 60 см) с принудительной аэрацией для адаптации к условиям эксперимента. Температурные условия и режим освещения в непроточных аквариумах оставались теми же. Воду в аквариумах меняли раз в неделю. В течение 20 сут адаптации карасей кормили личинками хирономид *Chironomus* sp., которых помещали на дно непроточных аквариумов возле передней стенки. Затем, чтобы рыбы привыкли к экспериментальным условиям и выработали стойкий рефлекс на поиск корма и потребление пищи, в течение 7 сут до экспериментов проводили их обучение, которое представляло собой все экспериментальные процеду-

ры за исключением экспозиции в действующем факторе.

Обучение и последующие опыты проводили для рыб индивидуально – раз в сутки с 10 до 12 ч. Для этого использовали отдельный аквариум, оборудованный стартовой камерой (10 × 5 × 6 см) с перфорированными прозрачными пластиковыми стенками. Каждую рыбу поочередно помещали в установленную возле задней стенки аквариума стартовую камеру с подвижной передней стенкой. На дно аквариума около передней стенки выкладывали 15 замороженных личинок хирономид (средняя индивидуальная масса 30.0 мг). После подъема передней стенки стартовой камеры рыба могла покинуть ее для поиска и потребления пищи. С помощью секундомера регистрировали время выхода из стартовой камеры после поднятия передней стенки (t_1, с) и латентное время питания (t_2, с), т.е. период, в течение которого рыба приближалась к корму. Также учитывали число съеденных личинок хирономид за 3 мин наблюдения (R, экз.). Тестирование каждой особи занимало ~5 мин.

После 7 сут обучения параметр t_2 у рыб стал стабильным, что позволило приступить к опытам. Экспериментальный аквариум со стартовой камерой был размещен в системе из трех пар взаимно ортогональных колец Гельмгольца (диаметр 0.5 м), подключенных к трем источникам питания АКИП-1103 (Manson Eng. Indust. Ltd., Китай). Перед началом эксперимента с помощью трехкомпонентного магнитометра HB0302A (НПО “ЭНТ”, г. Санкт-Петербург) определяли напряженность и направление вектора геомагнитного поля в месте проведения экспериментов (средние значения интенсивности и наклонения 52.4 мкТл и 71.69° соответственно). Оси системы колец Гельмгольца располагали по направлению трех компонент геомагнитного поля. Для понижения индукции постоянного магнитного фона на обмотку каждой пары колец Гельмгольца подавали ток такой силы, чтобы генерируемое магнитное поле было равным по силе и направленным противоположно трем компонентам геомагнитного поля. При этом в центре системы колец Гельмгольца, что соответствовало центральной зоне экспериментального аквариума, генерируемое постоянное магнитное поле компенсировало геомагнитное поле до значений 0 ± 100 нТл. Ввиду гетерогенности генерируемого магнитного поля, максимальные значения индукции в зонах расположения стартовой камерой и корма достигали 12.1 мкТл. Величину ослабления геомагнитного поля в системе колец Гельмгольца контролировали ежедневно при помощи магнитометра HB0302A (НПО “ЭНТ”).

Рыб (24 экз.) разделяли случайным образом на две группы: контрольную и опытную по 12 экз. в каждой. В течение 12 сут подряд проводили ежедневное тестирование. При этом для рыб опытной группы индукция постоянного магнитного фона была понижена до внесения особи в стартовую камеру и оставалась таковой до окончания тестирования. Для рыб контрольной группы геомагнитное поле во время тестирования оставалось немодифицированным. На протяжении опыта рыбы не получали другой корм, кроме хирономид в экспериментальном аквариуме.

Для проведения анализа использовали средние показатели для каждых суток наблюдений в контрольном и экспериментальном вариантах. Поскольку все данные имели нормальное распределение (тест Шапиро–Уилка), значимость различий оценивали с использованием критерия Стьюдента.

Показатели t_1 и t_2 в целом имели близкую динамику. При снижении индукции постоянного магнитного фона у рыб увеличивалось время выхода из стартовой камеры (рис. 1а) и латентное время питания (рис. 1б) в первые сутки эксперимента по сравнению с контролем. Причем для t_2 различия были значимы с 1-х по 10-е сутки эксперимента. К окончанию поведенческих тестов (11-е и 12-е сутки эксперимента) оба показателя в опыте незначимо отличались от контроля (рис. 1а, 1б). Рацион рыб при снижении индукции постоянного магнитного фона отличался от такового в контроле в течение первых пяти суток эксперимента. Начиная с шестых суток, различия в количестве съеденных хирономид между контролем и опытом стали незначимы (рис. 1в).

Таким образом, полученные данные указывают на то, что ослабление магнитного фона может повлиять на пищевое поведение карасей. Причем, с течением времени, рыбы, по-видимому, привыкают к этому фактору, и на 11-е и 12-е сут опытов их пищевое поведение при изменении индукции постоянного магнитного фона близко к контрольному.

В литературе крайне мало сведений о влиянии магнитных полей на пищевое поведение рыб и других животных. Известно, что электромагнитное поле с частотой 36 ГГц и плотностью потока энергии 100 мкВт/см^2 приводило к заметному увеличению латентного времени питания мучного хрущака (*Tenebrio molitor* Linnaeus). Отличия от контроля были статистически незначимы, однако направленность эффекта совпадала с реакцией карасей в нашем эксперименте (Шейман, Крещенко, 2009). По данным (Wanet et al., 2021), снижение индукции постоянного магнитного фона приводит к изменениям пищевого поведения у нимф пятого возраста бурой рисовой цикадки (*Nilaparvata lugens* Stal), заключающимся в сокращении потребления пищи, что также согласуется с результатами нашей работы. В этих опытах ис-

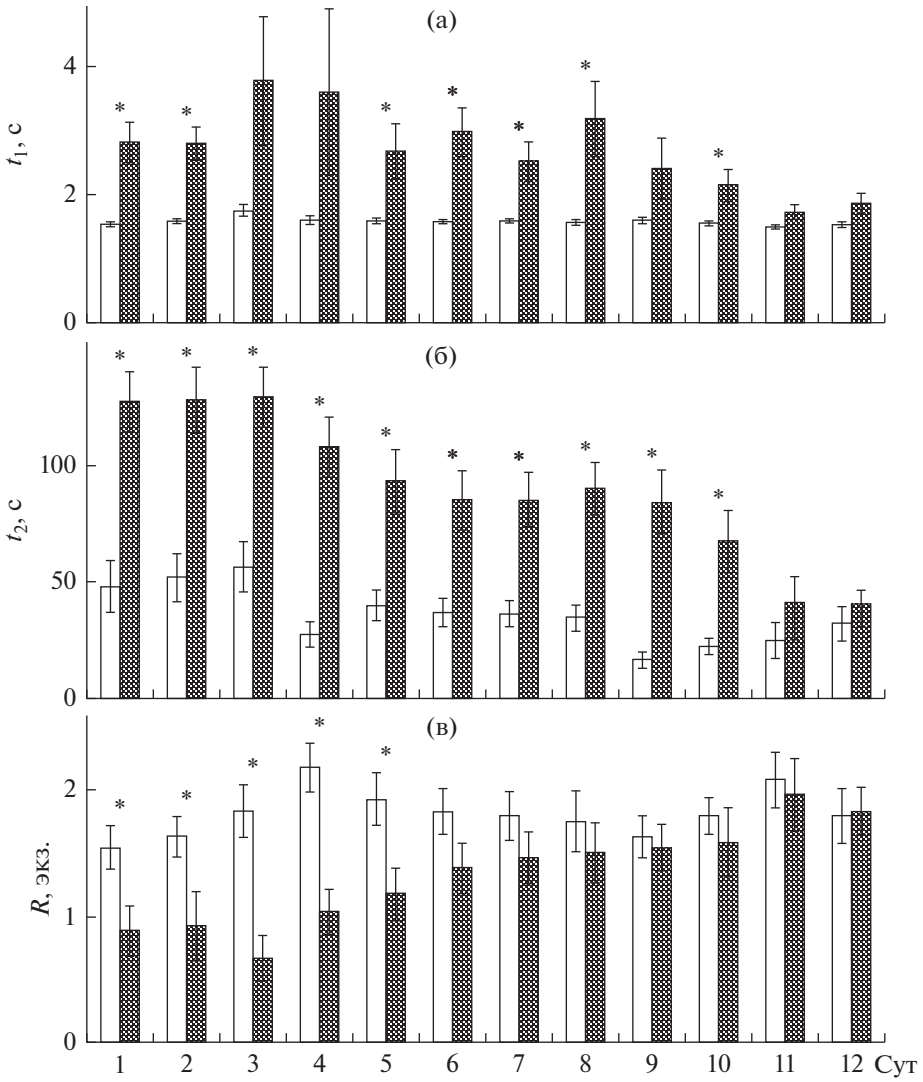

Рис. 1. Изменения параметров пищевого поведения молоди карася в течение 12 сут в условиях снижения индукции магнитного фона (■) и в контроле (□): а – время выхода рыб из стартовой камеры (t_1), б – латентное время питания (t_2), в – число потребленных личинок хирономид за 3 мин наблюдения (R). Данные представлены как среднее значение и ошибка среднего; * – значимые различия между контролем и опытом ($p < 0.05$).

следователи зарегистрировали изменения экспрессии генов нейропептидов, связанных с аппетитом, во время экспозиции *N. lugens* в условиях снижения индукции постоянного магнитного фона (Wan et al., 2021). Снижение потребляемой пищи и концентрации лептина в сыворотке крови после экспозиции в различных магнитных полях также зарегистрировано у крыс (Ziomber et al., 2009). Наши данные являются первым описанием изменений пищевого поведения костистых рыб в ответ на магнитные воздействия.

Эффекты влияния магнитных полей на пищевое поведение и потребление корма у карасей в наших экспериментах сходны с эффектами, полученными на других видах. Это указывает на общебиологический характер магнитного воздействия. Механизмы, отвечающие за влияние изменений магнитного фона на пищевое поведение рыб и других животных, могут быть связаны с молекулярными биофизическими мишенями (Binhi, Prato, 2017). Для выяснения этих вопросов необходимы дополнительные исследования.

Выводы. В экспериментах с карасями показано, что снижение индукции постоянного магнитного фона приводит к увеличению времени выхода рыб из стартовой камеры и латентного времени питания, а также к снижению количества съедаемого корма. Полученные результаты раскрывают значимость магнитного окружения для костистых рыб, и необходимость учета этого фактора в дальнейших исследованиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № 121051100104-6). Оценка влияния магнитного окружения на отдельные показатели поведения карповых рыб выполнена для сравнительного анализа в рамках проекта № 20-04-00175, поддержанного РФФИ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Шейман И.М., Крещенко Н.Д. 2009. Влияние слабого электромагнитного излучения на разные формы поведения у мучного хрущака *Tenebrio molitor* // Журн. высш. нерв. деят. Т. 59. № 4. С. 488.

Binhi V.N., Prato F.S. 2017. Biological effects of the hypomagnetic field: an analytical review of experiments and theories // PLoS ONE. V. 12. № 6. e0179340. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179340

Haugh C., Walker M. 1998. Magnetic discrimination learning in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Navig. V. 51. № 1. P 35. https://doi.org/10.1017/S0373463397007595

Meyer C.G., Holland K.N., Papastamatiou Y.P. 2005. Sharks can detect changes in the geomagnetic field // J. R. Soc. Interface. V. 2. P. 129. https://doi.org/10.1098/rsif.2004.0021

Newton K.C., Kajiura S.M. 2017. Magnetic field discrimination, learning, and memory in the yellow stingray (*Urobatis jamaicensis*) // Anim. Cogn. V. 20. P. 603. https://doi.org/10.1007/s10071-017-1084-8

O'Connell C.P., Abel D.C., Rice P.H. et al. 2010. Responses of the southern stingray (*Dasyatis americana*) and the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*) to permanent magnets // Mar. Freshw. Behav. Physiol. V. 43. № 1. P. 63. https://doi.org/10.1080/10236241003672230

Volkoff H. 2016. The neuroendocrine regulation of food intake in fish: a review of current knowledge // Frontiers Neurosci. V. 10. e540. https://doi.org/10.3389/fnins.2016.00540

Walker M.M. 1984. Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacores* // J. Comp. Physiol. A. V. 155. P. 673.

Wan G.-J., Jiang S.-L., Zhang M. et al. 2021. Geomagnetic field absence reduces adult body weight of a migratory insect by disrupting feeding behavior and appetite regulation // Insect Sci. V. 28. P. 251. https://doi.org/10.1111/1744-7917.12765

Ziomber A., Juszczak K., Kaszuba-Zwoinska J. et al. 2009. Magnetically induced vagus nerve stimulation and feeding behavior in rats // J. Physiol. Pharmacol. V. 60. № 3. P. 71.

Influence of Changes in the Magnetic Background on the Eating Behavior of *Carassius auratus gibelio*

V. V. Kuz'mina[1], E. A. Kulivatskaya[1], and V. V. Krylov[1, *]

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

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

The influence of a decrease in the induction of a static magnetic background on the feeding behavior of the goldfish *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) has been shown for the first time. This treatment increased the time of fish exit from the starting chamber and the latent time of feeding, and a decrease in the amount of food consumed.

Keywords: hypomagnetic conditions, magnetic field, feeding time, eating behavior

EDN: IAGXMA
БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 3, с. 332–336

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3-169:591.436

АКТИВНОЕ УЧАСТИЕ ПЕЧЕНИ В РЕАКЦИИ ОРГАНИЗМА ЛЕЩА *Abramis brama* ПРИ ИНФИЦИРОВАНИИ ТРИПАНОСОМАМИ РОДА *Trypanosoma*

© 2022 г. Т. Б. Лапирова*

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

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

Поступила в редакцию 23.06.2021 г.
После доработки 05.11.2021 г.
Принята к публикации 08.11.2021 г.

Приведены данные биохимического анализа ткани печени зараженного трипаносомами леща *Abramis brama* L. Установлено, что присутствие паразитов вызвало изменения исследованных параметров (концентрации общего белка, иммунных комплексов, глюкозы и гликогена) по сравнению со здоровыми рыбами. Выявленные различия были статистически незначимы. В целом, характер изменений указывает на некоторое снижение пластических и энергетических ресурсов рыб-хозяев, а также на увеличение антигенной нагрузки. Общая клиническая картина на момент отлова рыб характерна для хронической стадии течения заболевания в условиях невысокого уровня паразитемии. Полученные результаты свидетельствуют об активном участии печени в реакции рыб на внедрение паразита.

Ключевые слова: лещ, *Abramis brama*, Угличское водохранилище, трипаносомоз, печень, белок, иммунные комплексы, глюкоза, гликоген

DOI: 10.31857/S0320965222030123

Трипаносомы относятся к классу Kinetoplastida, роду *Trypanosoma*. Большинство видов этих жгутиковых простейших – кровепаразиты, способные поражать животных самых разных систематических групп (Cooper et al., 2016). Их обнаруживают у рыб многих семейств пресноводных и морских видов (Olsen, 1986; Woo, 2001; Grybchuk-Ieremenko et al., 2014; Wang et al., 2015). Заражение происходит при присасывании пиявок, служащих для трипаносом промежуточными хозяевами (Overath et al., 1999). Попав в кровь, паразиты циркулируют в кровяном русле зараженных рыб, активно поглощая всей поверхностью тела растворенные питательные вещества. Кроме того, выделяемые ими в процессе жизнедеятельности метаболиты, обладая токсическим эффектом, оказывают негативное влияние на организм хозяина и могут приводить к летальному исходу (Bienek et al., 2002).

Кроме анемии, одного из основных патофизиологических признаков трипаносомоза, у рыб также могут наблюдаться отставание в росте, снижение выживаемости (Clauss et al., 2008), но бывают случаи и бессимптомного течения болезни (Mehlhorn, 2015). Также следует отметить, что степень воздействия паразитов на организм рыб, помимо условий окружающей среды (температуры воды, питания и т.д.), в большой степени определяется энергетическими ресурсами хозяина (Gupta, Gupta, 2012). Это вызвано тем, что трипаносомы потребляют значительные количества глюкозы, вызывая снижение ее концентрации в сыворотке крови зараженных особей (Saleh et al., 2009). Анемия и гипогликемия при трипаносомозе характерны для животных самых разных систематических групп, включая млекопитающих (Takeet, Fagbemi, 2009; Morrison et al., 2010; Sazmand et al., 2011; Shahi et al., 2013).

Уровень гликемии у позвоночных – один из фундаментальных параметров жизнедеятельности организма. Центральная роль в важнейшем процессе поддержания оптимального содержания глюкозы в крови принадлежит печени, регулирующей процессы депонирования и высвобождения глюкозы (Nordlie et al., 1999). Помимо этого, в условиях постоянного поступления продуктов обмена веществ трипаносом в кровь возрастает значение печени как основного органа детоксикации. Выделяемые паразитами соединения инициируют выработку гуморальных защит-

Сокращения: ИК – иммунные комплексы.

Таблица 1. Биохимические показатели печени леща *Abramis brama* L.

Показатель	Угличское вдхр.	Иваньковское вдхр.
Общий белок, мг/г	97.59 ± 12.70	108.87 ± 10.15
Иммунные комплексы, у.е./г	111.29 ± 31.95	77.00 ± 27.25
Глюкоза, мг/г	8.29 ± 2.34	9.58 ± 1.32
Гликоген, мг/г	0.477 ± 0.14	0.713 ± 0.25

Примечание. Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок; все показатели рассчитаны на 1 г сырой массы печени, гликоген – сухой массы. Достоверных различий не обнаружено, $p \geq 0.05$.

ных факторов, имеющих в основном белковую природу, а функции протеосинтеза у рыб также выполняет печень. Логично предположить, что данный орган должен быть активно задействован в реакции организма на внедрение простейших. Но, несмотря на достаточно большое количество клинических и ветеринарных исследований, посвященных трипаносомам, влияние их на основные биохимические параметры печени мало изучено. Что касается рыб центрального региона России и Волжского бассейна, в частности, то сведения по этой проблеме на настоящий момент отсутствуют.

После обнаружения трипаносом у леща в Угличском водохранилище нами проведено исследование, посвященное влиянию простейших на ряд морфологических и иммунофизиологических параметров зараженных рыб. Результаты изучения реакции показателей периферической крови приведены в работе (Lapirova, Zabotkina, 2018).

В настоящей работе анализировали биохимические параметры печени зараженных и незараженных рыб.

Исследования проводили в августе 2015 г. Рыб отбирали в Угличском и Иваньковском водохранилищах в одни сроки на трех станциях в каждом водохранилище: верхний и нижний бьефы и середина русловой части. Оба водоема представляют собой расположенные один за другим участки зарегулированного русла р. Волга, вода в которых не имеет значимых различий по гидрохимическим показателям и трофическому статусу (Дебольский и др., 2010; Лазарева, 2016; Минеева и др., 2020; Сигарева и др., 2021). Все лещи из Угличского и Иваньковского водохранилищ были половозрелыми, длина и масса тела достигала 293 ± 20 мм, 537 ± 138 г и 291 ± 22 мм, 520 ± 122 г соответственно. У всех 20 рыб, выловленных в Угличском водохранилище, присутствовали паразиты, однако в Иваньковском водохранилище трипаносомы не обнаружены ни у одного из 18 пойманных лещей. Причина данного явления требует отдельного изучения. Особого внимания заслуживают гидрологический режим, условия зимовки и нереста рыб, а также количество и распределение пиявок в каждом водоеме.

После отлова и необходимых измерений рыб подвергали каудэктомии и делали мазки крови. Обрабатывали мазки по стандартной методике: после высушивания на воздухе фиксировали этанолом, затем окрашивали по Романовскому–Гимза. Далее рыб вскрывали, отбирали навеску печени ~2 г и замораживали ее при –18°С. Из одной части навески печени готовили экстракт и определяли общий белок, глюкозу и иммунные комплексы. Концентрацию общего белка определяли биуретовым, глюкозы – глюкозооксидазным методом, используя стандартные наборы реактивов для клинических биохимических анализов “Агат-Мед”, содержание иммунных комплексов – по стандартной методике путем осаждения с полиэтиленгликолем 6000 и выражали в условных единицах (Гриневич, Алферов, 1981). Полученные результаты пересчитывали на сырую массу органа. Другую часть печени использовали для определения гликогена. Анализ проводили по методу (Minhorst, Liebezeit, 2003) с финальным определением глюкозы спектрофотометрически с антроновым реактивом. Результаты представляли в мг/г сухой массы органа. Все определения проводили на спектрофотометре Lambda-25 (Perkin Elmer, США).

Для оценки достоверности различий использовали *t*-критерий Стьюдента при уровне значимости $p \leq 0.05$. Данные представлены в виде средних значений и стандартных ошибок ($x \pm$ SE).

Поскольку трипаносомы обнаружены у всех 20 отобранных в Угличском водохранилище особей, экстенсивность инвазии была 100%. На мазках крови паразиты встречались в количестве одной–трех особей на ≥10 (при увеличении ×1000), что свидетельствует о сравнительно невысоком уровне заражения (Lapirova, Zabotkina, 2018). Внешних проявлений заболевания у леща не отмечено.

У зараженных рыб выявлены изменения всех исследованных параметров по сравнению с незараженными (табл. 1). Содержание общего белка в тканях печени зараженных рыб оказалось ниже, чем у незараженных на ~11% (разница статистически недостоверна). В большинстве случаев ухудшение состояния пораженных паразитами животных происходит не только за счет непосредственного изъятия питательных веществ, но

и, как уже отмечали, за счет выделения ими продуктов метаболизма, часто токсичных для организма хозяина. В ответ на поступление чужеродного материала в крови увеличивается содержание защитных соединений белковой природы, чем, по-видимому, и объясняется превышение по сравнению со здоровыми рыбами уровня общего белка в сыворотке крови (Lapirova, Zabotkina, 2018).

В то же время, присутствие паразитов в кровяном русле способно вызывать в тканях печени патологические процессы, в том числе дегенеративные и инфильтрационные изменения гепатоцитов (Osman et al., 2009). Происходящие в результате этого нарушения функционирования органа приводят к снижению протеосинтеза.

Один из путей нейтрализации чужеродного антигенного материала в организме животных и человека – связывание его неспецифическими антителами в кровеносном русле. Образовавшиеся ИК (антиген–антитело) поступают в органы, богатые клетками ретикулоэндотелиальной системы, для окончательной элиминации (Логинов и др., 1999). У рыб этот процесс осуществляется в случае растворимых ИК в селезенке и почках, нерастворимых – Купферовскими клетками и частично эндотелиальными – в печени (Dalmo et al., 1997; Nair et al., 2003; Parker, Picut, 2005).

Полученные данные показали превышение содержания ИК в печени инфицированных рыб на 44% по сравнению с неинфицированными. В отличие от концентрации общего белка, рост уровня ИК отмечен в сыворотке крови (Lapirova, Zabotkina, 2018) и печени зараженных рыб. Возрастание показателя вдвое в сыворотке крови у инфицированных рыб свидетельствует об активно протекающих процессах нейтрализации продуктов обмена паразита в кровяном русле. Отсутствие достоверных различий по содержанию ИК в печени зараженных и здоровых рыб может указывать либо на преимущественное образование в периферической крови растворимых ИК, либо на то, что орган успешно справляется с антигенной нагрузкой и в нем не происходит избыточного их накопления, приводящего к серьезным патологиям. Однако общая картина иммунокомплексного процесса позволяет считать более вероятным именно соответствие антигенной нагрузки и потенциала иммунной системы рыб-хозяев в условиях невысокого уровня паразитемии.

Сведения о действии трипаносом на содержание гликогена у рыб немногочисленны. Однако в литературе приводятся данные об исследовании реакции показателя на инвазию криптобиями. Криптобии и трипаносомы близки в систематическом плане, обладают большим сходством в строении, способе существования, процессе размножения, а также механизме развития анемии и противопаразитарного иммунитета у рыб-хозяев (Хайбулаев, Гусейнов, 1985; Evans, Gratzek, 1989; Woo, 2001). Это позволяет предположить сходство и в динамике уровня гликогена при заражении данными простейшими.

На основе исследования Лоу-Джинде (Lowe-Jinde, 1980) выявлено, что при экспериментальном заражении радужной форели криптобиями из всех изученных органов (печени, мышцах и сердца), наиболее выраженные колебания уровня гликогена отмечены в тканях печени. Через 7 сут после инокуляции содержание гликогена в органе резко упало и далее достигло минимальных значений (~20% контроля). Однако уже к седьмой неделе наблюдений различия по этому показателю между зараженными и здоровыми рыбами в значительной мере сгладились. В эти сроки также отмечена общая тенденция к восстановлению нормального состояния рыб, в том числе, снижение клинических признаков – анемии и отеков, что, по мнению Лоу-Джинде, соответствовало хронической стадии заболевания с низким уровнем заражения (Lowe-Jinde, 1980).

Наиболее вероятно, что в нашем случае динамика изменений показателя носила сходный характер, т.е. на начальном этапе заражения (в острую фазу заболевания) произошло значительное падение уровня гликогена. На момент отбора материала концентрация гликогена у зараженных рыб была значительно ниже, чем у здоровых, но разница статистически недостоверна. На постепенное возвращение показателя к норме на фоне снижения количества паразитов указывают и небольшие различия между исследованными группами рыб по уровню гликемии.

Для более четкого понимания полученной нами клинической картины в целом следует более детально рассмотреть процесс заражения рыб трипаносомами. Как уже упоминали, их переносчиками служат пиявки. Показано, что трипаносомы узко специфичны к пиявкам при отсутствии специфичности к рыбам-хозяевам (Хайбулаев, 1970). Почти все стадии жизненного цикла трипаносомы проходят в пиявке, в рыбе они живут лишь какое-то время и завершают его (Голицына, 1985; Хайбулаев, Гусейнов, 1985). Размножение паразитов также происходит в пиявках (Hayes et al., 2014; Lemos et al., 2015). Присасывание пиявки к лещу происходит, как правило, во время зимовки и нереста рыб, когда они малоподвижны. В период острой фазы заболевания, приходящейся на весну – начало лета, возможна гибель некоторого количества рыб с наиболее выраженными симптомами. У выживших особей болезнь переходит в хроническую стадию, количество возбудителей постоянно снижается, и к концу нагульного периода состояние рыб постепенно возвращается к норме.

Выводы. Установлено, что, осуществляя функцию регуляции пластического и энергетического обмена, а также детоксикационную функцию, печень активно участвует в реакции организма леща на заражение трипаносомами. Рассматривая полученную клиническую картину в целом, и учитывая особенности жизненного цикла паразитов, можно заключить, что на начальных этапах заражения (в острую фазу заболевания), происходит нарушение процессов протеосинтеза, снижение энергетических ресурсов, активизация механизмов нейтрализации чужеродного антигенного материала. В дальнейшем, по мере уменьшения количества паразитов в кровотоке, снижается выраженность признаков заболевания, наступает адаптационная фаза, а к концу нагульного периода – восстановительная, что позволит рыбам благополучно пройти зимовку.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Г.Х. Щербине (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за ценные сведения об особенностях образа жизни леща.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Физиолого-биохимические и иммунологические реакции гидробионтов под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды” № АААА-А18-118012690123-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голицына Н.Б. 1985. Трипаносомы рыб // Экология паразитических организмов. Петрозаводск: Изд-во Карельского филиала АН СССР. С. 33.

Гриневич Ю.А., Алферов А.Н. 1981. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных // Лаб. дело. № 8. С. 493.

Дебольский В.К., Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б. и др. 2010. Современная гидрологическая характеристика реки Волга и ее водохранилищ // Вода: химия и экология. № 11(29). С. 2.

Лазарева Г.А. 2016. Оценка качества вод Угличского водохранилища по интегральным гидрохимическим показателям // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. № 2. С. 158. https://doi.org/ (*Lazareva G.A.* Estimation of water quality of Uglichsky reservoir by integrated hydrochemical factors // Bulletin of Moscow State Regional University. Series: Natural Sciences. 2016. № 2. P. 158–164. https://doi.org/10.18384/2310-7189-2016-2-158-164).

Логинов С.И., Смирнов П.Н., Трунов А.Н. 1999. Иммунные комплексы у животных и человека: норма и патология. Новосибирск: Изд-во СО РАСХН.

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

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Ложкина Р.А. 2021. Современное трофическое состояние бентали Иваньковского и Угличского водохранилищ по содержанию осадочных пигментов // Биология внутр. вод. № 2. С. 159. https://doi.org/10.31857/S0320965221020145

Хайбулаев К.Х. 1970. О роли пиявок в жизненном цикле кровепаразитов рыб // Паразитология. Т. 4. Вып. 1. С. 13.

Хайбулаев К.Х., Гусейнов М.А. 1985. Изучение развития трипаносом (*Trypanosoma*) и криптобий (*Cryptobia*) карпа и линя в пиявке *Piscicola geometra* // Паразитология. Т. 19. Вып. 1. С. 75.

Bienek D.R., Plouffe D.A., Wiegertjes G.F. et al. 2002. Immunization of goldfish with excretory/secretory molecules of *Trypanosoma danilewskyi* confers protection against infection // Dev. Comp. Immunol. V. 26(7). P. 649. https://doi.org/10.1016/S0145-305X(02)00018-6

Clauss T.M., Dove A.D.M., Arnold J.E. 2008. Hematologic Disorders of Fish // Veterinary Clinics: Exotic Animal Practice. V. 11. P. 445. https://doi.org/10.1016/j.cvex.2008.03.007

Cooper C., Clode P.L., Peacock C. et al. 2017. Host–Parasite Relationships and Life Histories of Trypanosomes in Australia (Chapter Two) // Advances in Parasitology. V. 97. P. 47. https://doi.org/10.1016/bs.apar.2016.06.001

Dalmo R.A., Ingerbrigtsen K., Bogwald J. 1997. Non-specific defense mechanism in fish with special reference to the reticuloendothelial system (RES) // J. Fish Dis. V. 20. P. 241.

Evans D.L., Gratzek J.B. 1989. Immune Defense Mechanisms in Fish to Protozoan and Helminth Infections // Amer. Zool. V. 29. P. 409.

Grybchuk-Ieremenko A., Losev A., Kostygov A.Yu. et al. 2014. High prevalence of trypanosome co-infections in freshwater fishes // Folia Parasitol. V. 61(6). P. 495. https://doi.org/10.14411/fp.2014.064

Gupta N., Gupta D.K. 2012. Erythropenia in piscine trypanosomiasis // Trends in Parasitol. V. 1. P. 1.

Hayes P.M., Lawton S.P., Smit N.J. et al. 2014. Morphological and molecular characterization of a marine fish trypanosome from South Africa, including its development in a leech vector // Parasites & Vectors. V. 7(50). https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-50

Lapirova T.B., Zabotkina E.A. 2018. Effect of trypanosomiasis on hematologic characteristics of bream (*Abramis brama*) // Regul. Mech. Biosyst. V. 8(3). P. 309. https://doi.org/10.15421/021845

Lemos M., Fermino B.R., Simas-Rodrigues C. et al. 2015. Phylogenetic and morphological characterization of trypanosomes from Brazilian armoured catfishes and leeches reveal high species diversity, mixed infections and a new fish trypanosome species // Parasites & Vectors. V. 8(573). https://doi.org/10.1186/s13071-015-1193-7

Lowe-Jinde L. 1980. Observations of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, infected with *Cryptobia salmostica* // J. Fish Biol. V. 17. P. 23. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02739.x

Mehlhorn H. 2015. Trypanosoma Species of Fish // Encyclopedia of Parasitol. https://doi.org/10.1007/978-3-642-27769-6_4440-1

Minhorst A., Liebezeit G. 2003. Determination of Glycogen in Tissues of the Blue Mussel *Mytilus edulis* L. // Senckenbergiana maritima. V. 32. № 1–2. P. 191.

Morrison L.J., McLellan S., Sweeney L. et al. 2010. Role for parasite genetic diversity in differential host responses to *Trypanosoma brucei* infection // Infect. Immun. V. 78. P. 1096. https://doi.org/10.1128/IAI.00943-09

Nair R.M., George K.C., Sanil N.K., Sobhana K.S. 2003. Reticuloendothelial system of defense in *Oreochromis mossambicus* (Peters) // Indian J. Fish. V. 50. № 2. P. 139.

Nordlie R.C., Foster J.D., Lange A.J. 1999. Regulation of glucose production by the liver // Ann. Rev. Nutrition. V. 19. P. 379. https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.19.1.379

Olsen O.W. 1986. Animal Parasites: Their Life Cycles and Ecology. Baltimor: University Park Press.

Osman H.A.M., Fadel N.G., Ali A.T. 2009. Biochemical and histopathological alterations in catfish, *Clarias gariepinus,* infected with trypanosomiasis with special reference to immunization // J. Egypt. Com. Path. Clinic. Path. V. 22. P. 164.

Overath P., Haag J., Mameza M. G., Lischke A. 1999. Freshwater fish trypanosomes: definition of two types, host control by antibodies and lack of antigenic variation // Parasitol. V. 119. Pt. 6. P. 591. https://doi.org/10.1017/s0031182099005089

Parker G.A., Picut C.A. 2005. Liver Immunobiology // Toxicol. Pathol. V. 33. P. 52. https://doi.org/10.1080/01926230590522365

Saleh M.A., Al-Salahy M.B., Sanousi S.A. 2009. Oxidative stress in blood of camels (*Camelus dromedaries*) naturally infected with *Trypanosoma evansi* // Vet. Parasitol. V. 162. P. 192.

Sazmand A., Rasooli A., Nouri M. et al. 2011. Serobiochemical alterations in subclinically affected dromedary camels with *Trypanosoma evansi* in Iran // Pakistan Vet. J. V. 31(3). P. 223.

Shahi N., Yousuf A.R., Rather M.I. et al. 2013. First report of blood parasites in fishes from Kashmir and their effect on the haematological profile // Open Vet. J. V. 3(2). P. 89.

Takeet M.I., Fagbemi B.O. 2009. Haematological, pathological and plasma biochemical changes in rabbits experimentally infected with *Trypanosoma congolense* // Science World Journal. V. 4(2). P. 29.

Wang M., Yan S., Wang Yu et al. 2015. Occurrence of trypanosomiasis in net cage cultured groupers (*Cromileptes altivelis* and *Epinephelus fuscoguttatus*) in Nanshan port of Sanya, Hainan province, China // Aquacult. Res. V. 46(5). P. 1039. https://doi.org/10.1111/are.12261

Woo P.T.K. 2001. Cryptobiosis and its control in North American fishes // Int. J. Parasitol. V. 31. P. 566. https://doi.org/10.1016/S0020-7519(01)00169-2

Active Participation of the Liver in the Reaction of the Organism of the Bream *Abramis brama* to Infection with Trypanosomes

T. B. Lapirova*

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

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

The data of the liver tissue biochemical analysis of the bream infected with trypanosomes from the Uglich Reservoir are presented. It was found that the presence of parasites caused shifts in all the studied parameters: the concentration of total protein, immune complexes, glucose and glycogen compared to control fish. At the same time, the revealed differences were not statistically significant. In general, the nature of the changes indicates a slight decrease in the plastic and energy resources of the host fish, as well as, indirectly, an increase in the antigenic load. The general clinical picture at the time of selection is typical for the chronic stage of the disease in conditions of a low level of parasitemia. The results indicate the active participation of the liver in the reaction of fish to the introduction of the parasite.

Keywords: bream (*Abramis brama*), Uglich Reservoir, trypanosomiasis, liver, protein, immune complexes, glucose, glycogen