СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2021

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Мускулатура тела и особенности фиксации *Deropristis hispida* (Trematoda, Deropristidae)

М. В. Ястребов, И. В. Ястребова, Д. И. Смирнова 439

Таксономический состав чешуйчатых золотистых водорослей в горном тропическом водохранилище, Вьетнам

Доан-Нё Хай, Чан-Тхи Тинь, Е. С. Гусев, М. С. Куликовский, Фан-Тан Луом, Нгуен-Нгок Лам 449

Гетеротрофные жгутиконосцы болот Северного Кавказа

К. И. Прокина, Д. А. Филиппов 450

Два новых вида отряда Monhysterida Filipjev, 1929 (Nematoda) из устья р. Ак во Вьетнаме

В. Г. Гагарин, Нгуен Динь Ты 451

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Эпибионтные водоросли гребешка и устрицы в прибрежных водах Южного Приморья

И. Р. Левенец, Е. Б. Лебедев, А. Ю. Баранов 452

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Развитие сообществ обрастания на антропогенных поверхностях в прибрежных водах Черного моря

Л. Л. Смирнова, А. А. Кошкаров, О. С. Сизова 461

Особенности распределения зоопланктона в зоне влияния притоков водохранилищ Средней Волги

В. Н. Подшивалина 472

Основные классы реофильных сообществ макробеспозвоночных и их региональная изменчивость в Евразии

М. В. Чертопруд 481

Структура макрозообентоса пойменных озер в условиях разной продолжительности весеннего половодья

А. А. Прокин, Д. Г. Селезнев 501

Факторы окружающей среды, влияющие на распространение личинок ручейников (Trichoptera) в горных ручьях Северо-Восточной Турции

Пинар Экинген, Нильгюн Казанджи 510

Ихтиология

Сравнительный анализ пищевого спектра леща *Abramis brama* L. (Cyprinidae, Pisces) на разнотипных участках Рыбинского водохранилища

Г. Х. Щербина 511

Спектр питания, трофические и размерно-массовые характеристики чужеродных кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) Вьетнама

И. А. Столбунов, В. А. Гусаков, Чан Дык Зьен, Нгуен Тхи Хай Тхань 518

Экологическая физиология и гидрохимия гидробионтов

Нарушения в структуре тканей мышц и печени амурского осетра *Acipenser schrenckii* и калуги *Huso dauricus* (Acipenseridae)

В. Н. Кошелев, Г. И. Рубан 527

Краткие сообщения

Первые сведения о фауне турбеллярий (Turbellaria) Угличского водохранилища

Е. М. Коргина 537

Обнаружение длиннохвостого бычка Книповича *Knipowitschia longecaudata* (Actinopterygii: Gobiidae) в верхнем течении незарегулированного участка р. Волги

Ю. В. Кодухова, Д. П. Карабанов 538

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 439–448

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 576.895.122

МУСКУЛАТУРА ТЕЛА И ОСОБЕННОСТИ ФИКСАЦИИ *Deropristis hispida* (Trematoda, Deropristidae)

© 2021 г. М. В. Ястребов[a], *, И. В. Ястребова[a], Д. И. Смирнова[a]

[a]*Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия*

**e-mail: mvy@uniyar.ac.ru*

Поступила в редакцию 18.01.2021 г.
После доработки 02.02.2021 г.
Принята к публикации 12.02.2021 г.

Описаны внешнее строение, покровы и паренхимная мускулатура *Deropristis hispida*. Локомоторный отдел тела представляет собой комплекс прикрепительных структур, включающий присоски, дорсальный горб, вентральную впадину сложной конфигурации и мощное вооружение, наиболее крупное на дорсальном горбе и на боковых сторонах тела. Мышечные слои покровов тонкие, диагональный слой частично редуцирован. Паренхимная мускулатура представлена дорсо-вентральными, хордальными и продольными мышцами, развитыми в основном в локомоторном отделе тела, а также немногочисленными волокнами, соединяющими дорсальную и латеральные стороны ротовой присоски с покровами. В передней трети полового отдела тела терминальные части половых протоков окружены редковолокнистым мышечным плексусом из хордальных и дорсо-вентральных мышц. Предполагается, что мелкие присоски не играют доминирующей роли в фиксации *D. hispida*. Их относительная слабость компенсируется прикреплением с помощью вооружения и вентральной впадины. Гельминт сохраняет локализацию в большей степени прикреплением, чем передвижением.

Ключевые слова: Trematoda, *Deropristis hispida*, мускулатура тела

DOI: 10.31857/S032096522104015X

ВВЕДЕНИЕ

Большинство видов кишечных трематод относится к реофильным гельминтам, поскольку они живут в потоке веществ, находясь под угрозой утраты локализации. Обычно они сохраняют локализацию с помощью активной фиксации, которая требует мышечных усилий. Усилия расходуются на прикрепление и передвижение, используемые в разных пропорциях (Ошмарин, 1959, 1960). Различные способы сохранения локализации отчетливо проявляются во внешнем строении трематод. Самый распространенный способ – дифференцировка тела на локомоторный и половой отделы, в первом из которых сконцентрированы структуры, обеспечивающие прикрепление и передвижение гельминтов (Oshmarin, 1958). Данная эволюционно первичная дифференцировка существует в огромном разнообразии вариантов, отличающихся друг от друга относительным размером и формой отделов тела, а также набором, топографией и строением органов прикрепления. При этом крайне мало известно об одном их ключевых элементов дифференцировки тела трематод – архитектонике соматической мускулатуры.

Deropristis hispida отличается как резко выраженной дифференцировкой тела, так и весьма своеобразным строением его локомоторного отдела. Упомянутое своеобразие представляет интерес возможной архаичностью. Семейство Deropristidae включает всего три рода и является уникальной древней группой паразитов пищеварительного тракта осетровых рыб, эволюционно связанной со своими хозяевами (Choudhury, Dick, 1998). Как и осетровые, семейство находится под угрозой исчезновения, и потому требует особого внимания.

Цель настоящей работы – изучить пространственное распределение мышечных элементов в теле трематоды *Deropristis hispida* (Abildgaard in Rudolphi, 1819), паразитирующей в пищеводе и кишечнике русского и атлантического осетров, севрюги, стерляди, шипа и белуги (Скрябина, 1974).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили мариты трематоды *Deropristis hispida* из кишечника севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771), добытой в дельте р. Волги в 1970 г. Для изучения взяты половозрелые экземпляры, фиксированные 75%-ным этанолом. Тотальные препараты окрашены уксуснокислым кармином. Анатомия марит изучена под свето-

вым микроскопом Axioscop 40L (Carl Zeiss, Германия) по полным сериям парафиновых срезов толщиной 7 мкм, изготовленных по стандартной методике и окрашенных методом Маллори. Было изучено три серии срезов в сагиттальной проекции и пять – в поперечной. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА–4 ("Прогресс", СССР), промеры – с использованием программы анализа изображений AxioVision 4.8.2 (Carl Zeiss, Германия).

Размерные показатели частей тела приведены в миллиметрах, аналогичные показатели мышц и шипов – в микрометрах. Для присосок указаны длина по оси симметрии и диаметр, для шипов – длина и ширина в основании. При измерении диаметров волокон в мышечных слоях первый диаметр (вертикальный) перпендикулярен базальной пластинке, вдоль которой идет волокно, второй (горизонтальный) параллелен ей. Если первый диаметр больше второго, форма поперечного сечения мышечного элемента именуется овальной, если наоборот – поперечно-овальной, при равенстве диаметров – округлой. Расстояние между соседними мышцами слоя приводится в относительных величинах – в их горизонтальных диаметрах. По вертикальным диаметрам оценивается толщина слоя. Для мышечных элементов, расположенных неперпендикулярно плоскости среза, указана толщина, измеренная в одной плоскости.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Deropristis hispida – трематоды с удлиненным телом (у изученных экземпляров 8–9 мм), дифференцированным на локомоторный и половой отделы (рис. 1). Первый из них длиной 1–1.4 мм заканчивается у заднего края брюшной присоски. Часть данного отдела впереди брюшной присоски у фиксированных особей нередко загнута на спинную сторону почти под прямым углом. Обе присоски мелкие: ротовая 0.10–0.11 × 0.07–0.09, брюшная 0.1–0.11 × 0.13–0.14 мм. Устье ротовой присоски субтерминальное, брюшной – вентральное. Тело между присосками образует неглубокую вентральную впадину сложной конфигурации (рис. 1в). Передняя часть впадины на узкой головной части тела имеет вид продольной щели, начинающейся позади ротовой присоски. В районе центральной части впадины тело обретает форму диска шириной 0.41–0.42 мм, что почти в полтора раза больше ширины полового отдела тела. На данном участке тело несет невысокий дорсальный горб в форме усеченного конуса (рис. 1б). Задняя часть впадины в виде широкого канала доходит до переднего края брюшной присоски.

Покровы тела тонкие (рис. 2). В наружной пластинке тегумента находятся элементы вооружения, расположенные в шахматном порядке. Их форма и размер варьируют на разных участках тела. На уровне ротовой присоски шипы мелкие, игольчатые, слегка загнутые назад, размером 2.8 × 0.6 мкм. Позади ротовой присоски, в пределах локомоторного отдела тела шипы в основном конические, размером 7.8 × 1.9 мкм. Сравнительно немногочисленные шипы максимального размера (45.8–55.0 × 15.5–17.9 мкм) находятся на боковых сторонах тела в самой широкой части локомоторного отдела, а также на дорсальном горбе, где они единичны. На тотальных препаратах всегда отчетливо видны семь-восемь крупных латеральных шипов на каждой стороне тела, хотя не исключено, что их число больше. В передней половине полового отдела тела элементы вооружения со слегка закругленными вершинами, размером 8.4 × 2.8 мкм. В задней половине данного отдела они вновь становятся остроконечными, сильно разреживаются и постепенно уменьшаются в направлении спереди назад до размеров, указанных для уровня ротовой присоски.

Мускулатура покровов представлена тремя мышечными слоями – кольцевым, продольным и диагональным. В первых двух слоях форма поперечного сечения мышц овальная или округлая, а расстояние между соседними мышцами слоя обычно больше их горизонтального диаметра, в особенности на боковых сторонах тела. Диаметр кольцевых мышц в локомоторном отделе тела 1.4–2.8 × 1.4–2.5, в передней половине полового отдела – 1.4–2.8 × 0.8–2.2, в его задней половине – 0.8–1.4 × 0.7–1.1 мкм. Для продольных мышц аналогичные показатели составляют 2.8–5.6 × × 2.2–3.4, 1.7–3.4 × 1.7–3.1 и 1.4–2.8 × 1.0–2.8 мкм. Диагональные мышцы пересекаются под прямым углом. Они очень редкие, толщиной <1 мкм и потому обнаруживаются с трудом, хотя имеются по всей длине тела.

Паренхимная мускулатура включает четыре группы мышц. Продольные паренхимные мышцы иногда представлены отдельными волокнами диаметром 1.1–1.7, но чаще мышечными пучками, диаметр которых варьирует в пределах 8.4–11.2 мкм (рис. 3–5). В локомоторном отделе тела они распределены в паренхиме диффузно, на уровне кишечных ветвей – в основном экстерцекально. Самые передние точки их крепления – покровы по бокам и дорсально от ротовой присоски. Часть обсуждаемых мышц, расположенная дорсально вблизи плоскости симметрии тела, заканчивается у оснований шипов дорсального горба. Кроме того, в боковых участках дисковидного расширения локомоторного отдела тела имеются мышечные элементы, которые соединяют переднюю и заднюю стороны диска. Позади бифуркации кишечника число продольных паренхимных мышц постепенно убывает в направлении спереди назад. В передней трети полового отдела тела

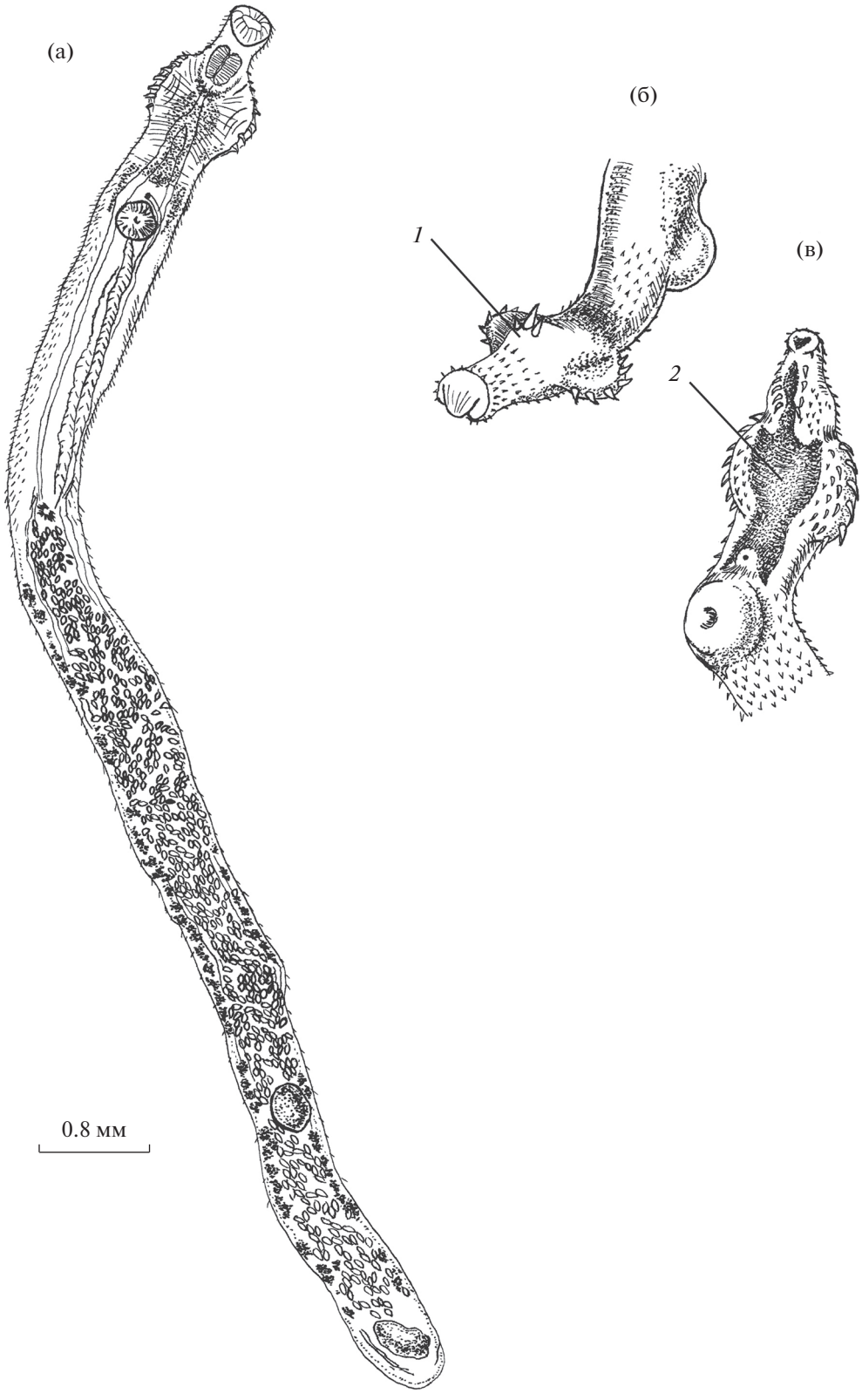


Рис. 1. *Deropristis hispida*: а – общий вид, б, в – немасштабированные схемы строения локомоторного отдела тела со спинной (б) и брюшной (в) сторон. *1* – дорсальный горб, *2* – центральная часть вентральной впадины.

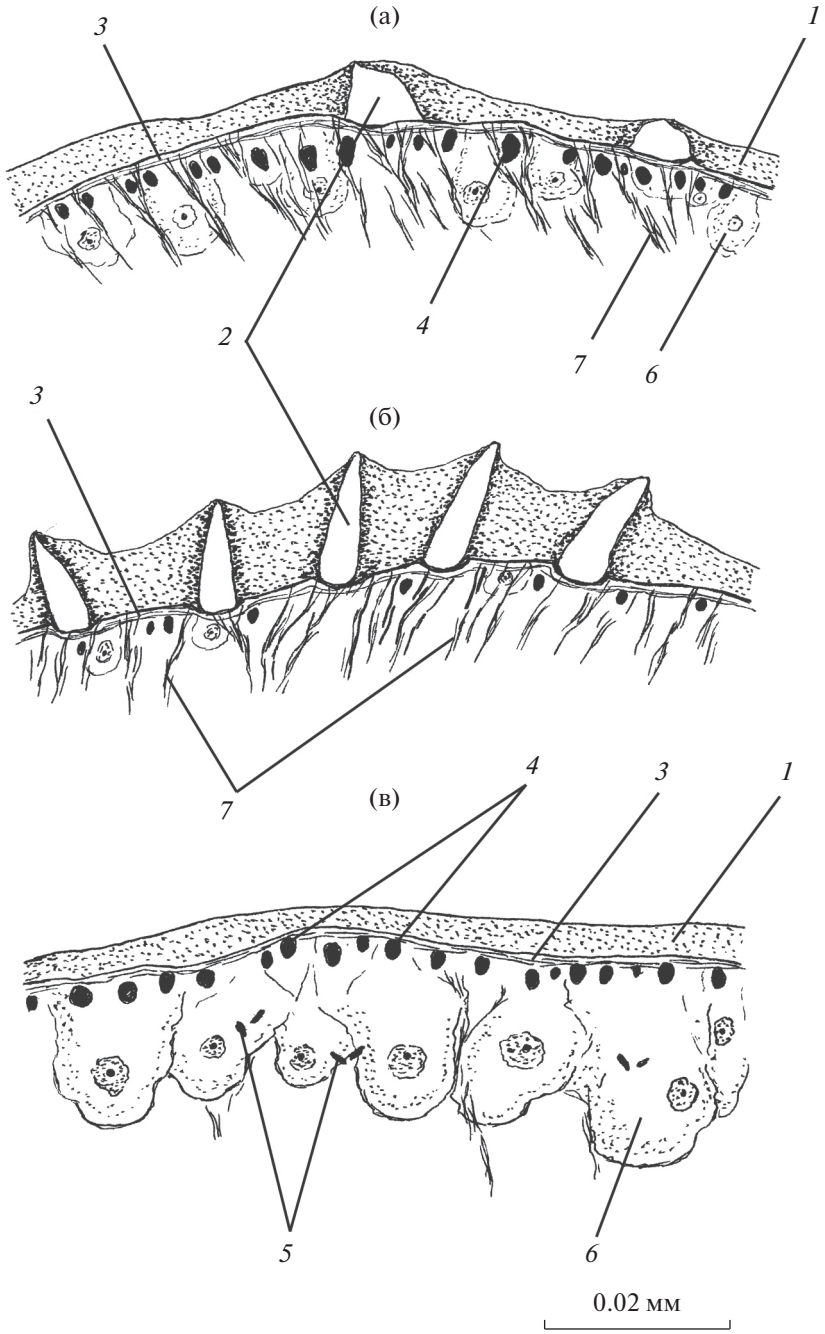


Рис. 2. Покровы *D. hispida* на поперечных срезах тела: спинная (а) и боковая (б) стороны локомоторного отдела и спинная (в) сторона в задней половине полового отдела тела. *1* – наружная пластинка тегумента, *2* – шипы, *3* – кольцевые мышцы, *4* – продольные мышцы, *5* – диагональные мышцы, *6* – цитоны тегумента, *7* – окончания дорсо-вентральных мышц.

данные мышцы формируют довольно регулярный периферический слой, расположенный сразу под стенкой тела, и лишь небольшая часть мышечных элементов рассеяна в паренхиме. Позади этого участка они очень редкие и на уровне яичника уже не прослеживаются.

Хордальные паренхимные мышцы на участке от глотки до брюшной присоски включительно имеют поперечное направление, соединяя боковые стороны тела над и под пищеварительной трубкой (рис. 3–5). Большая часть мышечных элементов диаметром ≤14 мкм сконцентрирована в передней половине названного участка, в основном под кишечником. Концевые ответвления мышц крепятся к покровам у оснований шипов. В передней трети полового отдела тела, до напол-

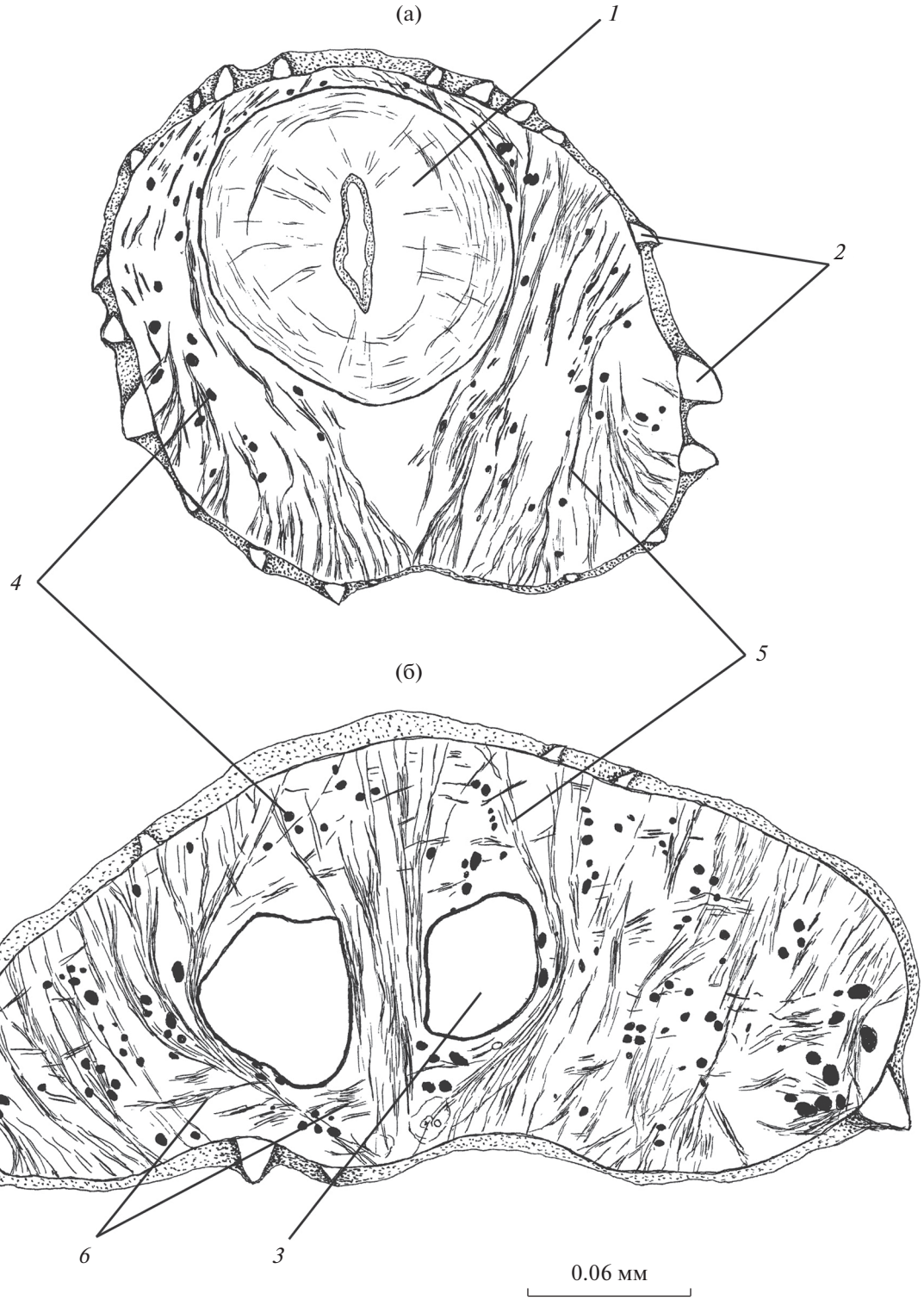


Рис. 3. Паренхимная мускулатура *D. hispida* на поперечных срезах локомоторного отдела тела на уровне глотки (а) и бифуркации кишечника (б). *1* – глотка, *2* – шипы, *3* – ветвь кишечника, *4* – продольные паренхимные мышцы, *5* – дорсо-вентральные мышцы, *6* – хордальные мышцы.

ненных яйцами петель матки толщина нерегулярно расположенных хордальных мышц ≤2 мкм, а их архитектоника усложняется (рис. 4б). Помимо поперечного направления, они располагаются также в латеро-дорсальном и латеро-вентральном направлениях на каждой из боковых сторон тела, формируя в совокупности редковолокнистый мышечный плексус вокруг прямых терминаль-

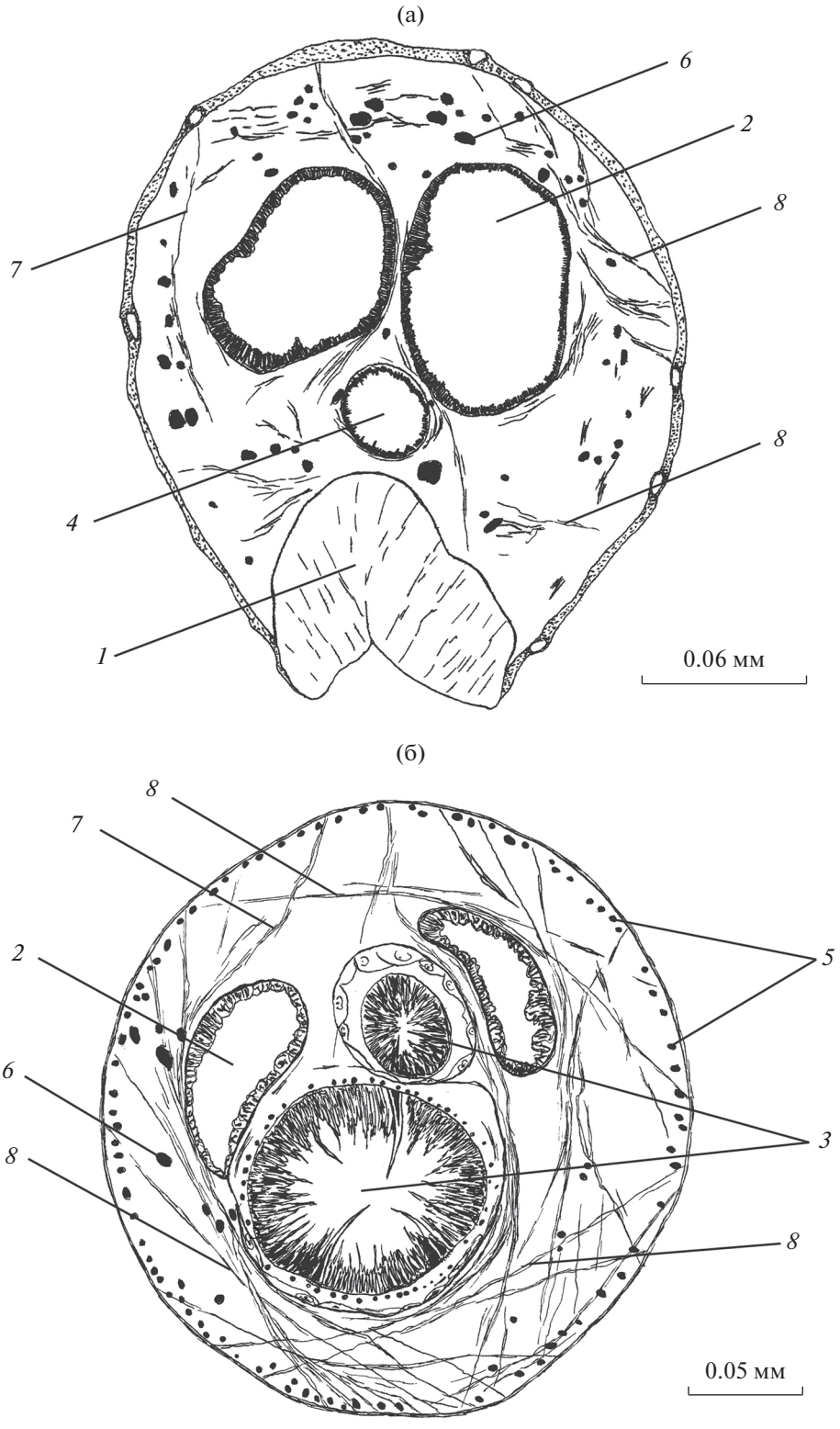


Рис. 4. Паренхимная мускулатура *D. hispida* на поперечных срезах тела: а – на уровне брюшной присоски, б – в передней трети полового отдела тела. *1* – брюшная присоска, *2* – ветвь кишечника, *3* – половые протоки, *4* – половой атриум, *5* – периферический слой продольных паренхимных мышц, *6* – продольные паренхимные мышцы в толще тела, *7* – дорсо-вентральные мышцы, *8* – хордальные мышцы.

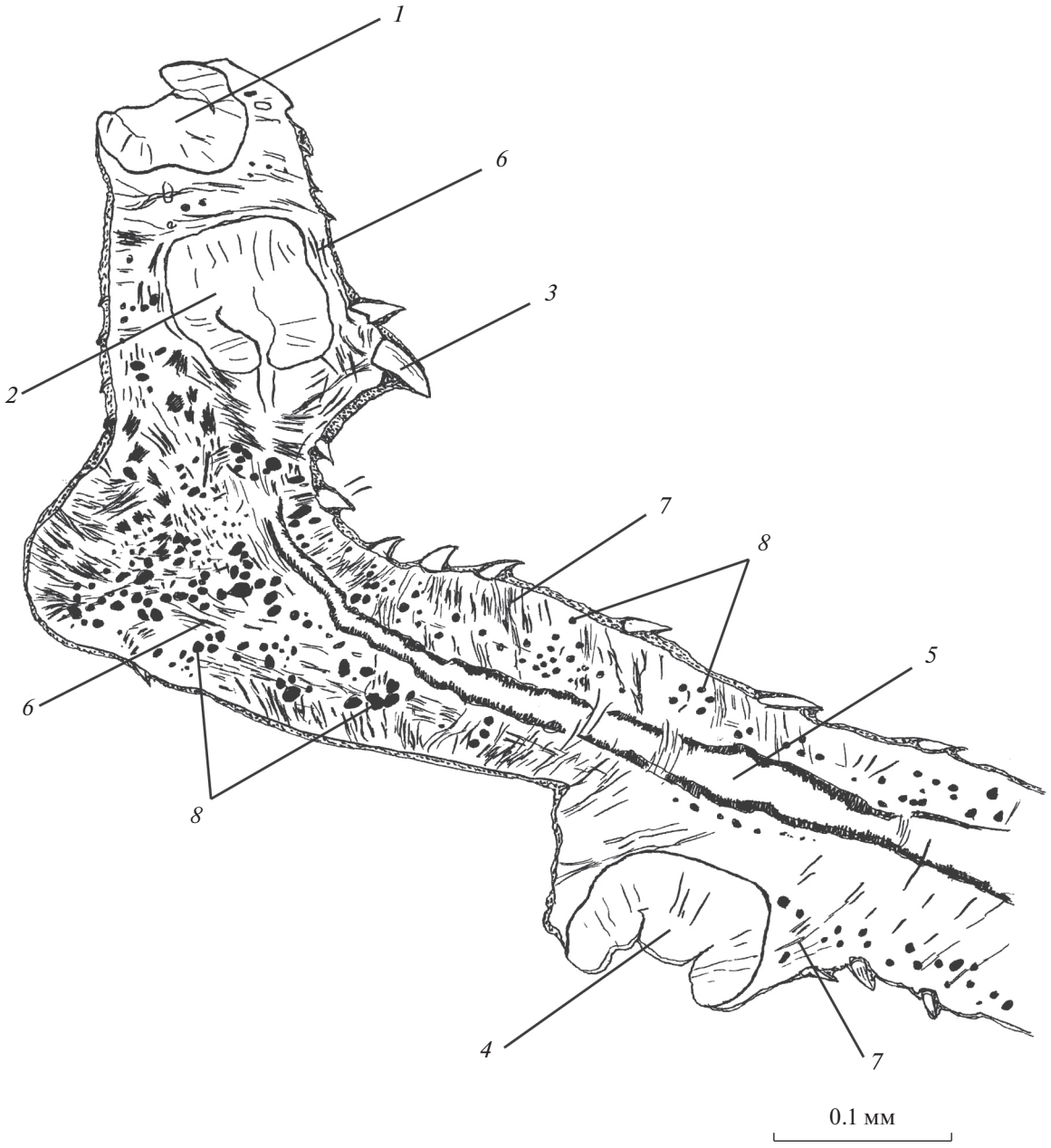


Рис. 5. Паренхимная мускулатура *D. hispida* на сагиттальном срезе локомоторного отдела тела. *1* – ротовая присоска, *2* – глотка, *3* – шип на дорсальном горбе, *4* – брюшная присоска, *5* – ветвь кишечника, *6* – продольные паренхимные мышцы, *7* – дорсо-вентральные мышцы, *8* – хордальные мышцы.

ных частей половых протоков. В двух задних третях полового отдела тела данная группа мышц не обнаружена.

Дорсо-вентральные мышцы хорошо развиты в локомоторном отделе тела, особенно в широкой части вентральной впадины, где их толщина варьирует в пределах 4.2–11.2 мкм (рис. 3). На обоих концах мышц имеются терминальные конусы, достигающие иногда значительных размеров. Мышечные волокна, прилегающие к боковым сторонам ротовой присоски и глотки, заметно изогнуты в латеральных направлениях, поскольку их концы крепятся к покровам вблизи плоскости симметрии тела. Подобным образом они огибают с боков кишечник в районе его бифуркации. В пределах вентральной впадины толщина дорсо-вентральных мышц у боковых сторон тела не уменьшается. Мышцы, расположенные рядом с основаниями крупных латеральных шипов, нередко имеют дугообразный изгиб к плоскости симметрии тела. На уровне брюшной присоски дорсо-вентральные мышцы заметно разрежива-

ются, а их толщина уменьшается до 1.5–1.7 мкм. Часть из них крепится вентральными концами к оболочке присоски. Указанная толщина сохраняется в передней трети полового отдела тела, где дорсо-вентральная мускулатура участвует в формировании упоминавшегося мышечного плексуса вокруг терминальных частей половой системы (рис. 4). В средней трети полового отдела мышцы становятся очень редкими, толщиной ≤1 мкм. Позади яичника они не обнаружены.

Последняя группа паренхимных мышц – это короткие волокна толщиной <1 мкм, которые соединяют дорсальную и боковые стороны ротовой присоски в ее средней части с покровами на спинной стороне тела. От поверхности присоски они расходятся веерообразно в дорсальном и дорсо-латеральных направлениях.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В строении покровов *D. hispida* обращает на себя внимание очень крупный размер элементов вооружения на дорсальном горбе и на боковых сторонах широкой части локомоторного отдела тела. Большие шипы подвергаются опасности выламывания из наружной пластинки тегумента при значительной механической нагрузке. Известно, что у некоторых видов трематод сем. Echinostomatidae опасность нивелируется расположением шипов адорального диска в толще базальной пластинки. При этом подвижность шипов обеспечивается либо паренхимными мышцами, крепящимися к покровам у их основания, либо собственной мускулатурой (Fujino et al., 1994; Ястребов, Ястребова, 2014). У крупных шипов *D. hispida* мы не обнаружено аналогичной оболочки, что косвенно свидетельствует об относительно слабых механических воздействиях. С основаниями шипов топографически связаны точки крепления дорсо-вентральных, хордальных и продольных паренхимных мышц. Их сокращение, несомненно, меняет угол наклона шипов к поверхности тела. Мускулатура покровов, напротив, слабая. Слабость выражается в относительно небольшой толщине всех мышечных слоев. Для кольцевой и продольной мускулатуры ранее отмечалось, что расстояние между соседними волокнами в мышечном слое варьирует у трематод незначительно. Оно редко превышает горизонтальный диаметр волокна и крайне редко достигает двух диаметров (Ястребов и др., 2008), поэтому все мышечные слои покровов *D. hispida* могут быть оценены как разреженные, в особенности диагональный слой, который, на наш взгляд, частично редуцирован.

Продольные паренхимные мышцы, лучше всего развитые в локомоторном отделе тела, имеют разную функциональную нагрузку. Они дополняют собой продольную мускулатуру покровов и укорачивают тело при перемещении гельминта. Помимо этого, мышечные элементы, соединяющие покровы на передней и задней сторонах дисковидного расширения тела, регулируют форму диска, делая его короче и шире. В последнем случае налицо очередной пример конвергентного формирования у трематод коротких продольных мышц, которые стягивают стороны различных фиксаторных структур и вызывают их выступание в том или ином направлении (Ястребов и др., 2020).

Дорсо-вентральные мышцы, расположенные в пределах вентральной впадины, регулируют ее объем, а также высоту дорсального горба. Их мощное развитие и особенности архитектоники однотипны у трематод с вентральной впадиной, функционирующей как большая присоска (MacKinnon, 1982a, 1982b; Ошмарин, Жарикова, 1984). Единственным отличием является то, что латеральные мышечные волокна не уступают в толщине медиальным. По-видимому, мышцы, расположенные у боковых сторон дисковидной части тела, уплощают и расширяют ее, приводя крупные шипы в плотный контакт с субстратом. Позади вентральной впадины их роль в обеспечении двигательной активности гельминта гораздо меньше, на что указывают малая толщина, более редкое расположение и округлая форма поперечного сечения тела.

В локомоторном отделе тела регуляторами формы его дисковидной части, наряду с дорсо-вентральной и продольной паренхимной, служит хордальная мускулатура. Сокращение хордальных мышц, расположенных над пищеварительной трубкой, стягивает боковые стороны отдела, увеличивает высоту дорсального горба, приводя крупные шипы на выступе в контакт с тканями хозяина. Под пищеварительной трубкой хордальных мышц больше. Их сокращение предположительно не только стягивает стороны дисковидного расширения тела, но и сгибает тело на брюшную сторону, увеличивая объем вентральной впадины.

В передней трети полового отдела тела плексус из дорсо-вентральных и разнонаправленных хордальных мышц едва ли связан с процессами прикрепления и перемещения гельминта. Более вероятно, что сокращение компонентов плексуса обеспечивает перемещение половых продуктов и яиц по терминальным частям мужских и женских половых протоков. Периферический слой продольных паренхимных мышц обеспечивает продольное сжатие данного участка тела. Таким образом, архитектоника паренхимной мускулатуры дифференцирует половой отдел тела на две функционально разные части, задняя из которых более пассивна в двигательном плане.

По внешнему строению *D. hispida* сходен с видами трематод, прикрепительные структуры которых сконцентрированы на переднем конце тела. Эти структуры образуют в совокупности компактный комплекс, и его части дополняют друг друга, играя разную роль в обеспечении фиксации гельминтов. Как следствие, достигается весьма прочное прикрепление, а часть тела позади прикрепительного комплекса становится относительно длинной (Ошмарин, Егорова, 1978). Подобное строение имеют, например, трематоды некоторых родов сем. Echinostomatidae (*Patagifer*, *Hypoderaeum*, *Nephrostomum*). У представителей родов *Patagifer* и *Hypoderaeum* комплекс включает в себя присоски, вентральную впадину, адоральный диск и мелкие шипы покровов между присосками. У трематод рода *Nephrostomum* последний компонент отсутствует. В аналогичный комплекс *D. hispida* входят присоски, дорсальный горб, вентральная впадина и вооружение покровов.

Известно, что в эволюции функций существует явление компенсации. Суть его состоит в перераспределении нагрузки между структурами, обеспечивающими ту или иную функцию. Прогрессивное развитие одних структур компенсирует отставание в развитии других. Компенсирующие структуры не приобретают новых функций, а лишь усиливают имеющиеся (Воронцов, 1967). Так, в родах *Patagifer* и *Nephrostomum* мощное развитие адорального диска компенсирует относительную слабость мелкой ротовой присоски, особенно заметную у второго из названных родов. У трематод рода *Hypoderaeum* характер компенсации иной: ротовая присоска маленькая, адоральный диск частично редуцирован, и особую роль в фиксации гельминтов приобретают глубокая вентральная впадина и мускулистая брюшная присоска, субтерминальное устье которой направлено во впадину.

В случае с *D. hispida* основная фиксаторная нагрузка ложится не на маленькие присоски, а на участок тела между ними. Общее количество, разнообразие и пространственное распределение паренхимных мышц говорят о том, что данный участок может существенно изменять форму. Изменения формы необходимы для обеспечения контакта с тканями хозяина. При этом прикрепление происходит в основном с помощью подвижного вооружения. Его топография, не вполне типичная для трематод, указывает, что с субстратом наиболее надежно сцепляются боковые стороны локомоторного отдела тела и дорсальный горб, где шипы достигают максимальных размеров. Положение горба свидетельствует о глубоком проникновении переднего конца тела между микроворсинками кишечника рыб. Определенную прикрепительную работу выполняет также вентральная впадина. По-видимому, *D. hispida* сохраняет локализацию в основном за счет прикрепления, а возможности перемещения гельминтов ограничены.

Выводы. Морфология *D. hispida* показывает лишь один из множества вариантов приспособления к жизни в пищеварительной трубке позвоночных животных. Различные группы кишечных сосальщиков (Echinostomatidae, Notocotylidae, Strigeidae, Leucochloridiidae, Cladorchidae и многие другие) демонстрируют огромные эволюционные возможности класса Trematoda. На уровне внешнего строения диапазон возможностей известен, а способы организации гельминтов более или менее типизированы. На очереди стоит анатомический уровень исследований, в частности, изучение архитектоники мускулатуры марит. Оно позволит более точно объяснить механизмы функционирования структур, обеспечивающих прикрепление и передвижение этих интересных паразитических червей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет собственных средств авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронцов Н.Н. 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука.

Ошмарин П.Г. 1959. К изучению специфичной экологии гельминтов. Владивосток: Изд-во Дальневост. науч. центра АН СССР.

Ошмарин П.Г. 1960. К понятию “фиксация гельминтов” // Биологические ресурсы Дальнего Востока. Москва: Изд-во АН СССР. С. 182.

Ошмарин П.Г., Егорова М.Н. 1978. Эколого-морфологические типы трематод // Экология гельминтов. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. ун-та. С. 52.

Ошмарин П.Г., Жарикова Т.И. 1984. Новый вид и род трематод *Cortinasoma ocadiae* gen. et sp. nov. (Pronocephalata, Pronocephalidae) – паразит пресноводной черепахи из Вьетнама // Паразиты животных и растений. Владивосток: Изд-во Дальневосточного научн. центра АН СССР. С. 44.

Скрябина Е.С. 1974. Гельминты осетровых рыб (Acipenseridae Bonaparte, 1831). Москва: Наука.

Ястребов М.В., Ястребова И.В. 2014. Мышечная система трематод (строение и возможные пути эволюции). Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Ястребов М.В., Ястребова И.В., Филимонова Л.В. 2008. Об эволюционной пластичности мышечной системы гермафродитного поколения трематод (Plathelminthes, Trematoda) // Тр. Центра паразитологии Ин-та проблем экологии и эволюции РАН. Т. 45. Москва: Наука. С. 184.

Ястребов М.В., Глаголева Е.Н., Ястребова И.В. 2020. Конвергенции в архитектонике мускулатуры трематод и соотношение понятий “конвергенция” и

“параллелизм” // Биология внутр. вод. № 6. С. 528. https://doi.org/10.31857/S0320965220060200

Choudhury A., Dick T. 1998. Systematics of the Dereopristiidae Cable & Hunninen, 1942 (Trematoda) and biogeographical associations with sturgeons (Osteichthyes: Acipenseridae) // Systematic Parasitology. V. 41. P. 21.

Fujino T., Fried B., Hosier D. 1994. The expulsion of *Echinostoma trivolvis* (Trematoda) from ICR mice: extension/retraction mechanisms and ultrastructure of the collar spines // Parasitol. Res. V. 80. P. 581.

MacKinnon B. 1982a. The structure and possible function of the ventral papillae of *Notocotylus triserialis* Diesing, 1839 // Parasitology. V. 84. № 2. P. 313–332.

MacKinnon B. 1982b. The histology, ultrastructure and histochemistry of the ventral surfaces of *Catatropis verrucosa* (Froelich, 1789) Odhner, 1905 and *Paramonostomum alveatum* (Mehlis in Creplin, 1846) Luhe, 1909 (Digenea: Notocotylidae) // Can.J.Zool. V. 60. № 10. P. 2434.

Oshmarin P. 1958. On the differentiation of the body of trematodes into motor and genital parts and on the phylogenetical age of this property // Acta Veterinaria. V. 8. P. 257.

Body Musculature and Fixation Features of *Deropristis hispida* (Trematoda, Dereopristidae)

M. V. Yastrebov[1, *], I. V. Yastrebova[1], and D. I. Smirnova[1]

[1]*Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia*

**e-mail: mvy@uniyar.ac.ru*

The external morphology, body wall and parenchymal musculature of *Deropristis hispida* are described. The locomotor part of the body is a complex of attachment structures, including suckers, a dorsal hump, a ventral cavity of complex configuration and powerful spines. The largest spines are situated on the dorsal hump and on the lateral sides of the body. The muscle layers of the body wall are thin, the diagonal layer is partially reduced. Dorso-ventral, chordal and longitudinal muscles, developed mainly in the locomotor part of the body, as well as a few fibers connecting the dorsal and lateral sides of the oral sucker with the body wall constitute parenchymal musculature. In the anterior third of the body genital part, chordal and dorso-ventral muscles form a sparsely fibrous muscular plexus surrounding the terminal parts of the genital ducts. It is assumed that small suckers do not play a dominant role in the fixation of *D. hispida*. Their relative weakness is compensated by attachment with the spines and ventral cavity. Helminth retains localization to a greater extent by attachment than by movement.

Keywords: Trematoda, *Deropristis hispida*, body musculature

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 449

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 593

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЧЕШУЙЧАТЫХ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ГОРНОМ ТРОПИЧЕСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ, ВЬЕТНАМ[1)]

© 2021 г. Доан-Нё Хай[a], Чан-Тхи Тинь[b], Е. С. Гусев[c, d], М. С. Куликовский[c], Фан-Тан Луом[a], Нгуен-Нгок Лам[a, *]

[a]*Институт океанографии Вьетнамской академии наук и технологий, 01 Кау да, Винь Нгуен, Нячанг, Вьетнам*

[b]*Университет Далат, 01 Фу Донг Тхиен Вьонг, Далат, Лам Донг, Вьетнам*

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

[d]*Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр, Ханой, Вьетнам*

**e-mail: ngoclam-ion@planktonviet.org.vn*

Поступила в редакцию 25.08.2020 г.
После доработки 20.10.2020 г.
Принята к публикации 12.01.2021 г.

Приведены результаты исследований видового состава чешуйчатых золотистых водорослей методами трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии в горном тропическом водохранилище Туйен Лам в провинции Лам Донг (Вьетнам). Ежемесячные исследования проводились в 2014 г. Всего обнаружено 15 видов и разновидностей золотистых водорослей, из них пять таксонов – новые находки для флоры Вьетнама.

Ключевые слова: Mallomonas, Synura, Paraphysomonas, Chrysosphaerella, Spiniferomonas, Юго-Восточная Азия

DOI: 10.31857/S0320965221050089

Taxonomic Composition of Silica-Scaled Chrysophytes in a Tropical Mountain Reservoir, Vietnam

Hai Doan-Nhu[1], Tran Thi Tinh[2], E. S. Gusev[3, 4], M. S. Kulikovskiy[3], Luom Phan-Tan[1], and Lam Nguyen-Ngoc[1, *]

[1]*Institute of Oceanography, Vietnam Academy of Science and Technology, 01 Cau Da, Vinh Nguyen, Nha Trang, Vietnam*

[2]*Da Lat University, 01 Phu Dong Thien Vuong, Da Lat, Lam Dong, Vietnam*

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

[4]*Joint Russian–Vietnamese Tropical Research and Technological Center, Hanoi, Vietnam*

**e-mail: ngoclam-ion@planktonviet.org.vn*

We investigated species composition by mean of electron and light microscopy of monthly samples collected in Tuyen Lam Reservoir, Lam Dong Province, Vietnam in 2014. Among the fifteen taxa of silica-scaled chrysophytes five are new records for Vietnam.

Keywords: Mallomonas, Synura, Paraphysomonas, Chrysosphaerella, Spiniferomonas, Southeast Asia

[1)]Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 5 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 450

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 593.16:556.56(479-924.73)

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ БОЛОТ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА[1)]

© 2021 г. К. И. Прокина[a], *, Д. А. Филиппов[a]

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

**e-mail: kristin892@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.02.2021 г.
После доработки 12.02.2021 г.
Принята к публикации 14.05.2021 г.

Исследованы видовой состав и морфология гетеротрофных жгутиконосцев в разнотипных биотопах болот республик Северная Осетия и Кабардино-Балкария, обнаружено 66 видов и форм. Наиболее часто в исследованных биотопах встречались виды *Neobodo designis*, *Goniomonas truncata*, *Ancyromonas sigmoides*, *Bodo saltans*, *Jenningsia fusiforme* и *Rhynchomonas nasuta*. Высокое видовое разнообразие зафиксировано в выжимках гипновых и сфагновых мхов, при этом наиболее уникальные сообщества жгутиконосцев сформировались в донных осадках. Все выявленные виды являются новыми для Кабардино-Балкарии, 26 видов – новые для Северной Осетии. Исследовано внешнее строение клеток 12 видов: *Salpingoeca angulosa*, *Phalansterium solitarium*, *Protaspa gemmifera*, *Spongomonas uvella*, *Thaumatomastix triangulata*, *Cafeteria ligulifera*, *Paraphysomonas ovalis*, *Arthropyxis annulata*, *Parabodo nitrophilus*, *Petalomonas* aff. *carinata*, *Scytomonas pusilla* и *Sphenomonas teres*. Полученные данные о морфологии изученных видов дополняют наши представления о внутривидовой изменчивости жгутиконосцев.

Ключевые слова: протисты, простейшие, флагелляты, морфология, видовое разнообразие, сфагновые болота, Кабардино-Балкария, Северная Осетия

DOI: 10.31857/S032096522105017X

Heterotrophic Flagellates from Mires of North Caucasus, Russia

K. I. Prokina[1], * and D. A. Philippov[1]

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

**e-mail: kristin892@mail.ru*

Species composition and morphology of heterotrophic flagellates from various mire biotopes of Khabardino-Balkaria and North Ossetia are studied, 66 species and forms are found. The most common species were *Neobodo designis*, *Goniomonas truncata*, *Ancyromonas sigmoides*, *Bodo saltans*, *Jenningsia fusiforme* and *Rhynchomonas nasuta*. High species diversity was recorded in samples from Hypnales and *Sphagnum* mosses, while the most unique communities of flagellates were formed in bottom sediments. All identified species are new for Kabardino-Balkaria, 26 species are new for North Ossetia. The cell morphology of 12 species was investigated: *Salpingoeca angulosa*, *Phalansterium solitarium*, *Protaspa gemmifera*, *Spongomonas uvella*, *Thaumatomastix triangulata*, *Cafeteria ligulifera*, *Paraphysomonas ovalis*, *Arthropyxis annulata*, *Parabodo nitrophilus*, *Petalomonas* aff. *carinata*, *Scytomonas pusilla*, and *Sphenomonas teres*. The obtained data on the morphology of the studied species supplement our knowledge of the intraspecific variability of flagellates.

Keywords: protists, protozoa, cell morphology, species diversity, *Sphagnum* mires, Khabardino-Balkaria, North Ossetia

[1)]Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 5 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 451–451

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132.1

ДВА НОВЫХ ВИДА ОТРЯДА Monhysterida Filipjev, 1929 (Nematoda) ИЗ УСТЬЯ р. АК ВО ВЬЕТНАМЕ[1)]

© 2021 г. В. Г. Гагарин[a], *, Нгуен Динь Ты[b]

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

[b]*Институт экологии, биологических ресурсов и технологий Вьетнамской академии наук, Ханой, Вьетнам*

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

Поступила в редакцию 22.09.2020 г.
После доработки 15.11.2020 г.
Принята к публикации 26.12.2020 г.

В грунте р. Ак обнаружены два новых для науки вида свободноживущих морских нематод, относящихся к отряду Monhysterida. *Amphimonhystrella major* sp. n. по строению спикулярного аппарата близка к *A. parva* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2009, но имеет более длинное тело, более короткий хвост, более длинную стому и более крупные спикулы. *Thalassomonhystera lepta* sp. n. морфологически близка к *T. elegans* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2013, но у нее более короткое тело, гладкая кутикула, иная форма хвоста и более крупные спикулы. Приведена таблица с основными морфологическими признаками самцов валидных видов рода *Amphimonhystrella* и дихотомический ключ для их определения, а также таблица с основными морфологическими признаками самцов семи валидных видов рода *Thalassomonhystera*, обнаруженных в водоемах Вьетнама и дихотомический ключ для определения.

Ключевые слова: Вьетнам, свободноживущие морские нематоды, новые виды, *Amphimonhystrella major* sp. n., *Thalassomonhystera lepta* sp. n.

DOI: 10.31857/S0320965221050065

Two New Species of the Order Monhysterida Filipjev, 1929 (Nematoda) from the Ak River Mouth in Vietnam

V. G. Gagarin[1], * and Nguyen Đình Tứ[2]

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

[2]*Institute of Ecology and Biological Resources, Vietnamese Academy of Sciences, Hanoi, Vietnam*

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

Two new for science species of free-living nematodes of the order Monhysterida have been found in sediments of the Ak River, Vietnam. *Amphimonhystrella major* sp. n. is close to *A. parva* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2009 in the structure of the spicular apparatus but has a longer body, shorter tail, longer stoma, and larger spicules. *Thalassomonhystera lepta* sp. n. is morphologically close to *T. elegans* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2013 but has a shorter body, smooth cuticle, tail of different shape, and larger spicules. The table of the main morphometric characters in males of the valid species of the genus *Amphimonhystrella* and a dichotomous key for their identification and the table of the main morphometric characters in males of seven valid species of the genus *Thalassomonhystera* found in water bodies of Vietnam and a dichotomous key for their identification are presented.

Keywords: Vietnam, marine free-living nematodes, new species, *Amphimonhystrella major* sp. n., *Thalassomonhystera lepta* sp. n.

[1)]Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 5 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 452–460

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 582.261/.279:594.117/.121(265.54)

ЭПИБИОНТНЫЕ ВОДОРОСЛИ ГРЕБЕШКА И УСТРИЦЫ В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

© 2021 г. И. Р. Левенец[a], *, Е. Б. Лебедев[a], А. Ю. Баранов[a]

[a] *Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия*

**e-mail: iralevenetz@rambler.ru*

Поступила в редакцию 04.02.2021 г.
После доработки 18.05.2021 г.
Принята к публикации 20.05.2021 г.

Выявлен состав эпибионтных водорослей четырех видов Bivalvia: приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis*, японского *Azumapecten farreri* и Свифта *Swiftopecten swiftii*, а также тихоокеанской устрицы *Magallana gigas* в прибрежье Южного Приморья. Флора эпибиоза приморского гребешка из 14 районов включает 83 вида (красные – 45, бурые – 16, зеленые – 22), японского гребешка из двух районов – 16 видов (красные – 13, бурые – 1, зеленые – 2), гребешка Свифта из одного района – 9 видов (красные – 9), устрицы из трех районов – 32 вида (красные – 20, бурые – 10, зеленые – 2). Rhodophyta лидируют по числу видов в эпибиозах всех видов моллюсков в большинстве районов. Высокое видовое богатство флоры эпибиоза приморского гребешка отмечено в смешанных поселениях в зал. Посьета (44 вида) и донной культуре в прол. Старка (37). В естественных скоплениях при благоприятных условиях (активная гидродинамика и низкий уровень загрязнения вод, незначительное заиление грунта) в одном районе встречается 21–25 видов водорослей, при неблагоприятных – 6–12. Естественные поселения двух других видов гребешка характеризуются еще большим доминированием Rhodophyta по количеству видов. Виды рода *Codium* (Chlorophyta) доминируют по биомассе в природных эпибиозах приморского и японского гребешка в чистых районах зал. Петра Великого. Флора эпибиоза тихоокеанской устрицы характеризуется преобладанием Phaeophyceae по числу видов и биомассе в культивированных поселениях, и по биомассе – в естественных.

Ключевые слова: эпибиоз, макроводоросли, гребешок, устрица, естественное поселение, культивированное поселение, залив Петра Великого, южное Приморье

DOI: 10.31857/S0320965221050144

ВВЕДЕНИЕ

Макроводоросли обитают в водоемах на самых разнообразных твердых субстратах, в том числе живых, и поверхность раковин моллюсков не является исключением. Вместе с губками, ракообразными и другими беспозвоночными они часто образуют эпибиотические сообщества (Звягинцев, 2005). Эпибиоз – пространственная ассоциация эпи- и базибионтов, имеющая сложную консортивную структуру (Парталы, 2003; Раилкин, 2008; Harder, 2009; Wahl, 2008, 2009). Прикрепляясь к подвижному живому субстрату, например, приморскому гребешку *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857), макроводоросли получают ряд преимуществ: защиту от выедания фитофагами, твердый субстрат, удаленность от илистого грунта, способность перемещаться в другие районы и т.д. (Овсянникова, Левенец, 2003, 2004; Ozolinsh, Kupriyanova, 2000; Cerrano et al., 2006; Álvarez-Cerrillo et al., 2017).

Эпибиозы развиваются на постоянно растущем, но ограниченном по площади субстрате, и могут служить упрощенной моделью эпибентосных сообществ (Турпаева, 1987). Водоросли, поселяясь на ценных промысловых и культивируемых двустворчатых моллюсках, оказывают влияние на состояние моллюска негативно, увеличивая его массу или парусность движения, или позитивно, маскируя его от хищников (Кучерявенко и др., 2006; Габаев, 2013; Vance, 1978). Поэтому установление состава эпибионтов актуально как в теоретическом, так и практическом аспекте.

Макроводоросли как важная часть эпибиотических сообществ, особенно прибрежных, отличаются большим разнообразием и, несомненно, требуют изучения (González et al., 2020). Тем не менее, большинство исследователей эпибиозов моллюсков обычно фокусируют свое внимание на животных и редко указывают Algae в их составе (Денисенко, Савинов, 1984; Rosso, Sanfilippo, 1991; Fuller et al., 1998; Uribe et al., 2001; Cerrano et al., 2006; Schejter, Bremec, 2007; Connelly, Turner, 2009; Schejter et al., 2011, 2014; Carraro et al., 2012; Souto et al., 2012; Antoniadou et al., 2013; Martins

Рис. 1. Карта-схема южного Приморья. Районы исследования: 1 – бухта Сивучья, 2 – бухта Калевала, 3 – бухта Миноносок, 4 – бухта Троицы, 5 – бухта Витязь, 6 – прол. Старка, 7 – бухта Воевода, 8 – бухта Новик, 9 – о. Скребцова, 10 – бухта Горностай, 11 – бухта Подъяпольского, 12 – бухта Тихая Заводь, 13 – бухта Врангеля, 14 – бухта Киевка.

et al., 2014). Между тем, водоросли-эпибионты в Северо-западной Пацифике разнообразны и обильны. Они являются основными компонентами эпибиозов гребешка *M. yessoensis* в Охотском и Японском морях (Силина, 2002; Левенец и др., 2005, 2010; Кучерявенко и др., 2006; Баранов и др., 2013, 2017). Большая парусность Algae способствует перемещению моллюсков течениями и выбросу их на берег под действием штормов (Гайл, 1936; Lutaenko, Levenets, 2015). В то же время водоросли-макрофиты служат подходящим субстратом для оседания спата и, тем самым, способствуют стабильному воспроизводству скоплений Bivalvia.

В прибрежье южного Приморья распространены три промысловых вида гребешка: приморский *M. yessoensis*, японский *Azumapecten farreri* (Jones et Preston, 1904) и Свифта *Swiftopecten swiftii* (Bernardi, 1858) (Lutaenko, Noseworthy, 2012). Приморский гребешок считается основным объектом марикультуры, японский гребешок, гребешок Свифта и тихоокеанская устрица *Magallana gigas* (Thunberg, 1793), – перспективными. Эпибиозы коммерчески важных видов представляют собой одну из серьезных проблем, возникающих при их выращивании (Звягинцев, 2005; Габаев, 2013).

Поскольку эпибиозы одних и тех же видов в разных поселениях различаются, а сведения о водорослях-эпибионтах малочисленны, цель работы – обобщить данные о флоре эпибиоза *Mizuhopecten yessoensis* и установить состав флор эпибиоза *Magallana gigas, Azumapecten farreri* и *Swiftopecten swiftii* в прибрежье Южного Приморья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эпибионтов трех видов гребешка и устрицы, в том числе макроводоросли, изучали в различных поселениях в 14 районах Южного Приморья в период с 1979 по 2017 г. (рис. 1). Обследование поселений четырех видов моллюсков проводили общепринятым водолазным методом на полигонах Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, а также в прибрежной зоне г. Владивостока, Уссурийском и Амурском заливах, заливах Восток, Посьета и Дальневосточном морском заповеднике весной–осенью 2014–2017 гг. Особей гребешков *Azumapecten farreri* и *Swiftopecten swiftii* исследовали в естественных поселениях в бухте Новик, в районе о. Скребцова (Амурский залив) и в бухте Тихая Заводь (зал. Восток). Эпибионтов устрицы *Magallana gigas* изучали у о. Скребцова, в бухте Воевода (Амурский залив), в бухте Троицы (зал. Посьета) и бухте Горностай (Уссурийский залив) в природе и подвесной культуре. Донные плантации *Mizuhopecten yessoensis* обследовали в проливе Старка, подвесные – в бухте Подъяпольского, смешанные – в бухтах Киевка, Миноносок и Воевода по стандартной методике ресурсных исследований (Блинова и др., 2003). Для анализа и сравнения конкретных флор эпибиоза использовали опубликованные данные по другим районам южного Приморья (Левенец и др., 2005, 2010; Баранов и др., 2012, 2013, 2017).

Высоту раковины гребешка и устрицы измеряли штангенциркулем с точностью до 1 мм, массу определяли с точностью до 1 г. Створки раковины обследовали на наличие оброста. Учет эпибионтов, в том числе водорослей, проводили по единой методике (Овсянникова, Левенец, 2003, 2004). Доминантными считали виды, биомасса которых была ≥45% общей фитомассы. Биомасса субдоминантов варьировала от 15 до 30%, характерных видов – от 5 до 10% общей фитомассы. Всего проанализировано 1150 экз. *M. yessoensis*, 20 экз. *Azumapecten farreri*, 10 экз. *Swiftopecten swiftii* и 70 экз. *Magallana gigas*. Названия таксонов приведены в соответствии с современными систематическими представлениями (Guiry, Guiry, 2020).

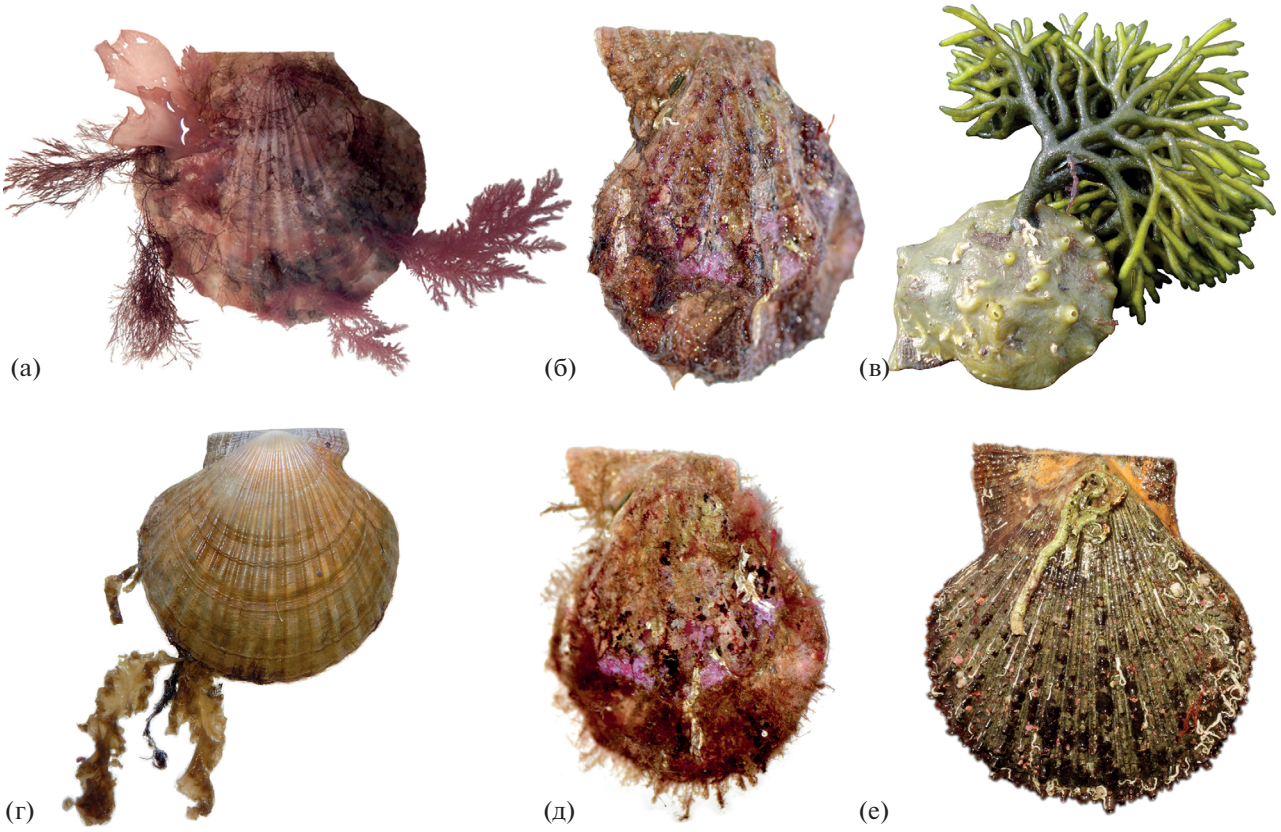


Рис. 2. Водоросли-эпибионты гребешков *Mizuhopecten yessoensis* (а, г), *Swiftopecten swiftii* (б, д) и *Azumapecten farreri* (в, е).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эпибиоз приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis.* В результате систематической обработки материала в различных поселениях гребешка *Mizuhopecten yessoensis* найдено 83 вида водорослей из трех отделов: Rhodophyta (красные) – 45, Chlorophyta (зеленые) – 22, Ochrophyta, Phaeophyceae (бурые) – 16 (рис. 2а, 2г). Количество видов в одном районе варьировало: от 6 (бухта Врангеля) до 25 (бухта Калевала) в естественных популяциях; от 10 (бухта Киевка) до 44 (бухта Миноносок) в смешанных поселениях; от 6 (бухта Сивучья) до 37 (пролив Старка) в культивированных поселениях.

В смешанном поселении 6–9-летнего приморского гребешка в бухте Киевка весной 2014 г. встречено 10 видов Algae, из них красных – 6, зеленых – 2, бурых – 2. Кустистые красные водоросли *Savoiea bipinnata* (Postels et Ruprecht) M.J. Wynne и *Polysiphonia morrowii* Harvey, с биомассой 3–5 г на створку, доминировали во флоре и эпибиозе в целом.

В естественном заиленном поселении в бухте Врангеля, испытывающей значительный антропогенный пресс (Гульбин и др., 2003), водоросли малочисленны (красных – 2 вида, зеленых – 3 и бурых – 1). Руководящими были зеленая пластинчатая *Ulva fenestrata* Postels et Ruprecht и красная *Polysiphonia morrowii*. Доминировали в эпибиозе усоногие раки Cirripedia (Левенец и др., 2005, 2010).

В естественном поселении *Mizuhopecten yessoensis* на сероводородных илах в буте Тихая Заводь осенью 2016 г. эпибиоз обеднен. Его флора включала 12 видов (красных – 7 и зеленых – 5) с низкой биомассой. Обычными были кустистые красные: *Melanothamnus yendoi* (T. Segi) Díaz-Tapia et Maggs, *Ceramium* spp., *Dasya sessilis* Yamada и “нитчатые” (тонкие кустистые) зеленые водоросли: *Cladophora stimpsonii* Harvey и *Ulothrix* spp. В сообществе доминировали животные.

В подвесной культуре в бухте Подъяпольского осенью 2015 г. обнаружено 12 видов Algae (красных – 5, зеленых – 5, бурых – 2) с очень низкой биомассой. На кустистых макроформах: *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux, *Melanothamnus japonicus* (Harvey) Díaz-Tapia et Maggs и *Cladophora stimpsonii* селились микроэпифиты: *Erythrotrichia carnea* (Dillwyn) J. Agardh, *Stylonema alsidii* (Zanardini) Drew, *Colaconema daviesii* (Dillwyn) Stegenga. В эпибиозе доминировали животные.

В естественном поселении вблизи г. Владивостока в восточной части Амурского залива встречен 21 вид Algae (красных – 9, зеленых – 6 и бурых – 6).

Руководящими были бурая пластинчатая *Saccharina japonica* (Areschoug) Lane, Mayes, Druehl et Saunders и красная кустистая *Devaleraea stenogona* (Perestenko) Skriptsova et Kalita. Характерными являлись пластинчатые зеленые *Ulva fenestrata* и *Ulvaria splendens* (Ruprecht) Vinogradova, кустистые красные *Pterothamnion yezoense* (Inagaki) Athanasiadis et Kraft и *Polysiphonia morrowii*. В эпибиозе доминировали животные: Cirripedia и Polychaeta (Левенец и др., 2005, 2010).

В донной культуре в проливе Старка осенью 2014 г. на верхних створках 3–9-летнего гребешка из 37 видов Algae преобладали Rhodophyta – 23 вида. Вклад в эпибиоз Chlorophyta заметен – 11 видов. Кустистые Rhodophyta: *Melanothamnus yendoi, Savoiea bipinnata, Polysiphonia morrowii, Dasysiphonia japonica* (Yendo) H.-S.Kim и *Masudaphycus irregularis* (Yamada) Lindstrom доминировали во флоре и в эпибиозе в целом. Характерно присутствие пластинчатых форм: *Sparlingia pertusa* (Postels et Ruprecht) Saunders, Strachan et Kraft, *Devaleraea stenogona*, *Ulva fenestrata* и *Ulvaria splendens*. Обычны "нитчатки" (*Cladophora stimpsonii*, бурая *Sphacelaria rigidula* Kützing) и микроэпифиты: *Stylonema alsidii* и *Colaconema daviesii*. В донной культуре 1–3-летнего гребешка в бухтах Витязь и Троицы руководящим видом была *Devaleraea stenogona*. Заметен вклад в фитомассу Chlorophyta: пластинчатой *Ulva lactuca* и кустистой *Codium yezoense* (Tokida) Vinogradova (Левенец и др., 2005, 2010).

В смешанном поселении в бухте Воевода (о. Русский, Амурский залив) летом 2014 г. на заиленных верхних створках 3–5-летних гребешков найдено 18 видов (красных – 13, зеленых – 3 и бурых – 2). На них обильно селились микроэпифитные диатомеи. Руководящими в эпибиозе были кустистые красные: *Tichocarpus crinitus* (Gmelin) Ruprecht, *Hyalosiphonia caespitosa* Okamura, *Neorhodomela munita* (Perestenko) Masuda. Характерно присутствие "нитчаток": красных *Polysiphonia morrowii* и *Melanothamnus yendoi*, зеленых *Cladophora stimpsonii*, *Rhizoclonium riparium* Kützing и *Chaetomorpha ligustica* (Kützing) Kützing. Бурые водоросли, пластинчатая *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville и трубчатая *Chorda asiatica* Sasaki et Kawai, отмечены редко и в небольшом количестве. Состав фауны эпибиоза довольно разнообразен (табл. 1).

Объем выборки гребешка в бухте Воевода составил 30 особей: сеяных – 7 и диких – 23. На сеяных гребешках встречено 10 видов: красных – 8, зеленых и бурых – по одному виду. На диких особях отмечено в 1.8 раза больше видов: красных – 13, зеленых – 3, бурых – 2. Наибольшее число видов зарегистрировано на 4-летних сеяных, и диких особях.

В смешанном поселении в бухте Миноносок (залив Посьета) в основном на верхних створках 2–9-летнего гребешка найдено 44 вида (красных – 24, зеленых – 8, бурых – 12). В большом количестве отмечены микроэпифитные диатомеи. Постоянно присутствовали кустистые багрянки *Gelidium vagum* Okamura, *Antithamnion densum* (Suhr) Howe, *Tokidaea corticata* (Tokida) Yoshida, *Polysiphonia morrowii*, *Melanothamnus yendoi*. Руководящими видами флоры были трубчатые и пластинчатые бурые водоросли: *Chorda asiatica*, *Saccharina* spp. и *Punctaria plantaginea*. Характерно присутствие "нитчаток": *Sphacelaria rigidula*, *Cladophora stimpsonii, Rhizoclonium riparium* и *Chaetomorpha linum* (O.F. Müller) Kützing. Доминировали в сообществе животные.

Объем выборки в бухте Миноносок в 2016 г. был 70 особей: сеяных – 9 и диких – 11. На диких особях найдено 10 видов: красных – 6 и зеленых – 4. На сеяных гребешках отмечено в 4.2 раза больше видов Algae, чем на диких. На сеяных 2–4-летних особях число видов достигало 15–16, на 5–6-летних особях – 28, на 7–9-летних – 18.

В естественном поселении в бухте Калевала (Дальневосточный морской заповедник) отмечено 25 видов водорослей (красных – 17, зеленых – 5 и бурых – 3). Доминировал в сообществе *Codium yezoense*. Субдоминантами были *Polysiphonia morrowii, Codium fragile* (Suringar) Hariot и *Ulvaria splendens*, характерными – *Palmaria stenogona* и *Sparlingia pertusa*. В природном эпибиозе в бухте Сивучья (1996–1998 гг.) встречено 22 вида (красных – 13, зеленых – 7 и бурых – 2). Руководящими видами были кустистые *Melanothamnus japonicus, Codium fragile* и пластинчатая *Ulvaria splendens*. В том же районе в смешанном поселении в 1999 г. отмечено 20 видов (красных – 12, зеленых – 7 и бурых – 1). В эпибиозе доминировал *Codium fragile*. Характерными видами в 1996–1999 гг. были *P. morrowii, Ulvaria splendens* и *Cladophora stimpsonii*. В культивированном поселении в 2003–2007 гг. преобладали *Sparlingia pertusa*, *Ulvaria splendens*, *Ulva fenestrata* и *Polysiphonia morrowii*. В естественных и смешанных поселениях *M. yessoensis* в юго-западной части зал. Петра Великого биомасса водорослей, доминировавших в эпибиозе, на порядок превышала таковую животных (Баранов и др., 2013).

Эпибиоз японского гребешка *Azumapecten farreri* **и гребешка Свифта** *Swiftopecten swiftii*. На верхних и нижних створках *S. swiftii* в нетипичном местообитании, на друзах модиолусов, в заиленной бухте Тихая Заводь, отмечены девять видов Algae, все – Rhodophyta (рис. 2б, 2д). Постоянно встречаются кустистые *Dasya sessilis* и *Ptilota filicina* J. Agardh. Характерно присутствие известковой корковой багрянки *Clathromorphum circumscriptum* (Strömfelt) Foslie. Значимую фитомассу создавала только *Dasya sessilis*. Доминантами эпибиоза были мшанки, субдоминантами – водоросли, моллюски и полихеты.

Таблица 1. Таксономическая структура эпибиоза гребешков и устрицы в Южном Приморье

Район	Всего видов Algae	Доля видов, %			Число групп животных в эпибиозе
		бурых	красных	зеленых	
Mizuhopecten yessoensis – приморский гребешок					
1	36	14	61	25	9
2	25	12	68	20	8
3*	15	13	54	33	7
3	44	27	55	18	8
4	13	8	54	38	6
5	11	9	45.5	45.5	6
6	37	8	62	30	8
7	18	11	72	17	8
9	21	28.5	43	28.5	11
11	12	17	41.5	41.5	9
12	12	0	59	41	5
13	6	17	33	50	5
14	10	20	60	20	7
Azumapecten farreri – японский гребешок					
8	8	0	75	25	5
9	10	10	70	20	5
Swiftopecten swiftii – гребешок Свифта					
12	9	0	100	0	5
Magallana gigas – тихоокеанская устрица					
4*	11	58.5	33	8.5	10
9	12	25	75	0	11
10	19	31.5	63	5.5	8

Примечание. Номера районов исследования указаны согласно рис. 1.
* Подвесная культура.

На верхних створках *Azumapecten farreri* в бухте Новик отмечено восемь видов Algae: красных – 6, зеленых – 2 (рис. 2в, 2е). Постоянно на створках встречался только *Gelidium vagum*. Вид *Codium fragile* доминировал в эпибиозе совместно с губками. Вблизи г. Владивостока на обеих створках *Azumapecten farreri* отмечено восемь видов. Бурые представлены пластинчатой *Saccharina cichorioides* (Miyabei) Lane, Mayes, Druehl et Saunders. Из семи видов красных обычной была кустистая *Nienburgella angusta* (A. Zinova) Perestenko. Ее биомасса на нижней створке в семь раз превышала таковую на верхней. Доминировали в эпибиозе губки, водоросли и мшанки. Всего на створках *Azumapecten farreri* в двух естественных поселениях найдено 16 видов водорослей (красных – 13, зеленых – 2, бурых – 1). Руководящими были кустистые формы красных (*Gelidium vagum, Nienburgella angusta*) и зеленых (*Codium fragile*). Характерные виды флоры эпибиоза представляли корковые (*Lithophyllum yessoense* Foslie, *Clathromorphum circumscriptum*) и кустистые (*Melanothamnus yendoi, Ceramium kondoi*, *Lomentaria hakodatensis* Yendo) Rhodophyta.

Эпибиоз тихоокеанской устрицы *Magallana gigas*. На верхних створках вида в культивированных поселениях в бухте Троицы встречено 11 видов Algae (красных – 4, зеленых – 1, бурых – 6). Водоросли появляются в подвесной культуре на коллекторах и в садках в апреле–мае. Общая фитомасса невысока. Руководящие виды бурые *P. plantaginea, S. japonica* и *Desmarestia viridis* (Müller) Lamouroux. На устрицах с коллекторов, размещенных близко к урезу воды, число видов в 2.5 раза, а фитомасса в 4 раза выше, чем на устрицах из садков, на глубине 3–4 м (рис. 3а–3в).

В естественных поселениях вблизи г. Владивостока флора обычно богаче, а фитомасса выше, чем в подвесной культуре, в несколько раз (рис. 3г, 3д). На верхних створках *M. gigas* в районе о. Скребцова встречено 12 видов (красные – 9, бурые – 3). Руководящими являются кустистые красные: *Ceramium kondoi* Yendo, *Symphyocladia marchantioides* (Harvey) Falkenberg, *M. yendoi* и

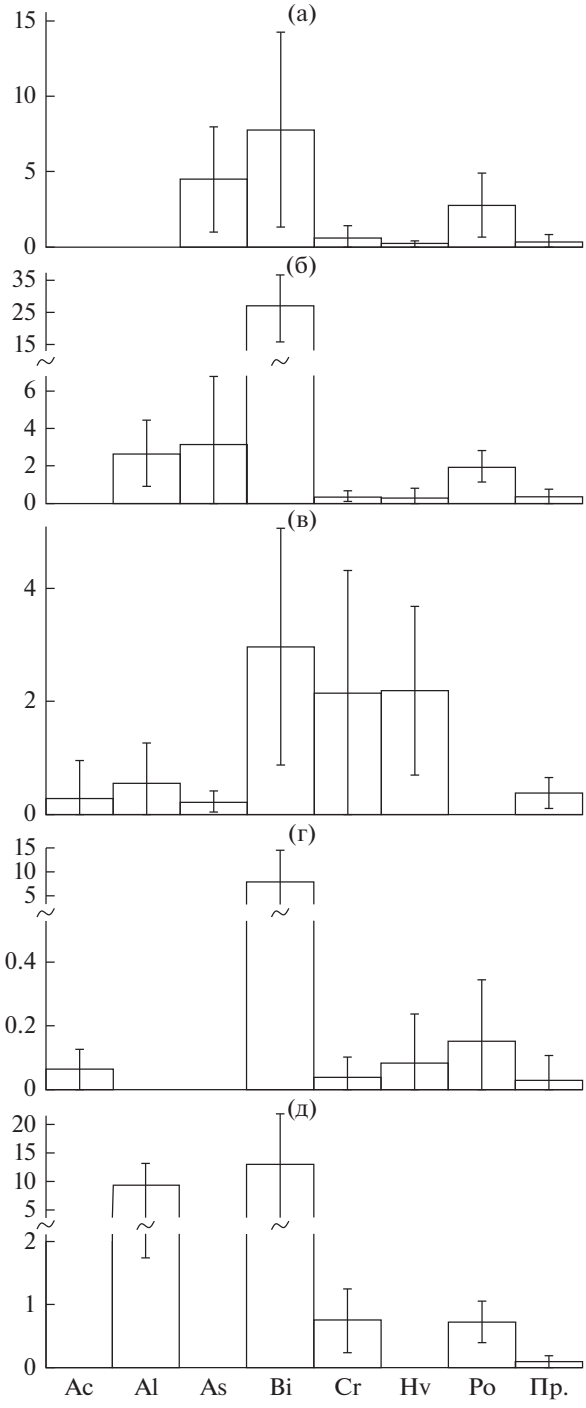


Рис. 3. Основные эпибионты устрицы *Magallana gigas* в естественных и культивированных поселениях бухты Троицы (а–в) и вблизи г. Владивостока (г, д). а – подвесная культура с коллекторов, 14.03.2017; б – подвесная культура с коллекторов, 04.05.2017; в – подвесная культура из садков, 04.05.2017; г – подвесная культура, бухта Воевода, 27.04.2017; д – естественное поселение о. Скребцова, 13.06.2017. По оси ординат – средняя биомасса, г/дм^2; по оси абсцисс: Ac – актинии, Al – водоросли, As – асцидии, Bi – двустворчатые моллюски, Cr – ракообразные, Hy – гидроиды, Po – полихеты, Пр. – прочие. Вертикальные линии – 95%-ный доверительный интервал.

проростки бурой *S. japonica*. Флора эпибиоза устрицы в бухте Горностай (Уссурийский залив) включает 19 видов (красные – 12, зеленые – 1, бурые – 6). Часто отмечены кустистые формы: бурая *D. dichotoma* и красная *Scagelia pylaisaei* (Montagne) Wynne. Характерными видами являются пластинчатая красная *Grateloupia turuturu* Yamada и трубчатая бурая *Coilodesme japonica* Yamada. По биомассе бурые водоросли доминируют над другими Algae. Это происходит из-за того, что на неподвижных моллюсках успешно селятся крупные многолетние формы Phaeophyceae: виды *Saccharina*, *Sargassum* и *Stephanocystis.*

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выявлено, что в естественных поселениях *Mizuhopecten yessoensis* преобладают красные водоросли, зеленые находятся на втором месте по числу видов, а бурые – на третьем. При неблагоприятных условиях обитания (замедленный водообмен, высокий уровень загрязнения вод и заиления грунта) эпибиоз и его флора обеднены. В ней возрастает доля микроэпифитных Rhodophyta и Chlorophyta (≥50%). Преобладание видов Rhodophyta и Chlorophyta характерно и для эпибиозов моллюсков, обитающих у тихоокеанского побережья Мексики. При этом в эпибиозах моллюсков в южном Приморье лидируют кустистые формы водорослей, тогда как в прибрежье Мексики – нитчатые формы (González et al., 2020).

В смешанных поселениях приморского гребешка самое высокое видовое богатство флоры эпибиоза отмечено в зал. Посьета и юго-западной части зал. Петра Великого. Красные водоросли лидируют по числу видов в большинстве районов. Доля Rhodophyta снижена, а Chlorophyta повышена в естественном поселении *M. yessoensis* в зал. Находка и в подвесной культуре в Уссурийском заливе. Доля бурых водорослей высока в естественном поселении *M. yessoensis* вблизи г. Владивостока и смешанном – в зал. Посьета (табл. 1).

Общими для флоры эпибиоза в смешанных поселениях являются: *Polysiphonia morrowii*, *Sparlingia pertusa*, *Ralfsia* sp., *Rhizoclonium riparium*. Эти виды обычны и в большинстве естественных поселений этого вида, изученных ранее (Левенец и др., 2005, 2010; Баранов и др., 2013, 2017). В юго-восточной и юго-западной частях зал. Петра Великого основную фитомассу создают Chlorophyta, в восточной части зал. Посьета (бухты Витязь и Троицы) – Rhodophyta, а в центральной (бухта Миноносок) – Chlorophyta и Rhodophyta. Бурые водоросли преобладают по фитомассе в Амурском заливе вблизи г. Владивостока, но их роль в эпибиозе не столь значительна (Левенец и др., 2010).

Макроводоросли заселяют верхние створки *Azumapecten farreri* и, особенно, *Mizuhopecten yesso-*

ensis в естественных, смешанных поселениях и донной культуре. В естественных поселениях *Swiftopecten swiftii* на друзах модиолусов и в подвесной культуре *Mizuhopecten yessoensis* они селятся на верхних и нижних створках раковины. Красные и зеленые водоросли образуют "ядро" флоры эпибиоза и дикого, и сеяного *M. yessoensis*. В смешанном поселении в бухте Миноносок повышена биоценотическая роль бурых. Пик поселения эпибионтных Algae отмечен для гребешков среднего возраста (4–6 лет). При этом общее число видов на диких особях по мере увеличения возраста уменьшается резко, а на сеяных – более плавно.

Низкое видовое богатство флоры эпибиоза наблюдали в естественных поселениях всех видов гребешка: приморского – в бухте Киевка, заливах Восток и Находка, японского – в бухте Новик о. Русский и Свифта – в бухте Тихая Заводь зал. Восток. Фауна в них также обеднена (табл. 1). Состав флоры природных эпибиозов японского гребешка *Azumapecten farreri* и гребешка Свифта *Swiftopecten swiftii* характеризуется еще большим доминированием Rhodophyta по числу видов (от 75 до 100%). Наибольшую биомассу создает вид *Codium fragile*, доминирующий в эпибиозе *Azumapecten farreri* в бухте Новик.

Флора естественного эпибиоза тихоокеанской устрицы достаточно разнообразна и характеризуется преобладанием бурых водорослей по числу видов и биомассе (в культуре – по биомассе). В естественных эпибиозах Algae являются субдоминантами, вслед за доминантами – Bivalvia. В подвесной культуре в садках доминируют только животные, на коллекторах водоросли могут быть субдоминантами, вслед за Bivalvia и Ascidia.

Выводы. Наиболее высокое видовое богатство флоры эпибиоза *Mizuhopecten yessoensis* отмечено в его смешанных поселениях в зал. Посьета (44 вида) и донной культуре в проливе Старка (37). В естественных скоплениях при благоприятных условиях обитания (активная гидродинамика и низкий уровень загрязнения вод, незначительное заиление грунта) в одном районе встречается 21–25 видов, при неблагоприятных – 6–12. Виды Rhodophyta и Chlorophyta образуют "ядро" флоры эпибиоза как "дикого", так и сеяного *M. yessoensis*, предпочитая заселять верхние створки 4–6-летних гребешков. Естественные поселения *Azumapecten farreri* и *Swiftopecten swiftii* характеризуются еще большим доминированием Rhodophyta по числу видов. Зеленые водоросли *Codium fragile* и *Codium yezoense* доминируют по биомассе в природных эпибиозах *Mizuhopecten yessoensis* и *Azumapecten farreri* в чистых районах зал. Петра Великого. Для флоры *Magallana gigas* характерно преобладание Phaeophyceae по числу видов и биомассе в культивированных поселениях и по биомассе – в естественных. В эпибиозах всех видов руководящими видами флоры являются кустистые формы водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов А.Ю., Левенец И.Р., Овсянникова И.И. 2012. Флора эпибиоза приморского гребешка в заливе Петра Великого (Японское море) // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 14. № 1(7). С. 1693. https://doi.org/10.0000/cyberleninka.ru/article/n/flora-epibioza-primorskogo-grebeshka-v-zalive-petra-velikogo-yaponskoe-more

Баранов А.Ю., Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. 2013. Водоросли-макрофиты и усоногие раки в эпибиозе гребешка в юго-западной части зал. Петра Великого // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 175. С. 254. https://doi.org/10.0000/cyberleninka.ru/article/n/vodorosli-makrofity-i-usonogie-raki-v-epibioze-grebeshka-v-yugo-zapadnoy-chasti-zal-petra-velikogo

Баранов А.Ю., Левенец И.Р., Сабитова Л.И., Лебедев Е.Б. 2017. Макроэпибиоз трех видов гребешка в водах южного Приморья // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 191. С. 196. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-191-196-209

Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М. и др. 2003. Методические рекомендации по учету запасов промысловых гидробионтов в прибрежной зоне. Москва: Всерос. научно-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океаногр.

Габаев Д.Д. 2013. Влияние обрастателей на приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay) в заливе Петра Великого (Японское море) // Океанология. Т. 53. № 2. С. 207. https://doi.org/10.1134/S0001437013020021

Гайл Г.И. 1936. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестник Дальневосточного филиала АН СССР. № 19. С. 31.

Гульбин В.В., Арзамасцев И.С., Шулькин В.М. 2003. Экологический мониторинг акватории порта Восточный (бухта Врангеля) Японского моря (1995–2002 гг.) // Биология моря. Т. 29. № 5. С. 320. https://doi.org/10.1023/A:1026305410235

Денисенко С.Г., Савинов В.М. 1984. Обрастания исландского гребешка в районе Семи островов Восточного Мурмана // Бентос Баренцева моря. Апатиты: Кольский филиал Академии наук АН СССР. С. 102.

Звягинцев А.Ю. 2005. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука.

Кучерявенко А.В., Гаврилова Г.С., Ляшенко С.А. и др. 2006. Перспективы культивирования приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в зал. Анива (Охотское море) // Изв. Тихоокеанского научно-

исследовательского ин-та рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 147. С. 374.

Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. 2005. Состав макроэпибиоза приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в зал. Петра Великого Японского моря // Бюлл. Дальневост. малакологич. общ-ва. Вып. 9. С. 155.

Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. 2010. Водоросли-макрофиты в эпибиозе приморского гребешка в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. Т. 36. № 5. С. 338. https://doi.org/10.1134/S1063074010050032

Овсянникова И.И., Левенец И.Р. 2003. Макроэпибионты гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в загрязненной части Амурского залива Японского моря // Биол. моря. Т. 29. № 6. С. 441.

Овсянникова И.И., Левенец И.Р. 2004. Межгодовая динамика эпибионтов приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в восточной части Амурского залива // Бюлл. Дальневост. малаколог. общ-ва. Вып. 8. С. 61.

Парталы Е.М. 2003. Обрастание в Азовском море. Мариуполь: Рената. 378 с.

Раилкин А.И. 2008. Колонизация твердых тел бентосными организмами. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та.

Силина А.В. 2002. Сравнительное изучение состояния сообщества приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* и его эпибионтов в бухтах Калевала и Сивучья залива Петра Великого // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. Владивосток: Дальнаука. Т. 3. С. 124.

Турпаева Е.П. 1987. Биологическая модель сообщества обрастания: монография. Москва: Институт океанологии АН СССР.

Álvarez-Cerrillo L., Valentich-Scott P., Newman W. 2017. A remarkable infestation of epibionts and endobionts of an edible chiton (Polyplacophora: Chitonidae) from the Mexican tropical Pacific // The Nautilus. V. 131. № 1. P. 87.

Antoniadou Ch., Voultsiadou E., Rayann A., Chintiroglou Ch. 2013. Sessile biota fouling farmed mussels: diversity, spatio-temporal patterns, and implications for the basibiont // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. V. 93. Iss. 6. P. 1. https://doi.org/10.1017/S0025315412001932

Carraro J.L., Rupp G.S., Mothes B. et al. 2012. Characterization of the fouling community of macroinvertebrates on the scallop *Nodipecten nodosus* (Mollusca, Pectinidae) farmed in Santa Catarina, Brazil // Ciencias Marinas. V. 38. № 3. P. 577. https://doi.org/10.7773/cm.v38i3.1982

Cerrano C., Calcinai B., Bertolino M. et al. 2006. Epibionts of the scallop *Adamussium colbecki* (Smith, 1902) in the Ross Sea, Antarctica // Chem. Ecol. V. 22 (Suppl. 1). P. 235. https://doi.org/10.1080/02757540600688101

Connelly P.W., Turner R.L. 2009. Epibionts of the Eastern Surf Chiton, *Ceratozona squalida* (Polyplacophora: Mopaliidae), from the Atlantic Coast of Florida // Bulletin of Marine Science. V. 85. № 3. P. 187.

Fuller S., Kenchington E., Davis D., Butler M. 1998. Associated Fauna of Commercial Scallop Grounds in the Lower Bay of Fundy // Marine Issues Committee. Special Publication Number 2. Halifax: Ecology Action Centre.

Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. AlgaeBase. World–wide electronic publication. Galway: National University of Ireland Press. Available at: http://www.algaebase.org (accessed 29.09.2020).

González N.G., Aguilar-Estrada L.G., Ruiz-Boijseauneau I., Rodríguez D. 2020. Biodiversidad de algas epizoicas en el Pacífico tropical mexicano // Acta Botanica Mexicana. № 127. e1645. https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1645

Harder T. 2009. Marine epibiosis: Concepts, ecological consequences and host defence // Marine and Industrial Biofouling. Springer Series on Biofilms. V. 4. Springer. Heidelberg, Germany. P. 219.

Lutaenko K.A., Levenets I.R. 2015. Observations on seaweed attachment to bivalve shells in Peter the Great Bay (East Sea) and their taphonomic implications // Korean J. Malacology. V. 31. № 3. P. 221. https://doi.org/10.9710/kjm.2015.31.3.221

Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. 2012. Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea). Vladivostok: Dalnauka.

Martins G.M., Faria J., Furtado M., Neto A.I. 2014. Shells of *Patella aspera* as 'islands' for epibionts // J. Mar. Biol. Assoc. U.K.V. 94. P. 1027. https://doi.org/10.1017/S002531541400044

Ozolinsh A.V., Kupriyanova E.K. 2000. Hitch-hiking on scallops: grazing avoidance by macrophytes // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. V. 80. P. 743. https://doi.org/10.1017/S0025315400002629

Rosso A., Sanfilippo R. 1991. Epibionts distribution pattern of *Chlamys patagonica* (King and Broderip) of the Magellan Strait // Memorie di Biologia Marina e di Oceanografia. V. 19. P. 237.

Schejter L., Bremec C. 2007. Benthic richness in the Argentine continental shelf: the role of *Zygochlamys patagonica* (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) as settlement substrate // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. V. 87. P. 917. https://doi.org/10.1017/S0025315407055853

Schejter L., Escolar M., Bremec C. 2011. Variability in epibiont colonization of shells of *Fusitriton magellanicus* (Gastropoda) on the Argentinean shelf // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. V. 91. Iss. 4. P. 897. https://doi.org/10.1017/S0025315410001359

Schejter L., López-Gappa J., Bremec C. 2014. Epibiotic relationships on *Zygochlamys patagonica* (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae) increase biodiversity in a submarine canyon in Argentina // Deep Sea Res. Part II. V. 104. P. 252. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.10.010

Souto V.S., Schejter L., Bremec C. 2012. Epibionts on *Aequipecten tehuelchus* (d'Orbigny, 1846) (Pectinidae) in Shelf Waters off Buenos Aires, Argentina // Am. Malacological Bull. V. 30. № 2. P. 261. https://doi.org/10.4003/006.030.0205

Uribe E., Lodeiros C., Félix-Pico E., Etchepare I. 2001. Epibiontes en Pectinidos de Iberoamérica // Los moluscos pectinidos de Iberoamérica: ciencia. Mexico: McGraw-Hill. P. 249.

Vance R.R. 1978. A mutualistic interaction between a sessile marine clam and its epibionts // Ecology. V. 59. № 4. P. 679.

Wahl M. 2008. Ecological lever and interface ecology: epibiosis modulates the interactions between host and environment // Biofouling V. 24. № 6. P. 427. https://doi.org/10.1080/08927010802339772

Wahl M. 2009. Epibiosis: ecology, effects and defences // Marine Hard Bottom Communities. Ecological Studies, 206. Heidelberg: Springer. P. 61.

Epibiotic Macroalgae on Scallops and Oyster in Shallow Waters of Southern Primorye

I. R. Levenets[1, *], E. B. Lebedev[1], and A. Yu. Baranov[1]

[1]Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

**e-mail: iralevenetz@rambler.ru*

The composition of epibiotic algae of four bivalve species: Swift scallop, Farrer's scallop, Japanese scallop and Pacific oyster in the coastal regions of southern Primorye have been studied. Epibiotic flora of the Japanese scallop from 14 areas contained 83 species (red – 45, brown – 16, green – 22). Flora of the Farrer's scallop from 2 areas included 16 species (red – 13, brown – 1, green – 2). On the valves of the Swift scallop from 1 area, only 9 species of red algae were found. Epibiotic flora of the Pacific oyster from 3 areas contained 32 species (red – 20, brown – 10, green – 2). Rhodophyta species predominated in terms of the species number in epibioses of all mollusks in the most of studied areas. High species abundance of epibiotic flora of Japanese scallop was registered in the mixed settlements in Posyet Bay (44 species) and in bottom culture in Stark Strait (37). Under favorable conditions (active hydrodynamics, low water pollution level and insignificant deposition of silt) from 21 to 25 species of algae occurred in natural habitats of Japanese scallop. Under unfavorable conditions the number of species did not exceed 6–12 species. Natural habitats of two others scallop's species are marked by greater predominance of Rhodophyta in terms of the species number. Chlorophyta species (*Codium* spp.) dominate in terms of biomass in natural epibioses of Japanese scallop and Farrer's scallop in pure areas of Peter the Great Bay. Epibiotic flora of the Pacific oyster is marked by predominance of Phaeophyceae in terms of the species number and biomass in cultivated habitats, and in terms of biomass, in natural populations.

Keywords: epibiosis, macroalgae, scallop, oyster, natural habitat, cultivated habitat, Peter the Great Bay, Southern Primorye

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 461–471

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5:62-757.7(262.5)

РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЯ НА АНТРОПОГЕННЫХ ПОВЕРХНОСТЯХ В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2021 г. Л. Л. Смирнова[a], *, А. А. Кошкаров[a], О. С. Сизова[a]

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

**e-mail: inik48@inbox.ru*

Поступила в редакцию 23.03.2019 г.
После доработки 10.09.2020 г.
Принята к публикации 02.11.2020 г.

Исследована сезонная динамика ценозов обрастания антропогенных поверхностей в морской прибрежной акватории на глубине 1.5–2.0 м. В осенне-зимний период (октябрь–февраль) мшанка *Cryptosula pallasiana* (Moll), асцидия *Botrillus schlosseri* (Pallas) и инфузории родов Zoothamnium, Vorticella, Ephelota, Dendrosoma и Folliculina формируют слой несплошного обрастания. Многовидовое сообщество развивается на различных поверхностях в летне-осенний сезон (июль–ноябрь). Корковые мшанки *Cryptosula pallasiana*, *Conopeum seurati* (Canu) и усоногий рак *Amphibalanus improvisus* (Darwin) оседают одновременно и образуют первый ярус обрастания. Нитчатая мшанка *Bowerbankia gracilis* (Leidy) и полихеты семейств Serpulidae и Spionidae формируют в июле–августе второй ярус обрастания. Оболочник *Molgula euprocta* (Drasche), кишечнополостной гидроид *Obelia loveni* (Allman.) и личинки двухстворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) и *Mytilaster lineatus* (Gmelin), оседающие в сентябре, продолжают сукцессию обрастания в течение осеннего периода. Полученные результаты отражают биоразнообразие прибрежных акваторий юго-западного побережья Крыма и влияние на сукцессию обрастания климатического фактора – температуры морской воды, которая возрастает в результате глобального потепления.

Ключевые слова: юго-западное побережье Крыма, прибрежные воды, температура морской воды, процессы колонизации, сообщество обрастания

DOI: 10.31857/S0320965221040136

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая группировка морских микроорганизмов и беспозвоночных, которая появляется на границе раздела “антропогенная поверхность – морская вода”, в отличие от ценоза скал, эпилитона и эпифитона, называется “сообществом обрастания” (Брайко, 1985; Серавин и др., 1985; Зевина, 1994; Гринцов, Полтаруха, 2004; Звягинцев, 2005; Раилкин, 2008). Формирующиеся поселения морских организмов представляют собой биоценоз обрастаний, а входящие в его состав гидробионты объединены термином “обрастатели”. В морских прибрежных экосистемах сообщества обрастания антропогенных поверхностей служат индикатором биоразнообразия беспозвоночных донных сообществ, они повышают продукционный потенциал экосистем и обладают биомелиоративными свойствами (Звягинцев, 2005; Александров, 2008). В то же время, обрастания наносят экономический ущерб, развиваясь на подводной части морских судов различного назначения, газо- и нефтедобывающих платформ и гидрографических измерительных приборов, нарушают работу водоводов в различных охладительных системах, использующих морскую воду (Звягинцев, 2005; Раилкин и др., 2017). При определении эффективности современных средств защиты различных поверхностей от обрастания проводятся их испытания в прибрежных акваториях, для чего необходимо изучать закономерности формирования и развития морских сообществ обрастания в районе таких испытаний (Николаенко, Смирнова, 1996; Раилкин, 2008; Раилкин и др., 2017).

Благодаря разнообразию бентосных сообществ, наиболее интенсивное обрастание происходит в морских прибрежных акваториях при стационарных условиях (Николаенко, Смирнова, 1996; Полтаруха, 2000; Раилкин, 2008). В процессе жизненного цикла бентосных беспозвоночных их расселительные ювенильные формы некоторое время ведут планктонный образ жизни, разносятся течением и оседают на поверхность различных субстратов, в том числе антропогенных (Раилкин, 2008; Kazankova, 2014; Казанкова, 2016; Chelyadina et al., 2017). Колонизация любой ан-

Сокращения: Ст3 – низколегированная сталь.

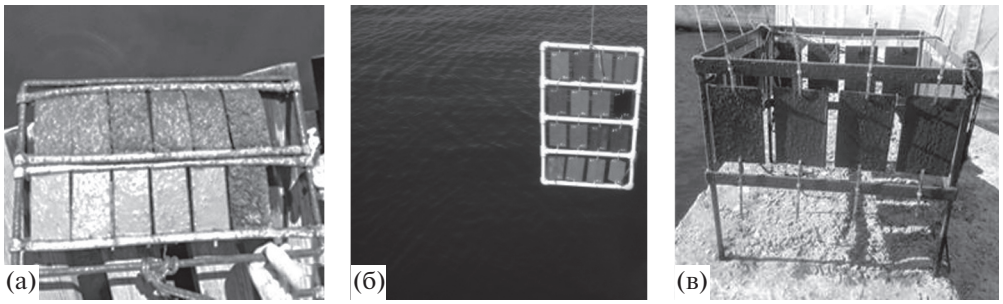


Рис. 1. Испытание образцов различного химического состава: а, б – кассеты для кратковременных испытаний (экспозиция до одного года); в – кассеты для длительных испытаний противообрастающих составов (экспозиция до трех лет).

тропогенной поверхности, попадающей в воду, начинается с оседания и прикрепления микроорганизмов – бактерий, микроводорослей, микромицетов (Серавин и др., 1985; Ковальчук и др., 2008; Рябушко и др., 2020). Затем по биопленке микрообрастания происходит последовательное или одновременное оседание личинок беспозвоночных (макрообрастателей), а также замена одних видов макрообрастателей на другие, которые появляются в планктоне в зависимости от сезона (Таможняя и др., 1988; Николаенко, Смирнова, 1996; Гринцов, Полтаруха, 2004; Лисицкая, 2017; Chelyadina et al., 2017; Лебедовская и др., 2018), что позволяет представить обрастание как биотическую сукцессию.

Цель работы – изучить макроценозы обрастания антропогенных поверхностей в различные сезоны в зависимости от длительности экспозиции и основных физико-химических параметров морской воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Процесс формирования и развития обрастания изучали на пластинах размером 100 × 50 × 2 мм и 100 × 150 × 2 мм. Для исследования использовали следующие материалы: алюминий, техническая резина, Ст3, стекло, пластмасса (полиарилат), оргстекло, противообрастающие составы, подготовленные по SMT-технологии (Soluble Matrix Type Paints) с растворимой органической матрицей, биоцид – закись меди (Chambers et al., 2006; Раилкин и др., 2017). Образцы закрепляли в вертикальном положении в специальных кассетах, удобных для проведения многочисленных осмотров (рис. 1). Обрастание изучали на глубине 1.5–2.0 м на морском стационарном стенде, расположенном в прибрежной акватории бухты Севастопольская (44°62′ с.ш., 33°52′ в.д.). Экспериментальные работы проводили в течение трех лет с февраля 2017 по февраль 2019 гг. Кассеты с образцами устанавливали на испытания в летне-осенний (июнь–октябрь), осенне-зимний (октябрь–февраль) и осенне-весенний (ноябрь–апрель) сезоны.

Осмотр поверхности экспериментальных пластин проводили после 2, 5, 9, 12 мес экспозиции в море. Состояние поверхности противообрастающих составов оценивали после длительных сроков испытания – 18, 24, 30 и более месяцев. На экспериментальных пластинах изучали биоразнообразие и количественный состав беспозвоночных с учетом вклада (доли) каждого. Количество гидробионтов подсчитывали с двух сторон на всей поверхности образца, отмечая особенности их распределения по поверхности, размер особей или колоний. В многомесячных сообществах обрастателей подсчитывали на участках размером 3 × 3 см, выбранных на наиболее обросшей части образца с последующей экстраполяцией полученных результатов на площадь 1 м^2 (Раилкин и др., 2015; Лебедовская и др., 2018). Противообрастающие составы после оседания первых организмов-обрастателей снимались с дальнейших испытаний, поскольку эффективность противообрастающих композиций оценивается временем, в течение которого их поверхность в естественной морской среде свободна от макрообрастания.

Для исследования сукцессии макрообрастания – последовательности оседания личинок гидробионтов-обрастателей – в течение года ежемесячно, начиная с февраля, в кассету устанавливали 2–3 пластины из оргстекла и Ст3 (рис. 1а), через месяц эти образцы снимали для изучения сформировавшегося биоценоза обрастания, а вместо них устанавливали чистые пластины, на которых изучали состав беспозвоночных осевших в течение следующего месяца. Поверхность пластин просматривали под бинокулярном МБС-10 при увеличении ×12 и под лупой ×4. Такие наблюдения позволяют определить биоразнообразие в районе испытательного стенда, выделить сезоны с максимальным оседанием личинок обрастателей.

За период исследований изучено обрастание на 318 экспериментальных пластинах, в их числе по 24 образца из алюминия, технической резины,

Таблица 1. Сезонная динамика оседания беспозвоночных на поверхность из оргстекла в бухте Севастопольская в 2019 г.

Беспозвоночные	Начало обрастания		Окончание		Продолжительность обрастания, мес
	месяц	*T*, °C	месяц	*T*, °C	
Амфибалянусы	Февраль–март	9.0–12.2	Октябрь	15.6	7.5–8.0
Мшанки	Февраль	8.5–9.0	Ноябрь	14.8–13.5	9.0
Ботриллюсы	Май–июнь	17.9–19.8	Июнь	19.8–20.0	1.0–1.5
	Сентябрь–октябрь	22.8–15.6	Ноябрь	14.8–13.5	1.0–1.5
Оболочники	Сентябрь	22.8–16.3	Октябрь	15.6	1.5–2.0
Полихеты	Июль–август	25.8–23.6	Октябрь	15.6	4.0
Гидроиды	Март–апрель	12.2–13.8	Апрель	13.8–14.5	1.5–2.0
	Октябрь–ноябрь	15.6–14.8	Ноябрь	13.5	0.5–1.0
Моллюски	Сентябрь–октябрь	22.8–15.6	Октябрь	16.3	2.0

Примечание. *T* – температура морской воды.

стекла, полиарилата, 180 образцов из оргстекла и Ст3, 42 образца различных композиций противообрастающих составов. Для кратковременных испытаний (от 1 до 12 мес) пластин различного химического состава использовали пять кассет (рис. 1а, 1б), для долговременных испытаний образцов противообрастающих покрытий использовали три кассеты (рис. 1в). Эти кассеты после снятия обросших пластин очищали, заполняли новыми экспериментальными пластинами и устанавливали в море для дальнейших испытаний.

В районе испытательного стенда на глубине 1.5 м определяли температуру морской воды контактным методом с помощью ртутного термометра, соленость электрометрическим методом на “Sansion-5” (Hitachi), pH электрометрическим методом с использованием pH-метра-милливольтметра pH-673 M (Рябинин, Шибаева, 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обрастание антропогенных поверхностей (сидячие, прикрепленные беспозвоночные) в прибрежной акватории бухты Севастопольская характеризуется следующим видовым разнообразием:

Cryptosula pallasiana Moll, *Conopeum seurati* Canu, *Bowerbankia gracilis* Leidy (тип Bryozoa, класс Gymnolaemata, семейства Cryptosulidae, Electridae, Vesiculariidae); *Amphibalanus improvisus* Darwin (тип Arthropoda, подтип Crustacea, инфракласс Cirripedia); *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, *Mytilaster lineatus* Gmelin (тип Mollusca, класс Bivalvia); *Botrillus schlosseri* Pallas, *Molgula euprocta* Drasche (тип Chordata, подтип Tunicata, класс Ascidiacea, семейства Styelidae, Molgulidae); *Obelia loveni* Allman (тип Cnidaria, класс Hydrozoa, семейство Campanulariidae); полихеты (тип Annelida, класс Polychaeta, семейства Serpulidae и Spionidae). В весенний и летний сезоны в ценозах обрастания встречаются зеленые *Cladophora gracilis* (Kützing), *Zostera marina* (Linnaeus) и бурые *Cystosiera barbata* (Stackhouse) C. Agardh макроводоросли.

Гидрохимический мониторинг в районе испытания образцов не выявил значительных сезонных изменений солености и величины pH. Величина pH в прибрежных акваториях севастопольского взморья в летне-осенний сезон была в диапазоне 8.10–8.25, в зимне-весенний период возрастала до 8.20–8.55. Соленость в бухте Севастопольская изменялась в узком диапазоне 17.9–18.4‰. Отмеченные сезонные изменения основных химических параметров морской воды не лимитировали одновременное оседание на поверхность образцов из различных материалов корковых мшанок *Cryptosula pallasiana*, *Conopeum seurati* и усоногих раков *A. improvisus.*

Влияние сезонного изменения температуры воды на последовательность оседания гидробионтов-обрастателей в районе прибрежного испытательного стенда в течение 2019 г. приведено в табл. 1. В феврале она не опускалась ниже 8.0°C, с сентября до конца ноября сохранялась на уровне 22.8–13.5°C, в июле–августе прогревалась до 25.0–25.8°C. Отмеченный температурный режим морской воды был благоприятен для длительного (8–9 мес) оседания мшанок и амфибалянусов на антропогенные поверхности. Размер колоний *C. pallasiana* в летние месяцы (июль, август), когда температура воды достигала максимальных значений, возрастал до 10–15 мм, что в ~2.5 раза превышало размер колоний осевших мшанок в зимний и осенний сезоны. Диаметр основания домиков осевших усоногих раков к летнему сезону увеличивался до 3.0–4.0 мм и достигал макси-

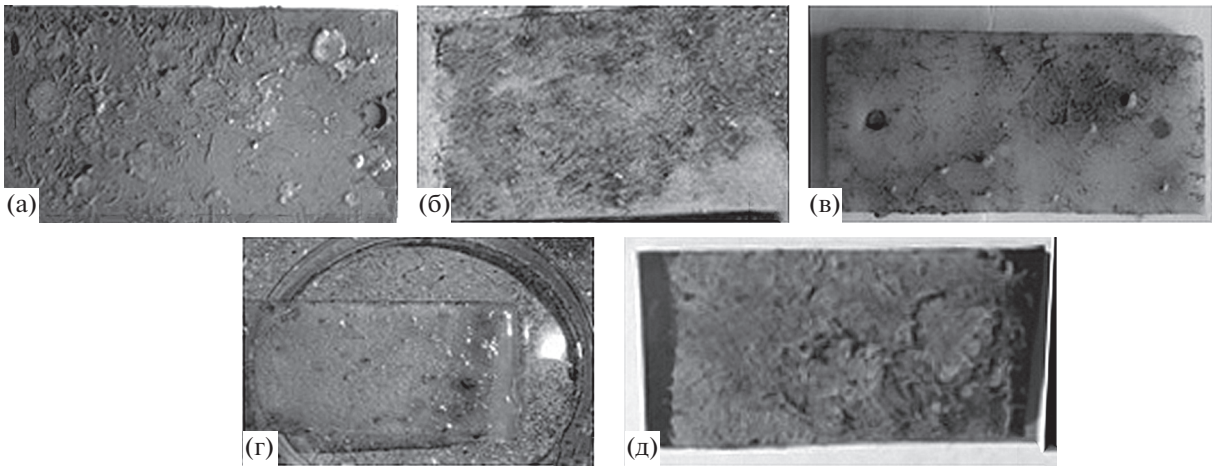


Рис. 2. Двухмесячные ценозы обрастания различных субстратов (июнь–июль 2019 г.): а – Ст3, б – алюминий, в – оргстекло, г – полиакрилат, д – техническая резина.

мального размера (12–15 мм) в пятимесячных ценозах к сентябрю–октябрю.

Изучение обрастания на оргстекле, полиакрилате, технической резине, алюминии и Ст3 показало, что различия в видовом составе ценозов хорошо заметны на первых стадиях сукцессии обрастания. После двухмесячной экспозиции в летний сезон (июнь–июль) на различных по химическому составу поверхностях формировались ценозы обрастания, которые отличались разнообразием, численностью и размерами осевших гидробионтов-обрастателей. Минимальный оброст в двухмесячных ценозах наблюдался на оргстекле и полиакрилате, максимальный – на металлических пластинах (Ст3 и алюминии) и технической резине (рис. 2).

В течение летних месяцев на поверхность алюминия и технической резины оседали не только беспозвоночные (в основном, усоногие раки и мшанки), также развивалось водорослевое обрастание, представленное макроводорослями *C. gracilis, Z. marina*, которое является автотрофной стадией сукцессии обрастания (рис. 2б, 2д). На поверхности технической резины и Ст3 в течение двухмесячной экспозиции формировались крупные колонии мшанок. Их размер достигал 15–35 мм, в отличие от более мелких колоний (≤10 мм) на оргстекле и полиакрилате (рис. 2в, 2г). На органических покрытиях, особенно технической резине, отмечены крупные экземпляры усоногого рака – *A. improvisus* (диаметр основания домиков >4–5 мм). Обрастание на всех образцах развивалось равномерно, однако площадь обросшей поверхности различных материалов возрастала в следующей последовательности: оргстекло (20%) – полиакрилат (30%) – алюминий и Ст3 – (55%) – техническая резина (80%).

Различия в видовом составе обрастания на исследуемых пластинах нивелировались после 5 мес и более длительных сроков испытания в море при образовании многослойного оброста (рис. 3, 4).

Изучение многомесячных (5, 9 и 12 мес) ценозов показало, что минимальное обрастание экспериментальных пластин наблюдалось в осенне-зимний период. Оседание и развитие обрастателей отмечено на 25–30% нижней части поверхности образцов и было представлено только колониями мшанки *Cryptosula pallasiana* и асцидии *Botrillus schlosseri*, мелкими экземплярами усоногого рака *A. improvisus* (рис. 3а) и прикрепленными инфузориями родов Zoothamnium, Vorticella, Ephelota, Dendrosoma и Folliculina.

Весной, особенно в апреле–мае при увеличении температуры воды до 17.0–17.9°С (табл. 1), наблюдался первый пик оседания на различные поверхности *B. schlosseri*. В сентябре–октябре отмечен второй, более продолжительный осенний пик, который продолжался до конца ноября при постепенном понижении температуры воды до 14.8–13.5°С (табл. 1). В зимний сезон колонии *B. schlosseri* не развивались (рис. 3а). Только длительная экспозиция образцов в течение осенне-зимнего и весеннего сезонов (сентябрь 2017 г.–май 2018 г.) показала, что в девятимесячных сообществах на органических субстратах (полиарилате и оргстекле) доминируют мягкотелые колонии ботриллюсов, покрывающие до 80–85% поверхности (рис. 3г–3ж). Максимальный размер некоторых колоний *B. schlosseri* достигал 4.5 × 5.5 см. Ботриллюсы не лимитируют оседание и развитие других обрастателей, на поверхность этих асцидий оседают и развиваются оболочник *M. euprocta* (рис. 3ж, 4е), который появляется в ценозе в осенний сезон, свободноживущие многощетинковые

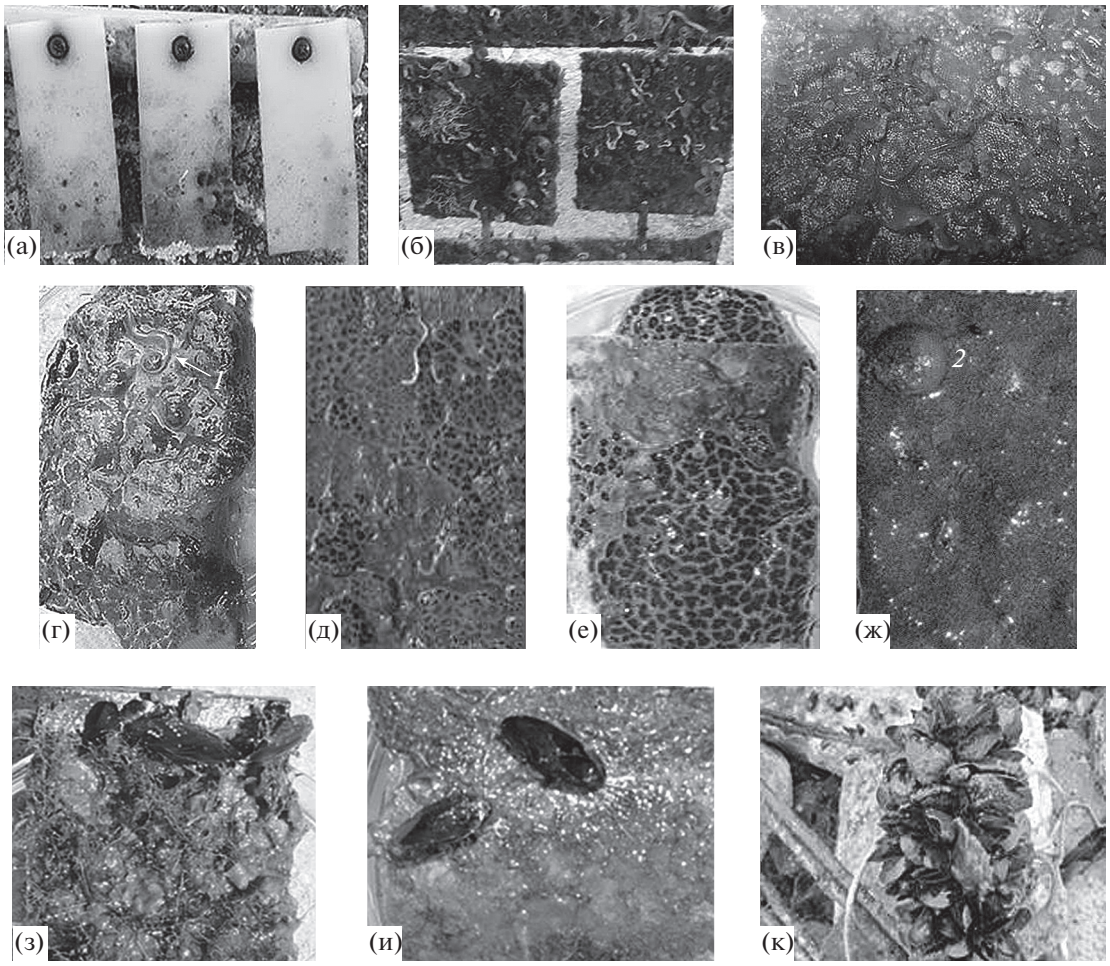


Рис. 3. Сообщества обрастания: 5-месячные (а) – октябрь 2017 г.–февраль 2018 г., и (б, в) – июль–ноябрь 2019 г.; 9-месячные (г–ж) – сентябрь 2017 г.–май 2018 г.; 12-месячные (з–к) – март 2017 г.–март 2018 г. *1* – свободноживущие полихеты, *2* – оболочник *Molgula euprocta*.

полихеты (рис. 3г) и домики прикрепленных полихет (рис. 3д, 4е, 4ж).

Наиболее интенсивное и разнообразное обрастание антропогенных поверхностей происходит в летне-осенний сезон, когда в планктоне Севастопольского взморья и бухты Севастопольская наблюдается высокая численность личинок организмов-обрастателей (Лисицкая, 2017; Chelyadina et al., 2017). Количественный вклад различных видов гидробионтов-обрастателей в сообществе 5-месячного обрастания приведен в табл. 2.

Эдификаторы 5-месячного сообщества обрастания мшанки и усоногие раки оседают одновременно и образуют первый (нижний ярус) оброста. Усоногие раки различного возраста с диаметром основания домика 1.5–12.0 мм расположены группами по всей поверхности образцов, однако уступают по численности Bryozoa. Численность *C. pallasiana* достигала >1000 колоний/м^2 (до 53.2% численности всех осевших обрастателей), а усоногих раков – >600 колоний/м^2 (43.6%) (табл. 2). Можно отметить их рост по колониям *C. pallasiana*, а также рост мшанок по домикам *A. improvisus* (рис. 3б, 3в). К третьим по численности организмам-обрастателям относятся полихеты семейств Serpulidae, Spionidae (рис. 3б, 3в, 4ж) и кишечнополостной гидроид *O. loveni* (рис. 4ж). Колонии *O. loveni* активно обрастают поверхность ранней весной и осенью, когда в меропланктоне численность их личинок максимальна, что отмечено в работе (Chelyadina et al., 2017), в остальное время (летний период) они исчезают из сообщества обрастания.

Домики сидячих полихет входят в основной комплекс многослойного сообщества обрастания как на нейтральных поверхностях (рис. 4е, 4ж), так и на теряющих эффективность (обрастающих) после 2.5 лет экспозиции (март 2017–октябрь 2019 гг.) противообрастающих составах (рис. 3б). На их поверхности формируется несплошное обрастание полихетами и амфибалянусами с диаметром основания домиков 6–8 мм. Усоногие раки *A. improvisus* – одна из основных

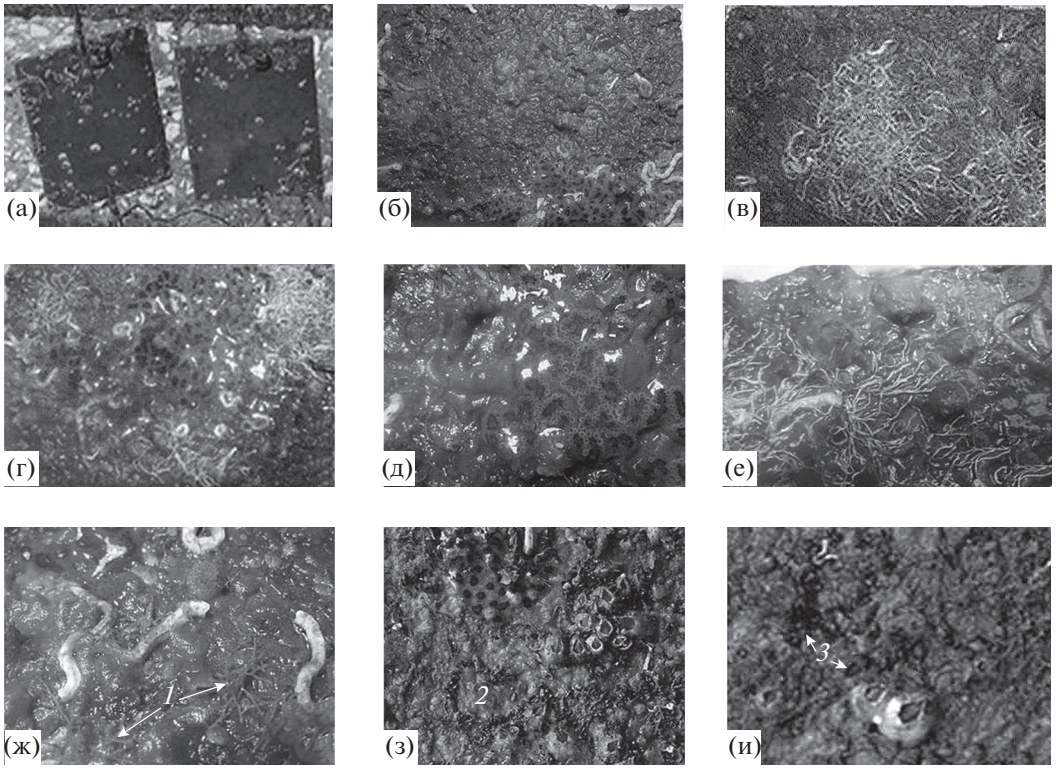


Рис. 4. Колонизация антропогенных поверхностей макрообрастателями: а – *Amphibalanus improvisus* и полихеты семейств Serpulidae и Spionidae на противообрастающем покрытии (экспозиция 2.5 года), б – многослойное обрастание на оргстекле (июль–ноябрь 2019 г.). Формирование многослойного обрастания: в – *Bowerbankia gracilis*; г, д – *Botrillus schlosseri*; е – *Molgula euprocta*; ж – колонии гидроида *Obelia loveni* (*1*); з – молодь двухстворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis* (*2*); и – *Mytilaster lineatus* (*3*).

групп гидробионтов в обрастании гидротехнических сооружений и подводного борта судов в южных и восточных морях РФ, океаническом обрастании (Горбенко, 1977; Зевина, 1994; Звягинцев, 2005). Они эврибионтные, обладают устойчивостью к загрязнению морской воды, опреснению и другим неблагоприятным факторам (Брайко, 1985; Раилкин, 2008). Личинки *A. improvisus* способны первыми садиться и развиваться на поверхностях, защищенных токсичными противообраста-

Таблица 2. Биоразнообразие, численность видов, колоний обрастателей и их доли в 5-месячных ценозах на оргстекле, июль–ноябрь 2017–2019 гг.

Макрообрастатели	Численность, экз./м^2	Доля в обрастании, %
	Cirripedia	
Amphibalanus improvisus	654–1646	33.2–43.4
	Bryozoa	
Cryptosula pallasiana, колонии	1046–1538	53.2–40.6
*Conopeum seurat*i, колонии	83–155	4.3–4.1
Bowerbankia gracilis, колонии	10–12	0.5–0.5
	Polychaeta	
Семейство Serpulidae	73–150	3.7–40
	Ascidiacea	
Botrillus schlosseri, колонии	10–56	0.5–1.3
Molgula euprocta	15–25	0.8–0.6
	Hydrozoa	
Obelia laveni, колонии	75–210	3.8–5.4

ющими составами (Николаенко, Смирнова, 1996; Полтаруха, 2000). В долговременных экспериментах 2017–2019 гг. из 42 образцов различных модификаций противообрастающих составов эффективность показали только 16 образцов – на их поверхности за этот период не отмечено оседания и развития обрастателей (рис. 1в).

При формировании 5-месячного ценоза в течение летне-осеннего периода (начиная с июля), происходит оседание и рост нитчатой мшанки *Bowerbankia gracilis* (по асцидии *Botrillus schlosseri*) (рис. 4г). Также ее колонии быстро разрастаются по поверхности ранее осевших обрастателей *A. improvisus* и *C. pallasiana*, в результате формируется многослойное обрастание (рис. 3б, рис. 4в–4е).

Личинки двухстворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis* и *Mytilaster lineatus*, оседающие в сентябре, продолжают сукцессию 5-месячного обрастания в течение осеннего периода (рис. 4з, 4и). Обрастание антропогенных поверхностей двустворчатыми моллюсками происходит по быстрорастущим обрастателям – мшанкам, амфибалянусам, ботриллюсам. Моллюски прикрепляются к их поверхности с помощью биссуса и развиваются до взрослых особей в течение одного–двух лет (Таможняя и др., 1988; Николаенко, Смирнова 1996, Раилкин, 2008). В 2017 г. к концу ноября в 5-месячных ценозах обрастания отмечались поселения молоди моллюсков *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*, доминировал *Mytilus galloprovincialis* с размером раковины 1–4 мм (рис. 4з, 4и). Их численность вокруг домиков балянусов и на поверхности мшанок достигала нескольких десятков особей. В процессе роста часть молоди опадала. После 12-месячной экспозиции (март 2017–март 2018 г.) на поверхности образцов присутствовали единичные особи *M. galloprovincialis* с размером раковины 30.20 ± 0.07 мм (рис. 3з, 3и), в отличие от интенсивного обрастания нитчатых фалов, на которых крепятся кассеты с образцами (рис. 3к).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные авторами исследования показали, что видовое разнообразие гидробионтов-обрастателей, их размер, особенности распределения по поверхности различных экспериментальных пластин зависят от сезона и длительности экспозиции. Сравнительное изучение пятимесячных ценозов обрастания после экспозиции пластин в летне-осенний (июль–октябрь), зимне-весенний (ноябрь–апрель) и осенне-зимний (октябрь–февраль) сезоны выявило, что многослойное и разнообразное обрастание антропогенных поверхностей развивается в летне-осенний сезон. На различных по химическому составу поверхностях оно представлено беспозвоночными прибрежного мелководья бухты Севастопольская – корковыми и нитчатыми мшанками, усоногими раками, полихетами (рис. 3б, 3в, рис. 4б–4е).

Один из основных факторов, влияющих на появление, разнообразие и численность личинок обрастателей в мезопланктоне прибрежной акватории бухты Севастопольская (район испытания пластин) – скорость и направление течения морской воды (Марикультура..., 2008; Лисицкая, 2017). В процессе жизненного цикла бентосных беспозвоночных их расселительные ювенильные формы некоторое время ведут планктонный образ жизни, разносятся течением и оседают на поверхность различных субстратов, в том числе и антропогенных, и начинают развиваться (Раилкин, 2008). Для Севастопольского взморья и прибрежной акватории бухты Севастопольская, характерно прибрежное течение (скорость 2–10 м/с), которое входит в единую систему замкнутых циклонических потоков Черного моря (Марикультура..., 2008; Белокопытов, Никольский, 2015) и способствует переносу планктонных организмов, в том числе и личинок гидробионтов-обрастателей (Гонтарь, 2016; Казанкова, 2016; Chelyadina et al., 2017; Лебедовская и др., 2018; Рябушко и др., 2019).

Изучение обрастания нейтральных антропогенных поверхностей и противообрастающих составов в бухте Севастопольская, было начато сотрудниками Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского (г. Севастополь). В 60–90-х гг. XX в. ими были разработаны биологические основы проведения испытаний. Показано, что к основным абиотическим факторам, влияющим на развитие ценозов обрастания, относятся химическая природа экспериментальных пластин (нейтральные, токсичные), глубина их погружения, освещенность или ориентация поверхности к сторонам света (более интенсивное обрастание развивается на поверхностях, ориентированных на восток) (Долгопольская, Дегтярев, 1968), направление течения морской воды, ее температура, соленость и доступность корма для гидробионтов-обрастателей с фильтрационным типом питания (Горбенко, 1977; Брайко, 1985; Таможняя и др., 1988; Александров, 2008).

Сравнение результатов, полученных нами в 2017–2019 гг., с таковыми 60–90-х годов XX в., показало, что в бухте Севастопольская на различных антропогенных поверхностях развивается разнообразное обрастание, которое формируют те же виды беспозвоночных, что отмечались и ранее (Долгопольская, Дегтярев 1968; Горбенко, 1977; Брайко, 1985; Таможняя и др., 1988; Николаенко, Смирнова, 1996; Полтаруха, 2000; Гринцов, Полтаруха, 2004; Марикультура..., 2007): усоногие раки *Amphibalanus improvisus* Darwin (синоним *Balanus improvisus* Darwin); двустворчатые моллюски *M. galloprovincialis*; полихеты семейств

Serpulidae и Spionidae, доминирует *Polydora ciliate* Johnston; корковые мшанки *Conopeum seurati, Cryptosula pallasiana* Moll (синоним *Lepralia pallasiana* Moll); нитчатая мшанка *B. gracilis*; колониальная асцидия *B. schlosseri*; оболочник *M. euprocta*; кишечнополостной гидроид *O. lavine*. Кроме перечисленных видов на антропогенных поверхностях встречается немногочисленная группа подвижных, неприкрепленных к субстрату червей (олигохеты, турбеллярии, нематоды), которые относятся к второстепенным организмам-обрастателям (Горбенко, 1977; Гринцов, Полтаруха, 2004). Их жизнедеятельность проходит среди прикрепленных обрастателей, но они вносят лишь небольшой вклад в биомассу и негативное влияние обрастания подводной части судов и различных гидротехнических сооружений (Зевина, 1994; Полтаруха, 2000; Александров, 2008; Раилкин и др., 2015).

Важнейшим фактором, влияющим на экологию, биологию беспозвоночных и таксономический состав сообществ обрастания является температура воды, которая определяет начало и продолжительность оседания гидробионтов-обрастателей, а также развитие всех прикрепившихся личинок (Горбенко, 1977; Раилкин, 2008; Лисицкая, 2017). Температура воды регулирует потребление кислорода, пищевые потоки и скорости роста осевших отдельных особей и колоний гидробионтов-обрастателей (Долгопольская, Дегтярев, 1968; Брайко, 1985; Александров, 2008; Звягинцев, 2005; Рябушко и др., 2019).

В зимний и осенний периоды 2019 г. в районе испытательного стенда зарегистрирована аномально высокая температура воды. В феврале, самом холодном месяце, она не опускалась ниже 8.5–8.0°С и в марте быстро прогревалась до 12.0°С. В сентябре температура воды сохранялась на уровне 22.8–20.0°С, медленно охлаждаясь до 16.3–15.6°С к октябрю, что на 1.5–2.5°С выше, по сравнению с наблюдениями 80–90-х гг. XX в. (Таможняя и др., 1988; Николаенко, Смирнова, 1996).

Анализ ценозов обрастания после месячных экспозиций пластин, проведенных с февраля по декабрь 2019 г., показал, что мшанки *C. pallasiana* и *A. improvisus* первыми появляются на поверхности образцов, оседание и рост колоний мшанок и домиков усоногих раков начинается с февраля и продолжается в течение 9 мес (рис. 5). Оседание ботриллюсов наблюдается весной при быстром прогревании морской воды до 17.0–19.0°С и осенью, пока температура воды сохраняется на этом же уровне (рис. 5г, 5к, 5л). Зарегистрировано летнее оседание полихет, их домики в течение месяца разрастались до 10 мм (рис. 5и). В летний период при температуре воды 23.6–25.8°С (табл. 1) в течение месяца сообщества обрастания формировались на 40–55% поверхности образцов, а размер гидробионтов достигал максимальных значений (рис. 5д–5и). Следует отметить, что моллюски не оседали на чистую поверхность экспериментальных пластин в период их массового появления в мероплактоне – весенний сезон, начало осеннего сезона (Лисицкая, 2017; Рябушко и др., 2019). Появление молоди Bivalvia в результате роста личинок наблюдали в сентябре 2019 г. только в многослойных 4-месячных сообществах (рис. 4з, 4и).

При сравнении полученных результатов с аналогичными наблюдениями в 80–90-х годах XX в. (Таможняя и др., 1988; Николаенко, Смирнова, 1998) выявлен ряд отличий в динамике оседания гидробионтов на антропогенные поверхности. В последние годы усоногие раки *Amphibalanus improvises* (синоним *Balanus improvisus*) начинают оседать на месяц раньше – с февраля. Массовое оседание личинок моллюсков происходит в сентябре–октябре в отличие от летнего пика оседания, отмечавшегося ранее.

По результатам наблюдений авторов, мшанка *Cryptosula pallasiana* (синоним *Lepralia pallasiana*) одновременно с усоногим раком *A. improvisus* остаются доминирующими гидробионтами-обрастателями, но их численность возросла и в летне-осенних многослойных сообществах достигает 53.2 и 43.4% общей численности обрастателей соответственно. В 70–90 годах XX в. в таких сообществах численность доминантов *Cryptosula pallasiana* (синоним *Lepralia pallasiana*) не превышала 40%, *Amphibalanus improvisus* (синоним *Balanus improvisus*) 30–40% и характеризовалась межгодовой изменчивостью (Брайко, 1985; Таможняя и др., 1988).

Отмеченные изменения, в первую очередь, можно связать с влиянием климатического фактора – постепенным повышением на севастопольском взморье среднегодовой температуры воды на 1.5°С в течение последних 20 лет (Chelydina et al., 2017). В результате этого в прибрежных акваториях бухты Севастопольская период с февраля по ноябрь по температурному режиму характеризуется благоприятными условиями для оседания и развития на антропогенных поверхностях основных групп черноморских макрообрастателей.

Выводы. В прибрежных акваториях бухты Севастопольская с февраля по ноябрь происходит интенсивное оседание на различные антропогенные поверхности основных представителей черноморского обрастания. В 2-месячных ценозах минимальный оброст отмечен на органических материалах, максимальный (до 80% поверхности) – на Ст3, алюминии и технической резине. Многослойное и разнообразное по видовому составу обрастание антропогенных поверхностей формируется в летне-осенний сезон. Личинки усоногого

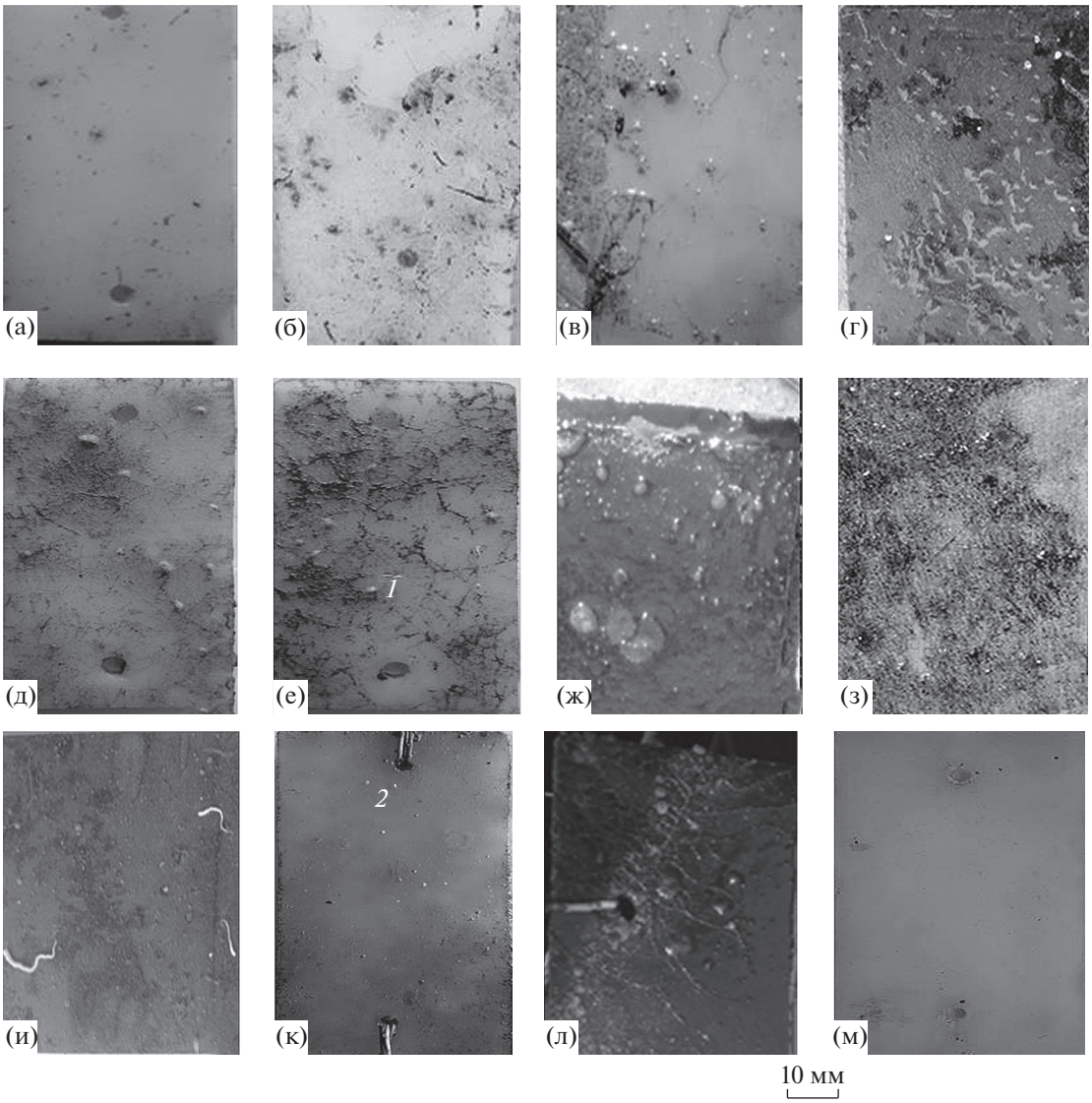


Рис. 5. Месячные ценозы обрастания на антропогенных поверхностях, 2019 г.: а – февраль; б – март; в – апрель; г – май; д – июнь; е–з – июль; и – август; к – сентябрь; л – октябрь; м – ноябрь. (*1*) – нитчатая мшанка *Bowerbankia gracilis*; (*2*) – колониальная асцидия *Botrillus schlosseri*.

рака *A. improvisus* начинают оседать на месяц раньше, в феврале, когда температура воды достигает 9–10°С. Оседание личинок двустворчатых моллюсков *M. galloprovincialis* и *M. lineatus* и их развитие преобладают в осенние месяцы (сентябрь–октябрь), что не наблюдалось в исследованиях 80–90-х гг. XX в. В многомесячных сообществах обрастания мшанки *C. pallasiana* одновременно с *A. improvisus* являются эдификаторами ценозов и формируют первый ярус оброста, в котором по численности (до 53.2% всех осевших гидробионтов) доминируют мшанки. В течение года их оседание продолжается 8–9 мес, с февраля по ноябрь. Изменения в динамике и продолжительности оседания гидробионтов, наблюдаемые в последние годы, можно связать с влиянием климатического фактора – постепенным повышением на севастопольском взморье среднегодовой температуры воды на 1.5–2.0°С в результате глобального потепления. Изучение особенностей формирования сообществ обрастания в прибрежных акваториях бухты Севастопольская позволяет определить сезоны, благоприятные для испытания и селективного отбора наиболее перспективных противообрастающих состав и современных средств защиты от обрастания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания Института природно-технических систем (номер госрегистрации АААА-А18-118020790176-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров Б.Г. 2008. Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. Киев: Наук. думка.

Белокопытов В.Н., Никольский Н.В. 2015. Устойчивые антициклонические вихри у южного и северного побережья Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. Севастополь: Морской гидрофизический институт. Вып. 1. С. 47.

Брайко В.Д. 1985. Обрастание в Черном море. Киев: Наук. думка.

Гонтарь В.И. 2016. Мшанки Черного моря // Бюл. науки и практики. Науч. журн. № 10. С. 29. https://doi.org/10.5281/zenodo.160913

Горбенко Ю.А. Экология морских организмов перифитона. Киев: Наук. думка. 1977.

Гринцов В.А., Полтаруха О.П. 2004. Функциональные группы видов в архитектуре сообщества обрастания // Океанология. Т. 44. № 4. С. 583.

Долгопольская М.А., Дегтярев П.Ф. 1968. Биологическое обоснование для стендовых испытаний сравнительной эффективности средств защиты от обрастания // Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. Москва: Наука. С. 132.

Звягинцев А.Ю. 2005. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука.

Зевина Г.Б. 1994. Биология морского обрастания. Москва: Изд-во Москов. ун-та.

Казанкова И.И. 2016. Поведенческие реакции оседающих педивелигеров *Mytilus galloprovincialis* (Lam.) при различных режимах движения воды // Системы контроля окружающей среды. Вып. 3(23). С. 119.

Ковальчук Ю.Л., Неврова Е.Л., Шалаева Е.А. 2008. Диатомовые обрастания твердых субстратов. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Лебедовская М.В., Филиппов Н.А., Сорокин А.Н. и др. 2018. Формирование сообщества обрастания искусственных субстратов в условиях бухты Казачья (Черное море) // Матер. Юбилейной XX Международной науч. конф. “Биологическое разнообразие Кавказа и юга России”. Махачкала: Типография ИПЭ РД. С. 630.

Лисицкая Е.В. 2017. Таксономический состав и сезонная динамика мероплактона в районе мидийно-устричной фермы (Севастополь, Черное море) // Морской биол. журн. Т. 2. № 4. С. 38. https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.4.04

Марикультура на Черном море. 2007. Севастополь: НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика.

Николаенко Т.В., Смирнова Л.Л. 1996. Об эффективности противообрастающих покрытий с различным механизмом действия на личинки беспозвоночных // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Черного моря. Севастополь: НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 180.

Полтаруха О.П. 2000. Об изучении сукцессии сообщества обрастания на противообрастающих покрытиях // Экология моря. Вып. 52. С. 39.

Раилкин А.И. 2008. Колонизация твердых тел бентосными организмами. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та.

Раилкин А.И., Твердов А.И., Отвалко Ж.А. и др. 2015. Оценка противообрастающих свойств материалов по показателям обилия многовидовых сообществ обрастания // Вода: Химия и экология. № 7. С. 52.

Раилкин А.И., Отвалко Ж.А., Коротков С.И. и др. 2017. Концепция экологически безопасной защиты от морского обрастания и ее разработка с использованием каучук-эпоксидных покрытий // Морской биол. журн. Т. 2. № 3. С. 40. https://doi.org//10.21072/mbj.2017.02.3.04

Рябинин А.И., Шибаева С.А. 2002. Физико-химические методы в гидрохимии. Севастополь: НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика.

Рябушко В.И., Щуров С.В., Коврыгина Н.П. и др. 2019. Комплексные экологические исследования прибрежной зоны западного Крыма с целью выбора места размещения морской фермы (Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. Вып. 2. С. 67. https://doi.org/10.22449/2413-5577-2019-2-67-77

Рябушко Л.И., Бондаренко А.В., Мирошниченко Е.С. и др. 2020. Диатомовые водоросли и цианобактерии перифитона экспериментальных синтетических полимерных материалов в карантинной бухте Черного моря // Биология внутр. вод. № 4. С. 355. https://doi.org/10.31857/S0320965220030158

Серавин Л.Н., Миничев Ю.С., Раилкин А.И. 1985. Изучение обрастания и биоповреждений антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) // Экология обрастания в Белом море. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 5.

Таможняя В.А., Горомосова С.А., Шапиро А.З. и др. 1988. Метаболизм сообщества обрастаний. Сообщение 1. Динамика видового состава, биомассы, микрогетеротрофов и РОВ в среде с сообществом на разных стадиях его формирования // Экология моря. Вып. 30. С. 36.

Chambers L.D., Stokes K.R., Walsh F.C. et al. 2006. Modern approaches to marine antifouling coatings // Surface & Coatings Technology. V. 201. Iss. 6. P. 3642. https://doi.org/10.1016/j.surfcoat.2006.08.129

Chelyadina N.S., Popov M.A., Lisitskaya E.A. et al. 2017. The ecological condition of coastal waters off the Heracles Peninsula (Crimea, the Black Sea) // Ecologica Montenegrina. V. 14. Ecologica Montenegrina. V. 14. Spec. Iss. P. 39. https://doi.org/10.37828/em.2017.14.5

Kazankova I.I. 2014. Peculiarities of Seasonal Dynamics of *Mytilus galloprovincialis* Larvae Numbers in the Coastal Zone of the Crimea (based on long-term data) // Hydrobiol. J. V. 50. № 3. P. 13. https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v50.i3.20

Formation of Fouling Communities on Anthropogenic Surfaces in the Coastal Waters of Black Sea

L. L. Smirnova[1, *], A. A. Koshkarov[1], and O. S. Sizova[1]

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

**e-mail: inik48@inbox.ru*

Seasonal development of a fouling community on anthropogenic surfaces in the marine coastal waters at a depth of 1.5–2.0 m is shown. In the autumn-winter period (October–February). *Cryptosula pallasiana* (Moll), and the colonial ascidia *Botrillus schlosseri* (Pallas), and the attached ciliates of the genera Zoothamnium, Vorticella, Ephelota, Dendrosoma, and Folliculina form a layer of incomplete fouling on the surface. A multi-species fouling communities develop during the summer-autumn season (July–November). *C. pallasiana, Conopeum seurati* (Canu) and *Amphibalanus improvises* (Darwin), which settle simultaneously, form the first tier of fouling. The filamentous bryozoans *Bowerbankia gracilis* (Leidy) and the polychaetes of the Serpulidae and Spionidae families settle in July–August and form a second fouling tier. *Molgula euprocta* (Drasche), the hydroid *Obelia loveni* (Allman), and the mollusks *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck), *Mytilaster lineatus* (Gmelin) larvae which settle in September, continue the fouling succession during the autumn period. The results show both the biodiversity in the southwestern coastal water of the Crimea, and the impact on the fouling succession of the climatic factor – the temperature of sea water, increasing as a result of global warming.

Keywords: southwestern coast of Crimean Peninsula, coastal water, sea water temperature, colonization processes, fouling community

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 472–480

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583(282.247.414.5)

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

© 2021 г. В. Н. Подшивалина[a, b, *]

[a] *Государственный природный заповедник "Присурский", Чебоксары, Россия*

[b] *Чувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова, Чебоксары, Россия*

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

Поступила в редакцию 22.12.2020 г.
После доработки 12.01.2021 г.
Принята к публикации 28.01.2021 г.

Проанализировано пространственное размещение сообществ зоопланктона на участке р. Волги (Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища), включающем зоны с различным гидрологическим режимом. По продольному профилю реки наблюдается постепенное изменение их состава и видовой структуры. Сообщества литорали различных участков более сходны между собой, чем с сообществами пелагиали. В устьевой зоне притока эффект экотона проявляется в смешении фаун, но не в увеличении видового богатства. Глубина и температура воды определяют основную часть вариаций в составе сообществ.

Ключевые слова: зоопланктон, пространственная структура, концепция речного континуума, концепция динамики пятен, экотон, Чебоксарское водохранилище, Куйбышевское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965221050156

ВВЕДЕНИЕ

Водохранилища сочетают в себе совокупность условий, характерных для разного типа водоемов, и представляют собой сложную квазиприродную систему. В связи с этим важно изучение закономерностей распределения сообществ в крайне гетерогенной среде водохранилищ и выявление определяющих его факторов. Вопрос о дискретности и континуальности, а также размерах дискретных пятен планктона в водохранилище обсуждался в работе Шургановой и др. (2014). Однако пространственная организация дискретных сообществ в условиях синергетического эффекта от влияния различных факторов требует дополнительного изучения.

Изменения видовой структуры сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища исследованы с момента его заполнения (Шурганова, Черепенников, 2010). Особенности ее формирования на современном этапе развития представлены в работе (Шурганова и др., 2014). В Волжском плесе Куйбышевского водохранилища изучена трофическая структура зоопланктона на открытом и заросшем макрофитами мелководье (Борисович, Яковлев, 2011). Зоопланктон всего участка р. Волги от нижней части Чебоксарского водохранилища до Волжского плеса Куйбышевского водохранилища исследован Лазаревой и др. (2012, 2018) без детализации распределения в пространстве.

Цель работы – выявить закономерности пространственного размещения (по продольному, поперечному и вертикальному профилям водоемов) сообществ зоопланктона на участках Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ, характеризующихся разной проточностью и находящихся под влиянием их притоков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наблюдения проводили на Чебоксарском (август–ноябрь 2011 г.) и Куйбышевском (август 2011 г.) водохранилищах и их притоках (август 2008–2013 гг.) (рис. 1). Пробы отбирали планктобатометром объемом 10 л и сетью Апштейна с размером ячеи 120 мкм, фильтрация 50–100 л воды. Собранный материал фиксировали 4%-ным формалином. Определяли численность и биомассу каждого вида ракообразных и коловраток. В местах отбора проб зоопланктона измеряли температуру воды с помощью термометра, встроенного в планктобатометр, или термооксиметра Кит 5Э.

В Чебоксарском водохранилище материал собран в литорали ниже устья р. Парат (*Ch1*) и на мелководье левого берега р. Волги (1–4 км ниже г. Чебоксары) (*Ch2*), а также в пелагиали того же

Сокращения: *W* – индивидуальная масса.

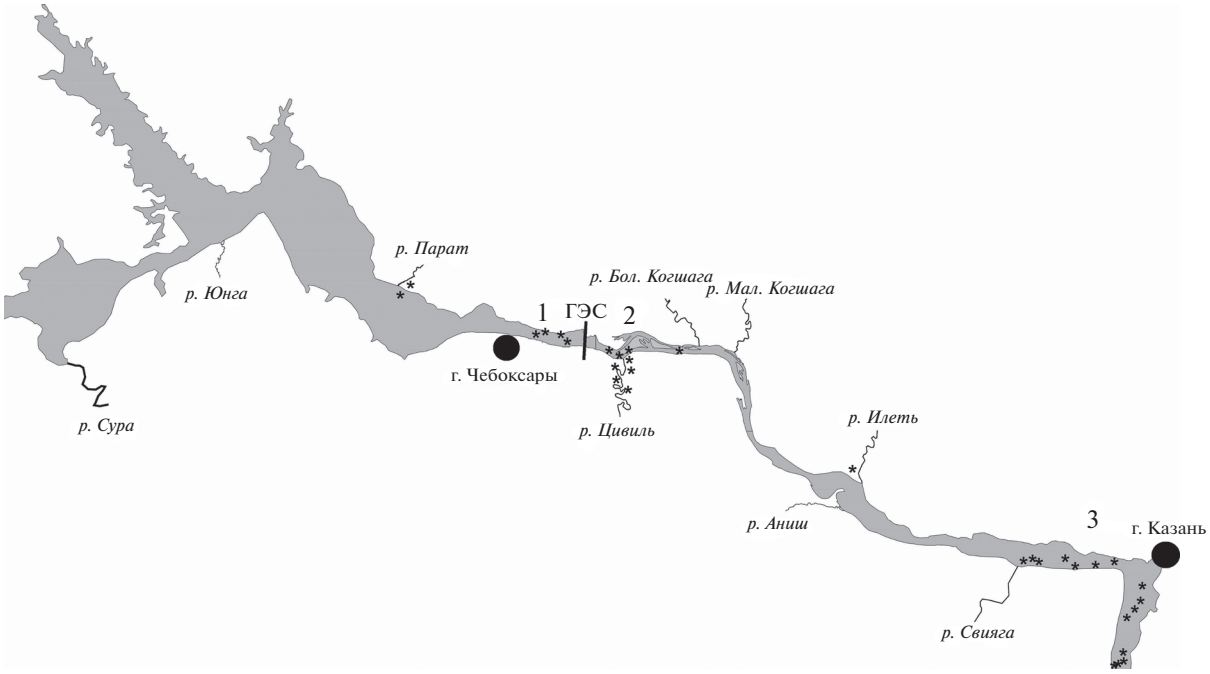


Рис. 1. Схема расположения исследованных участков и точек отбора проб. 1 – приплотинная часть Чебоксарского водохранилища; 2 – речной участок Куйбышевского водохранилища; 3 – Волжский плес Куйбышевского водохранилища, точки отбора проб обозначены звездочками (*).

участка с поверхности и у дна на глубине 10–12 м (*Ch3_1* и *Ch3_2*). В Куйбышевском водохранилище исследовали два участка. В верхней речной проточной части Волжского плеса с сохранившимся коренным руслом р. Волги пробы отбирали в 10 км ниже Чебоксарской ГЭС (*K1_1* и *K1_2*), 1 км выше устья р. Цивиль (с поверхности и у дна на глубине 5 м) (*K2*), в районе впадения р. Цивиль (с поверхности и у дна на глубине 3 м) (*K3_1* и *K3_2*), против г. Мариинский Посад (с поверхности) (*K4*). На участке Волжского плеса от устья р. Свияга до г. Казань обследовали поверхностный слой 0–1 м на 11 станциях в пелагиали (*K5*, *7*, *8*, *10*, *12–14*, *16–19*) и на четырех в литорали (*K6*, *9*, *11*, *15*). Кроме того, материал собирали в устьевых зонах рек Парат (левый приток нижней части Чебоксарского водохранилища) (*Ch_P*), Илеть (*K_I*) и Цивиль (*K_Z*) (соответственно левый и правый притоки Волжского плеса Куйбышевского водохранилища).

Приплотинный участок Чебоксарского водохранилища и Волжский плес ниже устья р. Свияга Куйбышевского водохранилища рассматривали как малопроточные, верхний речной участок Волжского плеса – как проточный (табл. 1). Влияние вод водохранилища на фауну притока изучали на примере р. Цивиль (длина 197 км) от истока до устья. Более подробно материал собирали в нижнем течении реки на трех участках: выше зоны контакта вод реки и водохранилища (условно обозначен как “нижнее течение”), в зоне контакта (смешения) вод, где наблюдаются постоянные противотечения, и в устье.

В период наблюдений температура воды в Чебоксарском водохранилище была выше, чем в Куйбышевском (табл. 1), превышала таковую в аналогичный период типичного по термике 2008 г., но не достигала значений экстремально жаркого 2010 г. (Лазарева и др., 2012).

Для определения сходства сообществ обследованных участков на основе данных о численности отдельных видов, а также оценки влияния факторов (температуры, глубины, расположения в акватории) на состав фауны планктонных ракообразных применяли методы канонического корреляционного анализа (CCA) с использованием программы Canoco for Windows 4.5 (Ter Braak, 1988). Включенные в анализ данные предварительно нормализовали логарифмированием. Статистическую значимость взаимосвязей оценивали пермутационным тестом Монте-Карло с 4999 перестановками.

Значимость отдельного вида в сообществе (доминирование) оценивали на основе данных о его обилии с использованием функции рангового распределения (Федоров и др., 1977), а также по показателю его встречаемости (Песенко, 1982). Экологические группы организмов по способу передвижения и захвата пищи выделены согласно классификации Чуйкова (1981). При характери-

Таблица 1. Характеристика исследованных акваторий

Водохранилище, участок	Коэффициент водообмена, год$^{-1}$	Скорость течения, м/с	Прозрачность, м	Температура, °С (август, 2011)	
				пелагиаль	литораль
Чебоксарское вдхр.,	20.90*	–	–	–	–
приплотинный	–	0***	0.9	22.0 ± 0.02	22.5
Куйбышевское вдхр.,	4.11**	0.02–0.10****	–	–	–
речной	–	0.65***	0.9–1.1	–	–
Волжский плес	–	–	–	19.4 ± 0.08	20.9 ± 0.05

Примечание. "–" – данные отсутствуют.
* (Литвинов, Законнова, 1986.)
** (Эдельштейн, 1998.)
*** Чувашский ЦГМС.
**** (Куйбышевское ..., 2008.)

стике групп перечислены виды, составляющие основу биомассы (>5% суммарной биомассы).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Состав фауны и встречаемость общих видов. В Чебоксарском водохранилище за исследованный период выявлено 47 видов зоопланктеров: 19 – Rotifera, 22 – Cladocera, 6 – Copepoda; в Куйбышевском – 36 видов: 18 – Rotifera, 12 – Cladocera, 6 – Copepoda. В августе семь видов беспозвоночных отмечены одновременно, но с различной встречаемостью, в составе сообществ зоопланктона всех трех исследованных участков. Коловратки-вертикаторы *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) преобладают по встречаемости на слабопроточных участках обоих водохранилищ, *Euchlanis lucksiana* Hauer, 1930 – в Чебоксарском водохранилище. Ракообразные первичные фильтраторы *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1776), а также активные хвататели *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) доминируют на слабопроточных участках обоих водохранилищ, *Daphnia galeata* Sars, 1863 – на проточном участке Куйбышевского водохранилища. Встречаемость в >50% проб на протяжении всего исследованного участка р. Волги отмечена для вертикатора *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 и вторичного фильтратора *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776).

Пространственное размещение по продольному профилю. Встречаемость *Bosmina longirostris*, *Keratella cochlearis*, *Testudinella patina* (Herman, 1783) и *Trichocerca pusilla* (Lauterborn, 1903) была в 2–3 раза выше на малопроточных участках обоих водохранилищ (приплотинного в Чебоксарском, Волжского плеса ниже р. Свияги в Куйбышевском). К речному проточному участку Куйбышевского водохранилища приурочены, т.е. обнаружены только здесь или их встречаемость в 3–12 раз выше, чем на остальных участках, ракообразные *Mesocyclops leuckarti*, *Diacyclops crassicaudis* (Sars, 1863), *Daphnia galeata*, *Alona quadrangularis* (O.F. Müller, 1776). Коловратки прудового комплекса, индикаторы повышенной сапробности вод *Brachionus diversicornis* (Daday, 1883), *B. angularis* Gosse, 1851 (встречаемость обоих в ~50% проб), *B. calyciflorus* Pallas, 1776, *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 (встречаемость обоих <10% проб) отмечены только в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища.

В пелагиали приплотинного участка Чебоксарского водохранилища в августе по биомассе доминировали плавающие первичные фильтраторы *Daphnia galeata* у поверхности воды и *Limnosida frontosa* Sars, 1862 в глубинном слое (43 и 89% биомассы сообщества соответственно), ползающе-плавающие вторичные фильтраторы *Chydorus sphaericus* (4–30%), плавающе-ползающие вертикаторы *Euchlanis lucksiana* (5–12%). Ниже по течению на речном участке Куйбышевского водохранилища повсеместно преобладали первичные *Daphnia galeata* (30–92%) и вторичные *Chydorus sphaericus* (6–69%) фильтраторы. Ниже устья р. Свияги к ним добавлялись плавающие первичные фильтраторы *Bosmina longirostris*, *B.* cf. *crassicornis* Lilljeborg, 1887 и вертикаторы *Keratella cochlearis* (9–31, 35–46 и 1–13% соответственно).

Зоопланктон пелагиали приплотинной части Чебоксарского и речного участка Куйбышевского водохранилищ представлен более крупными особями (средняя W 3.36 ± 1.87 и 4.33 ± 1.91 мг × 10^{-3} соответственно), по сравнению с таковыми в расположенном ниже по течению Волжском плесе (W 0.75 ± 0.13 мг × 10^{-3}). Это объяснялось массовым развитием дафний.

Уникальные виды в августе составляли существенную долю фауны (39–50%) каждого из трех обследованных участков. Однако использованный в работе статистический метод не позволил идентифицировать сообщества этих участков р. Волги как достоверно обособленные. Наблюдались переходные сообщества, в равной степени

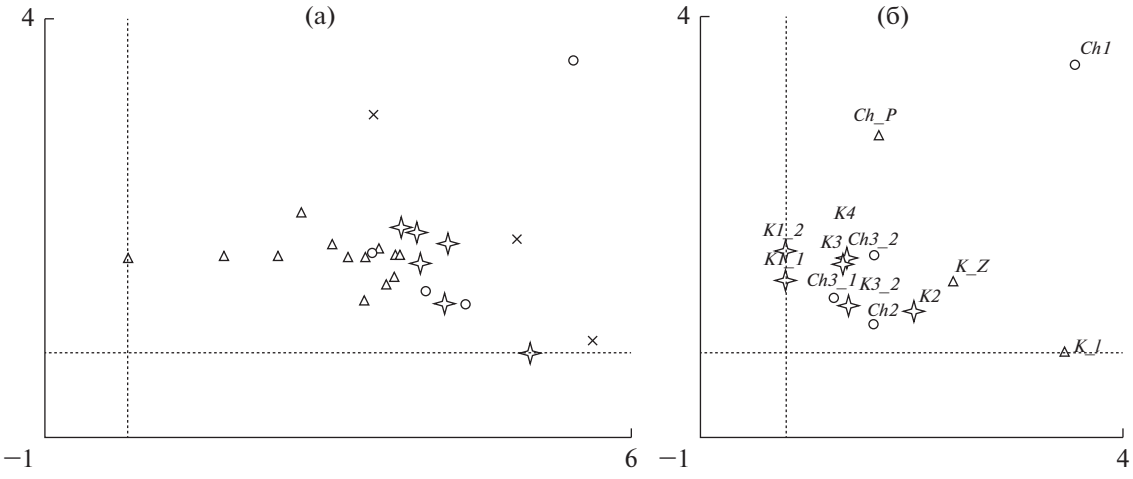


Рис. 2. Ординация сообществ зоопланктона: а – приплотинной части Чебоксарского водохранилища (○), речного проточного участка Куйбышевского водохранилища (✧) и Волжского плеса Куйбышевского водохранилища (Δ), а также притоков водохранилищ (×); б – то же, без Волжского плеса Куйбышевского водохранилища. Буквенные обозначения см. в тексте.

сходные с таковыми на обоих соседних участках реки. Результат канонического анализа, показан графически на рис. 2, где расстояние между точками определялось степенью сходства сообществ.

Отчетливо выделялись ценозы мелководного прибрежья ниже впадения р. Парат в Чебоксарское водохранилище (*Ch1*, рис. 2б), а также устьевых областей притоков Чебоксарского (р. Парат, *Ch_P*) и Куйбышевского (р. Илеть, *K_I*; р. Цивиль – *K_Z*) водохранилищ, где наблюдалось смешение речной фауны с таковой водохранилища (рис. 2б). Это свидетельствовало о наличии факторов, способствующих дифференциации сообществ по поперечному профилю р. Волги (см. ниже).

Пространственное размещение по поперечному профилю. В августе пелагиаль приплотинной части Чебоксарского водохранилища населяли несколько более крупные особи зоопланктона (W 3.36 ± 1.87 мг × 10^{-3}), чем в прибрежной части (W 2.58 мг × 10^{-3}). Эта тенденция в распределении зоопланктона наблюдалась не только летом, но и осенью перед ледоставом (W 1.78 ± 0.31 и 0.56 мг × 10^{-3} соответственно). В прибрежье Чебоксарского водохранилища более обильными по сравнению с пелагиалью были вторичные фильтраторы *Chydorus sphaericus*, *Disparalona rostrata* (Koch, 1841), *Eurycercus lamellatus* (O.F. Muller, 1776) и др. (в сумме 34% биомассы сообщества). В ноябре в литорали преобладали коловратки-вертикаторы (*Keratella quadrata* (O.F. Muller, 1786), *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879)), а также первичные (*Bosmina longirostris*) и вторичные (*Acroperus angustatus* Sars, 1863) фильтраторы ветвистоусых раков (26, 22 и 5% соответственно). Доля ювенильных особей веслоногих раков в это время достигала 17% биомассы планктона в литорали и >90% в пелагиали.

На речном проточном участке и в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища в пелагиали обитали более мелкие особи (W 4.33 ± 1.91 и 0.75 ± 0.13 мг × 10^{-3} соответственно), чем в прибрежье (W 8.40 и 2.05 ± 1.14 мг × 10^{-3}). В Волжском плесе это обусловлено обилием коловраток (26±4% суммарной биомассы) в пелагиали водохранилища, в литорали они формировали лишь 5±2% биомассы. В литорали речного проточного участка развивались крупные ракообразные фильтраторы *Daphnia galeata* и *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853), предпочитающие менее динамичные гидрологические условия.

В августе зоопланктон литоральной части водохранилищ (точки l, рис. 3, 4) более сходен с сообществом беспозвоночных в глубинном слое пелагиали (точки b, рис. 3, 4), в ноябре – с тем, что развивается в поверхностном (точки s, рис. 3, 4). Сообщества литорали из различных участков более сходны между собой, чем с рядом расположенными пелагическими (рис. 5). Они развиваются при несколько более высоких температурах (20.9 ± 0.5°C), чем в открытой части водохранилища (19.4 ± 0.8°C). При этом влияние температурных условий на состав сообществ недостоверно ($p > 0.05$).

Некоторые аспекты размещения зоопланктона в устьевых зонах притоков. Влияние Куйбышевского водохранилища на гидрологический режим р. Цивиль прослежено на расстоянии 22.5 ± 4 км от устья. Однако характерные для водохранилища таксоны обнаружены выше устья р. Цивиль только на ~4 км – в зоне, где постоянно наблюдали противотечения со стороны водохранилища.

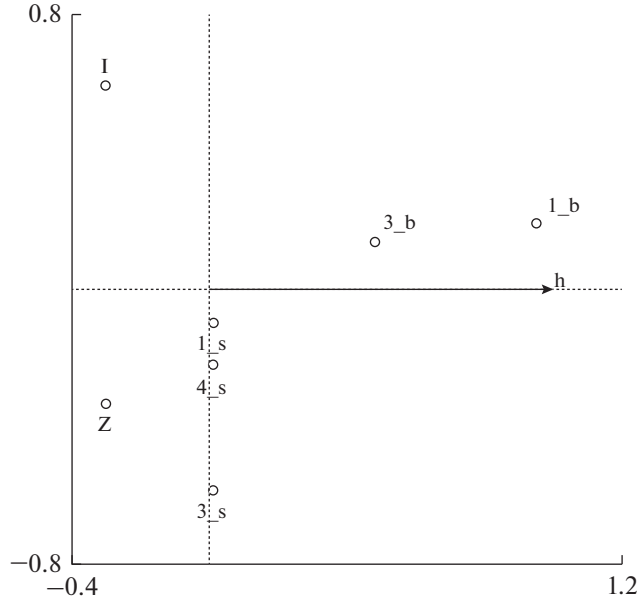


Рис. 3. Ординация сообществ зоопланктона (обозначения их расположения см. в тексте) речного проточного участка Куйбышевского водохранилища в августе из литорали (l), поверхностных (s) и придонных (b) слоев воды пелагиали (h – направление изменения глубины).

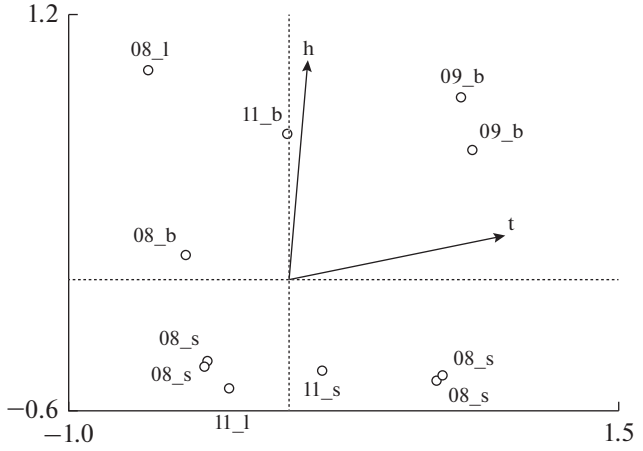


Рис. 4. Ординация сообществ зоопланктона приплотинной части Чебоксарского водохранилища в августе (08), сентябре (09) и ноябре (11) из литорали (l), поверхностных (s) и придонных (b) слоев воды пелагиали в пространстве факторов среды (температуры (t) и глубины (h)).

Здесь в летний период повышалась прозрачность по диску Секки (до 0.45–0.55 м, в нижнем течении в целом до 0.25–0.45 м). Причем, даже на этом участке отмечена пространственная неоднородность зоопланктона. Это позволило выделить собственно устье и краевую зону смешения речных вод с водами водохранилища (зона контакта вод), выше которой влияние фауны водохранилища не прослежено. В зоне контакта >60% численности и биомассы сообщества представлено коловраткой *Brachionus calyciflorus*. Для сравнения, в нижнем течении реки ее численность была 3.5–7.0% общей. Этот вид встречался преимущественно в нижнем течении р. Цивиль (67% проб), в среднем течении его встречаемость достигала 13%. Также в нижнем течении реки были сравнительно многочисленны другие представители рода – *B. quadridentatus* (13–19% численности) и *B. bennini* Leissling, 1924 (1–17% численности) (Подшивалина, 2013). В зоне контакта вод они не обнаружены.

В устьевом створе р. Цивиль представленность типично речных форм относительно низка (рис. 6). Меняющиеся гидрологические условия, вызванные режимом наполнения и сброса воды из водохранилища, вероятно, не способствуют увеличению численности попадающих сюда речных представителей зоопланктона, поэтому в устье развиваются преимущественно относительно крупные ракообразные (рис. 6), типичные для водохранилища. Среди них ветвистоусые раки *Limnosida frontosa*, *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), *Daphnia cucullata* Sars, 1862, *D. galeata* и веслоногие раки *Eurytemora velox*, *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820). Таким образом, в устьевой области зарегистрировано смешение фаун притока и водохранилища, однако здесь не наблюдалось увеличение видового богатства зоопланктона (рис. 6), что считается типичным для экотона данного вида (Гидроэкология..., 2015). По-видимому, такая ситуация обусловлена выраженной изменчивостью гидрологических условий (перепад уровня воды на 1–2 м в течение суток, обратный ток воды), что не благоприятствует развитию коловраток и мелких ветвистоусых раков.

Одновременно с распространением видов из водохранилища в его притоки выявлено влияние вод реки на структуру зоопланктона водохранилища, вероятно, за счет изменения условий его обитания. В верхней части речного участка Куйбышевского водохранилища (рис. 3, точка 1) по численности доминировали коловратки рода *Euchlanis*, по биомассе – ветвистоусый рачок *Daphnia galeata*. В пелагиали водохранилища напротив устья р. Цивиль (рис. 3, точка 3) основу сообщества представлял *Chydorus sphaericus* (более половины численности и биомассы). Крупные ракообразные отмечены в устьевой зоне р. Цивиль (рис. 3, точка Z), но в самом водохранилище они были только в литорали выше устья притока (рис. 3, точка l). Характерные для нижнего течения р. Цивиль коловратки рода *Brachionus* на речном участке Куйбышевского водохранилища не обнаружены. Структура зоопланктона в водохранилище приобретала черты, близкие к исходным (рис. 3, точка 1), в 15 км ниже по течению р. Волги (рис. 3,

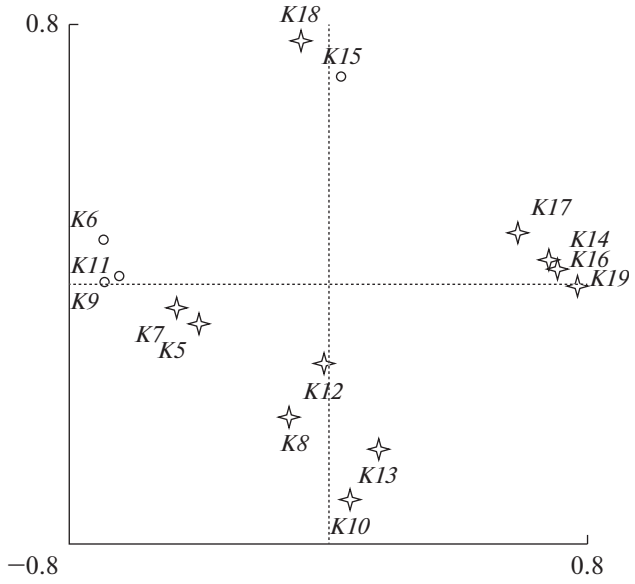


Рис. 5. Ординация сообществ зоопланктона Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в августе из литорали (○) и поверхностных слоев пелагиали (✧). Числовые обозначения – порядковые номера станций по мере удаления от верховья.

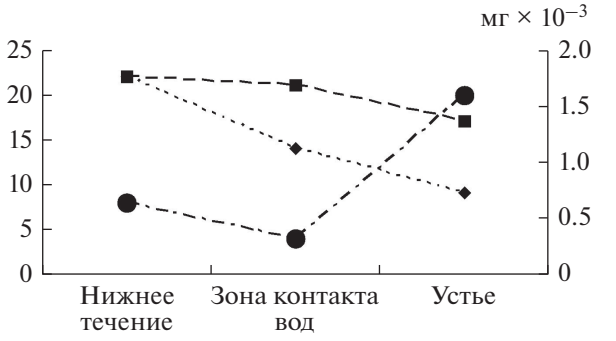


Рис. 6. Общее число видов (--■--), число типичных для реки (···◆···) в составе фауны р. Цивиль и средняя индивидуальная масса *W* (-·●·-) организма в нижнем течении и устье.

точка 4). Таким образом, в водохранилище ниже устья притока (рис. 3, точка 3) наблюдалось рассеивание речного сообщества в волжском.

Особенности вертикального размещения сообществ. По результатам канонического анализа состав зоопланктона глубоководной зоны Чебоксарского водохранилища с лимническими условиями различен на разных глубинах (рис. 3, 4) ($F = 1.77$; $p = 0.04$). Сообщества поверхностного слоя воды различных участков более сходны между собой, чем с таковыми в придонном горизонте. В отдельной точке зоопланктон поверхностного и глубинного слоя наиболее близок в августе (рис. 4), трофическая структура сообщества не различалась по вертикали. Осенью различия заметнее, при сходном видовом составе они проявляются в особенностях трофической структуры. Так, в сентябре в Чебоксарском водохранилище ветвистоусые раки первичные фильтраторы обильнее в придонном слое (63–71% суммарной биомассы), чем в поверхностном (25–51%). В группе веслоногих раков, осуществляющих активный захват пищи, вертикальное распределение было обратным: 0–5% у дна и 25–42% у поверхности. Также распределялись и копеподы на ювенильных стадиях развития (4–6% у дна и 28–23% у поверхности). Коловратки-вертикаторы в сентябре предпочитали большие глубины (21–30% суммарной биомассы), в поверхностном слое их было существенно меньше (2–4%).

На проточном речном участке Куйбышевского водохранилища достоверная ($p < 0.05$) зависимость состава зоопланктона от глубины не выявлена. По-видимому, это связано с вертикальной однородностью распределения зоопланктеров, обусловленной проточностью. Возможно, воды крупного притока (р. Цивиль) также способствуют формированию однородной вертикальной структуры сообщества.

Особенности распределения зоопланктона в разные сезоны. В августе в пелагиали приплотинного участка Чебоксарского водохранилища по биомассе доминировали крупные первичные фильтраторы *Daphnia galeata* (у поверхности 89%) и *Limnosida frontosa* (в глубинном слое 41%), по численности – вторичный фильтратор *Chydorus sphaericus* (у поверхности 17–28%) и коловратка-вертикатор *Euchlanis lucksiana* (24–35%).

В сентябре в доминирующий комплекс видов входили более мелкий первичный фильтратор *Bosmina longirostris* (29–48% по численности и 25–71% по биомассе), хищные и всеядные хвататели, представленные взрослыми и ювенильными особями *Mesocyclops leuckarti* (40% по биомассе) и *Thermocyclops oithonoides* (Sars) (26%), а также ползающе-плавающий вертикатор *Brachionus quadridentatus* (11–45% численности). Перед ледоставом в составе планктона отмечены в основном циклопы разных ювенильных стадий развития.

Среди факторов среды, изменяющихся в течение сезона, на состав зоопланктона влияла температура воды, по данным канонического анализа она определяла 39% различий состава сообществ. Для Чебоксарского водохранилища это влияние достоверно ($F = 1.67$, $p = 0.002$). При снижении температуры воды к осени уменьшалась средняя *W* особей (рис. 7) и возрастал вклад в сообщество мелких фильтраторов и ювенильных особей Cyclopoida, характеризующихся смешанным питанием. Это отражало ход сезонной сукцессии зоопланктона.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В Чебоксарском водохранилище выделяют левобережный речной, правобережный речной, переходный и озерный зоопланктоценозы (Шурганова и др., 2014). Состав зоопланктона исследованной приплотинной части этого водохранилища сходен с описанным “озерным” сообществом (Шурганова и др., 2014). Он характеризуется наличием общих видов с расположенными ниже по течению участками Волжского плеса Куйбышевского водохранилища. По-видимому, между сообществами двух водохранилищ существуют тесные взаимосвязи, не выявлено признаков, позволяющих четко разграничить их друг от друга. Вариации проточности служат одним из определяющих факторов формирования сообществ по продольному профилю исследованного участка р. Волги. Отмечены изменения структуры зоопланктона: в обоих водохранилищах на участках с замедленным течением более разнообразно и обильно представлены плавающие и плавающе-ползающие коловратки-вертикаторы, на относительно более проточных участках – первичные и вторичные фильтраторы ракообразные. Подобное характерно для лотических объектов различного масштаба (Крылов, 2005; Лазарева, 2010; Чертопруд, 2011).

Пограничные (экотонные) сообщества расположены по периметру водохранилищ в устьях притоков и литорали. Они граничат с другими экосистемами, испытывают влияние сочетания разнотипных факторов и отличаются заметным своеобразием. Зоопланктон в устьевых зонах притоков и в литорали обоих водохранилищ характеризуется значительной обособленностью от пелагического, что определяет дифференциацию сообществ по поперечному профилю. В литорали, как и в пелагиали, наблюдается постепенная смена сообществ по продольному профилю р. Волги. Таким образом, в прибрежной и пелагической зонах складываются параллельные континуумы. Это может быть обусловлено характерными для лотических систем дрифтовыми процессами с переносом вещества по продольному профилю (Богатов, 2013).

Сходство между пелагическими и литоральными сообществами меньше, чем между расположенными вдоль русла р. Волги, и определяется скоростью течения. На проточных участках различия сообществ в поперечном профиле выражены в большей степени. Установленная картина распределения сообществ на исследованном участке р. Волги близка к комбинированной концепции организации речных экосистем, основанной на расширенном представлении о речном континууме (Богатов, 2013; Батурина, 2019). В формировании континуума реки участвует все сообщество водотока, при этом взаимодействие между отдельными зонами осуществляется через систему взаимодействия следующих друг за другом локальных сообществ, приуроченных к конкретным разнородным биотопам (Богатов, 2013).

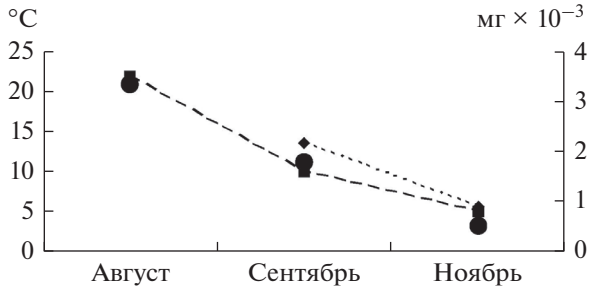


Рис. 7. Средняя индивидуальная масса W (●) организма, приповерхностная (--■--) и глубинная (···◆···) и температура воды на приплотинном участке Чебоксарского водохранилища в августе–сентябре 2011 г.

Сложно четко определить границы сообществ водохранилища в устьях притоков. Это переходные зоны между экосистемами рек и водохранилищ, что отмечалось и ранее (Крылов, 2005; Гидроэкология..., 2015). Причем протяженность этих зон определяется гидрологическим режимом и может быть достаточно большой. Индикатором переходной зоны в устье р. Цивиль может служить коловратка-вертикатор *Brachionus calyciflorus*. Ее численность существенно выше в зоне контакта (смешения) вод по сравнению с соседними сообществами. Подобное может быть проявлением действия *r*-отбора в условиях нестабильной среды (Охапкин, Юлова, 1993).

Наряду с видами, характерными для исследованного региона, в устьевой части р. Цивиль отмечен обитатель субтропических и тропических широт *Keratella tropica* (Apstein, 1907) (Кутикова, 1970), а также теплолюбивый *Brachionus budapestinensis* Daday, 1885. Ветвистоусый рачок *Diaphanosoma orghidani* Negrea, 1982 отмечен в устьевых областях рек Илеть и Цивиль, а также на участках этих притоков в подпоре Куйбышевского водохранилища. Северная граница распространения этого вида, ранее достаточно редкого, проходит на ~57° с.ш., (Коровчинский, 2004). В настоящее время он обитает по всей р. Волге (Лазарева, 2012; Лазарева и др., 2018). В водохранилищах *D. orghidani* нами не выявлена, однако она известна для Чебоксарского водохранилища (Лазарева, 2012; Шурганова и др., 2014). На примере Рыбинского водохранилища показано (Лазарева, 2012), что *D. orghidani* концентрируется в наиболее проточных приустьевых участках малых рек-притоков. Как отмечено ранее (Лазарева, 2008), продвижение южных видов на север обусловлено созданием водохранилищ, причем вселенцы поначалу заселяют устья притоков (Лазарева, 2010).

Влияние самих притоков на фауну водохранилища прослеживается несколько в ином аспекте. Воды притока влияют не на состав, а, преимущественно, на структуру сообщества планктонных беспозвоночных водохранилища. Это воздействие состоит в изменении условий их обитания. В первую очередь изменяются физико-химические условия: скорость течения, солевой состав вод, содержание питательных веществ (Муравейский, 1960). В водохранилищах р. Волги это способствует массовому развитию веслоногих ракообразных, осуществляющих активный захват пищи (до 24 ± 1% биомассы) и вторичных фильтраторов из числа ветвистоусых ракообразных (до 53 ± 11%) при уменьшении доли первичных фильтраторов до 17 ± 12%.

Глубина и температура воды в равной степени определяют основную часть (78%) вариаций состава зоопланктона, каждый из факторов объясняет 39% вариаций. В каждом горизонте вод р. Волги температурные условия и содержание пищевых объектов (фито-, бактериопланктон, детрит) относительно однородны (Корнева, 2015). Это определяет большее сходство структуры сообществ в одном горизонте по сравнению с таковыми в разных вертикальных слоях воды.

Сезонные изменения структуры зоопланктона в позднелетне-осенний период обусловлены завершением жизненных циклов крупных летних теплолюбивых видов и замещением их мелкими видами, менее требовательными к пищевым условиям. Выявленные нами изменения структуры зоопланктона изученного участка р. Волги сходны с теми, что описаны для зоопланктона открытой литорали Куйбышевского водохранилища (Борисович, Яковлев, 2011) и пелагиали Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) (Лазарева, 2010).

Выводы. Результаты анализа распределения зоопланктона по продольному профилю исследованного участка р. Волги, включающего зоны с различным гидрологическим режимом, свидетельствуют о постепенном изменении состава и видовой структуры сообщества, что соответствует расширенной модели континуума как последовательного однонаправленного накопления отличий от верхних участков к расположенным ниже по течению. Сообщества различных участков литорали более сходны между собой, чем с соседними пелагическими. В устьевой зоне малой реки-притока Куйбышевского водохранилища выявлено смешение фаун, но не отмечено типичного для экотона повышенного уровня видового богатства планктонных беспозвоночных. Вероятно, это связано с неблагоприятным для ряда видов гидрологическим режимом. Глубина и температура воды в наибольшей степени влияют на изменение структуры сообществ по вертикали. В конце вегетационного сезона при снижении температуры воды наблюдается уменьшение средней индивидуальной массы W особей зоопланктона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность В.А. Яковлеву, Е.В. Осмелкину, Л.В. Егорову, С.С. Максимову и сотрудникам Чувашского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды за помощь в сборе материала, А.В. Крылову и Н.Г. Шевелевой за обсуждение полученных результатов, а также анонимному рецензенту за ценные советы и замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Чувашской Республики (проект № 13-04-97158).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батурина Н.С. 2019. Закономерности организации речных экосистем: ретроспектива становления современных концепций (обзор) // Биология внутр. вод. № 1. С. 3. https://doi.org/10.1134/S0320965219010042

Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука.

Богатов В.В. 2013. О закономерностях функционирования речных экосистем в свете базовых научных концепций // Вестник Северо-Восточного центра ДВО РАН. Гидробиология. № 4. С. 90.

Борисович М.Г., Яковлев В.А. 2011. Трофическая структура зоопланктона разнотипных мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища // Ученые записки Казанского университета. Сер. Естеств. науки. Т. 153. С. 214.

Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. 2015. Ярославль: Филигрань.

Коровчинский Н.М. 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

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

Крылов А.В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. Москва: Наука.

Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник). 2008. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.

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

Лазарева В.И. 2008. Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоемах бассейна Верхней Волги в начале XXI века // Биология внутр. вод. № 1. С. 81.

Лазарева В.И. 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Лазарева В.И. 2012. Распространение видов рода *Diaphanosoma* (Crustacea, Cladocera) в водохранилищах рек Волги и Шексны: влияние факторов среды // Биология внутренних вод. № 3. С. 33.

Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2012. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 394.

Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А. 2018. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. № 82(85). С. 28.

Литвинов А.С., Законнова А.В. 1986. Водный баланс, водообмен и режим уровня Чебоксарского водохранилища в первые годы заполнения // Водные ресурсы. № 3. С. 69.

Муравейский С.Д. 1960. Животный планктон реки Керженца // Реки и озера. Москва: Гос. изд-во геогр. литературы. С. 308.

Охапкин А.Г., Юлова Г.А. 1993. Анализ динамических взаимодействий водохранилища и эвтрофированного притока по показателям видовой структуры фитопланктона // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН. С. 112.

Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука.

Подшивалина В.Н. 2013. Распределение зоопланктона по продольному профилю малой реки в условиях высокой антропогенной нагрузки (на примере р. Цивиль, Среднее Поволжье) // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 15. № 1(3). С. 503.

Федоров Е.Д., Кондрин Е.К., Левич А.П. 1977. Ранговое распределение фитопланктона Белого моря // Доклады академии наук СССР. Т. 236. № 1. С. 264.

Чертопруд М.В. 2011. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы европейской России // Журн. общей биологии. Т. 72. № 1. С. 51.

Чуйков Ю.С. 1981. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. № 3. С. 71.

Шурганова Г.В., Черепенников В.В. 2010. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов двух волжских водохранилищ в процессе их формирования и развития // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. Т. 3. № 3. С. 267.

Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Кудрин И.А., Ильин М.Ю. 2014. Характеристика современного состояния видовой структуры и пространственного размещения сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 417.

Эдельштейн К.К. 1998. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. Москва: ГЕОС.

Ter Braak C.J.F. 1988. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination. New York: Power Microcomputer.

Zooplankton Distribution in the Middle Volga River Reservoirs in Areas under Tributaries Influence

V. N. Podshivalina[1, 2, *]

[1]*Prisursky State Nature Reserve, Cheboksary, Russia*
[2]*Chuvash State University, Cheboksary, Russia*
**e-mail: verde@mail.ru*

The spatial distribution of zooplankton communities in the Volga River section (Cheboksary and Kuibyshev reservoirs) including areas with different hydrological conditions has been analyzed. The zooplankton composition and species structure gradually changes along the river profile. Littoral communities from different parts are more similar among themselves than with pelagic ones. In the mouth zone of the tributary the ecotone effect is manifested as the fauna mixing but not as an increase in the species richness. Variations in the community structure are mostly determined by the depth and water temperature.

Keywords: zooplankton, spatial structure, river continuum concept, patch dynamics concept, ecotone, Cheboksary reservoir, Kuibyshev reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 481–500

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(4/5)

ОСНОВНЫЕ КЛАССЫ РЕОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ИХ РЕГИОНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ЕВРАЗИИ

© 2021 г. М. В. Чертопруд*

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 09.11.2020 г.
После доработки 16.01.2021 г.
Принята к публикации 26.02.2021 г.

Для десяти регионов Евразии, представляющих все климатические пояса и многие природные зоны континента, описаны особенности пяти выделенных ранее классов сообществ реофильного макрозообентоса: сообщества плотных грунтов (ритрали), мягких грунтов (пелали), зарослей макрофитов (фитали), ручьев и родников (кренали) и береговой кромки (рипали). Показано, что основные трофические группы, жизненные формы и таксоны в каждом классе сообществ повторяются в различных регионах. В зависимости от климата и рельефа региона меняется характерное соотношение различных жизненных форм, а в зависимости от биогеографического региона – состав сообществ на уровне видов и, отчасти, родов. Каждый класс сообществ обладает большой внутренней неоднородностью и может быть подразделен на значительное число вариантов. Все изученные сообщества по структуре делятся на сообщества Petersen-типа (с преобладанием комплекса личинок насекомых, низким и неустойчивым во времени обилием и относительно четкой привязкой к биотопу) и сообщества Mebius-типа (со сверхдоминированием одного–двух видов ракообразных или моллюсков, высоким обилием и слабой привязкой к конкретному биотопу). Предлагаемая классификация может считаться географически универсальной для Евразии, и потенциально может быть расширена на все типы континентальных водных объектов.

Ключевые слова: сообщества, водотоки, пресноводные беспозвоночные, Евразия

DOI: 10.31857/S032096522105003X

ВВЕДЕНИЕ

Сообщества водотоков, как и другие биотические сообщества, формируются в условиях сложной мозаики экологических факторов, на которую накладывается большое разнообразие составляющей их видов, различных в каждом регионе (Hynes, 1970). Картина многообразия самих сообществ также весьма сложна и требует, как минимум, адекватной классификации для любых практических действий (Pennak, 1971).

Первая типология пресноводных (как и наземных) сообществ животных принадлежит Шелфорду (Shelford, 1913) и основывается на натуралистических наблюдениях, без привлечения количественных данных. Типология Шелфорда использует как доминирующие таксоны, так и факторы среды: автор описывает наиболее выделяющиеся формации (формация *Hydropsyche*, формация *Planorbis* и др.) и группирует их по типам водоемов.

Известна система донных биоценозов Жадина (Жадин, 1940), созданная на основе особенностей грунта и течения: все биоценозы делятся на рео- и лимнофильные, и далее – по основным типам субстратов. Автор рассматривает только средние и крупные равнинные реки, игнорируя малые водотоки, а также влияние рельефа, климата и др.

Интересная типология предложена Иллиесом (Illies, 1961) для продольной зональности рек, где он выделяет креналь (зону ручьев и родников, холодных, чистых, маломощных), ритраль (зону быстрых прохладных каменистых малых рек) и потамаль (зону больших теплых равнинных рек с илисто-песчаным дном). Ключевой критерий предложенного разделения на зоны – летняя (максимальная) температура воды; при этом имеется в виду, что другие факторы (размер водотока, скорость течения, субстрат) более или менее сопряжены с ней. Эта схема в общем адекватна при умеренном климате в местности, где ручьи стекают с гор или с возвышенностей (для которой и была предложена). В других условиях определения кренали, ритрали и потамали по Иллиесу не соблюдаются (Hynes, 1970). Принципиальные структурные различия сообществ малых, средних и крупных водотоков существуют, но причины их

определяются сложнее. Частично они описаны в концепции речного континуума (Vannote et al., 1980), определяющей трофические особенности разных продольных зон водотока. В ней, в частности, постулировано, что в ручьях основной источник питания – аллохтонный листовой опад и среди животных должны преобладать детритофаги-разгрызатели; в малых реках ведущую роль приобретают альгообрастания и макрофиты, а среди животных – соскребатели; в крупных реках питание обеспечивается приносимым течением микроскопическим детритом, доминируют детритофаги-собиратели и фильтраторы. Эта закономерность также искажается в разных регионах и ландшафтах (Statzner, Higler, 1985). Позднее было выдвинуто еще несколько концептуальных обобщений о закономерностях формирования и структуры реофильных сообществ (Townsend, 1989; Богатов, 1995; Poff, 1997; Thorp et al., 2006, Suren, Riis, 2010), но они не связаны прямо с проблемой типологии сообществ. В последнее время стала известна так называемая "концепция градиента речного биома" (Dodds et al., 2015), постулирующая влияние на речные сообщества регионального климата и растительности через гидрологический режим водотоков и через специфичные для каждого ландшафта нарушающие факторы (например, влияние выпаса скота или пожаров). В основном, в вышеназванных работах рассмотрено изменение различных абиотических факторов в градиенте влажности и преобладающей растительности (пустыня–степь–лес). Подобный подход представляется весьма перспективным, но пока не углубляется в описание структуры сообществ соответствующих биомов.

Все эти построения не противоречат друг другу, но освещают лишь отдельные аспекты разнообразия реофильных сообществ. Текущая задача – построение более или менее единой и цельной схемы классификации, причем основанной на достаточном массиве данных, чтобы быть устойчивой в разных регионах и ландшафтах.

Еще несколько закономерностей, неоднократно описаных (Chertoprud, 2011; Chertoprud et al., 2018), являются ключевыми для дальнейших классификационных построений. Наиболее важный результат: как правило, отдельные типы сообществ более или менее соответствуют определенным комбинациям факторов абиотической среды, т.е. биотопам в широком понимании этого слова. Из этого правила есть исключения, но они могут оговариваться отдельно. Соответствие (хотя бы и грубое) типов сообществ и биотопам позволяет дополнять биотическую классификацию биотопической, что существенно упрощает поставленную задачу.

Важный результат касается региональной изменчивости сообществ. Сопоставление региональных классификаций показывает, что многие (возможно, почти все) типы сообществ повторяются в различных регионах вместе с биотопами, к которым они приурочены, (хотя встречаются в одних регионах чаще, в других – реже). Структура сообществ одного типа в разных регионах имеет значительное (но не полное) сходство – так называемый эффект параллельных сообществ, впервые описанный Шелфордом (Shelford, 1913). Как правило, при смене региона меняется видовой состав сообщества, но сохраняется набор жизненных форм, семейств и, отчасти, родов (происходит замещение близкородственных видов). Поэтому географически универсальные типы следует выделять по составу и обилию родов и семейств, а не видов.

Наблюдаемая структура сообщества, помимо прочих факторов, может быть связана с размером рассматриваемого биотопа. Мы предпочитаем работать с масштабом первых метров – мезобиотоп (mesohabitat) в понимании Парасевича (Parasiewicz, 2001). Этот масштаб примерно соответствует индивидуальной подвижности макрофауны, т.е. ее масштабу восприятия биотопа. В большем масштабе (макробиотоп – десятки, сотни метров, километры) объектом изучения становится целый участок водотока, в этом масштабе устанавливается зональность по Иллиесу (Illies, 1961), проводится классификация рек по рыбному населению (Hawkes, 1975) и работает так называемая "Европейская рамочная директива" по контролю качества вод (European..., 2000). Масштаб макробиотопа представляется оптимальным для типизации самих водотоков, описания рыбного населения или оценки распределения качества воды, но слишком крупный для изучения сообществ бентоса. В меньшем масштабе (сантиметры-дециметры, т.е. микробиотоп) структура сообществ макрофауны теряет устойчивость в связи со случайным наличием/отсутствием особей отдельных видов (особенно крупных) – с этим, вероятно, связаны многие неудачные попытки описания этих сообществ по одиночным пробам площадью, как правило, от 0.01 до 0.1 м^2.

Цель работы – на основе обзора накопленных региональных данных по типологии сообществ макрофауны выделить специфику классов сообществ, характерных для всех регионов (в пределах Евразии) и заложить основы для дальнейшей, более подробной, классификации сообществ континентальных вод. Под типом сообщества понималось повторяющееся в ряду проб соотношение обилий таксонов, не затрагивая гораздо более сложный вопрос о реальной связи видов в сообществе между собой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обзор охватывает ~2950 количественных проб макробентоса, собранных для изучения разнооб-

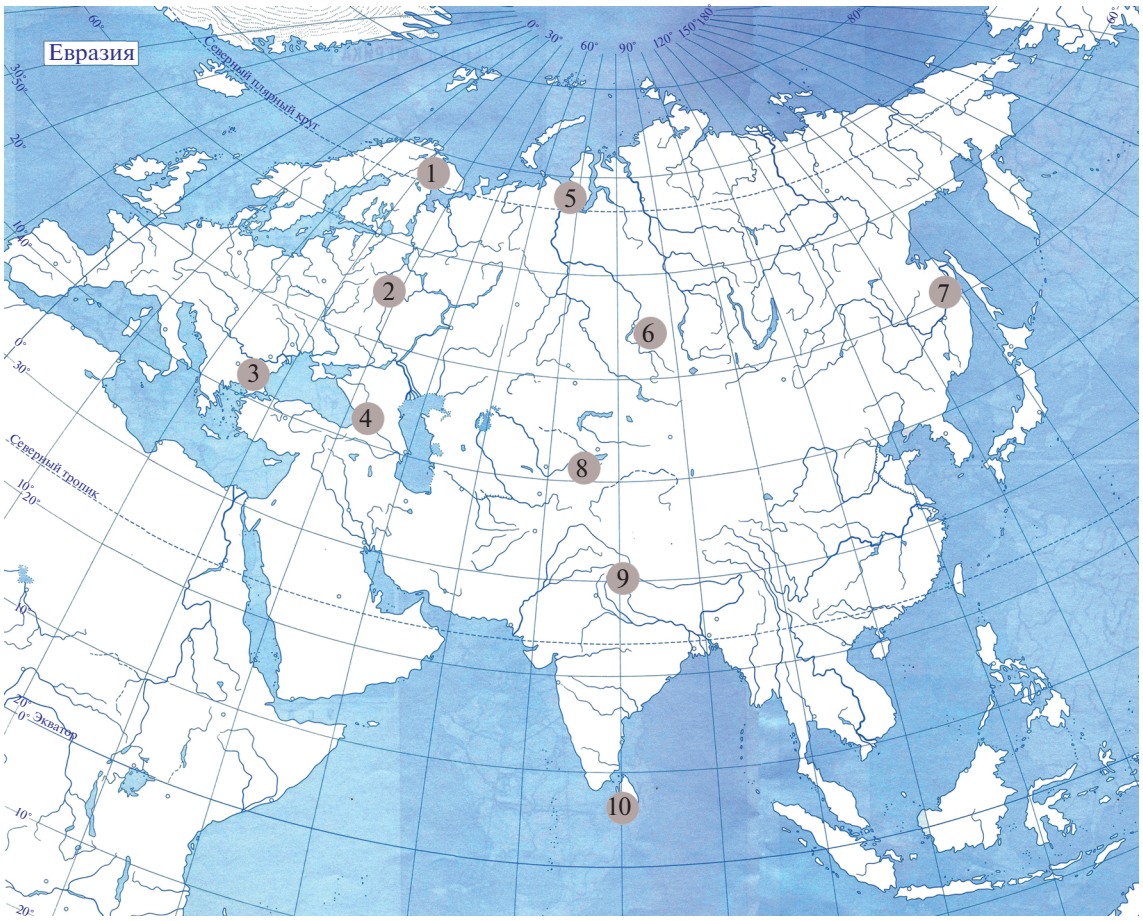


Рис. 1. Карта расположения обследованных регионов в Евразии. Цифрами обозначены регионы: 1 – Кольский п-ов, 2 – Московский регион, 3 – Восточные Балканы, 4 – Кавказ и Закавказье, 5 – Южный Ямал, 6 – Новосибирское Приобье, 7 – Нижнее Приамурье, 8 – Западный Тянь-Шань, 9 – Южные Гималаи, 10 – Шри-Ланка.

разия донных и зарослевых реофильных сообществ в десяти различных регионах Евразии (рис. 1): **Кольский п-ов** (субарктический климатический пояс, климат в горах до арктического, природные зоны северной тайги и тундры) (Чертопруд, Палатов, 2013); **Московский регион** (Центр Европейской России) (умеренный климатический пояс, зоны южной тайги и смешанных лесов) (Chertoprud, 2011); **Восточные Балканы** в Болгарии и Турции (субтропический пояс, климат в горах до умеренного, природные зоны средиземноморских кустарников, широколиственных и таежных лесов) (Чертопруд, Палатов, 2017); **Кавказ и Закавказье** (умеренный и субтропический пояса, климат в горах до альпийского, природные зоны средиземноморских кустарников, широколиственных и таежных лесов, альпийских лугов) (Палатов и др., 2016, Palatov, Chertoprud, 2018, 2020); **Южный Ямал** (субарктический пояс, зона тундры) (Палатов, Чертопруд, 2012); **Новосибирский регион** (умеренный климатический пояс, природные зоны степей и тайги) (Chertoprud, Palatov, 2013); **Нижнее Приамурье** (умеренный климатический пояс, зоны смешанных муссонных лесов и тайги (Чертопруд и др., 2020а); **Западный Тянь-Шань** (умеренный пояс, климат в горах до альпийского, природные зоны степей, тайги, альпийских лугов (Чертопруд и др., 2020б); **Гималаи и Северная Индия** (тропический пояс, климат в горах до умеренного, природные зоны переменно-влажных тропических, субтропических, широколиственных и хвойных лесов) (Chertoprud et al., 2018); **о. Шри-Ланка** (экваториальный пояс, климат в горах до субтропического, природные зоны влажных тропических и субтропических лесов) (Chertoprud, 2019).

В целом, приведенные данные охватывают регионы всех климатических поясов и большинства природных зон Евразии. Большая часть материала обработана и опубликована ранее, ниже представлен обзор ранее полученных результатов, некоторые данные дополнены и проанализированы заново. Пробы отбирали во всех характерных биотопах участка водотока, за исключением глу-

боководных. Как правило, материал собирали с берега.

Каждую пробу отбирали на участке протяженностью от трех до десяти метров, что соответствует термину мезобиотоп в работе (Parasiewicz, 2001). На протяжении этого участка, при условии сохранения более или менее однородного биотопа, собирали несколько (обычно – 5 или 10) суммарной пробы – 0.1 или 0.2 м^2 соответственно. В случае линейного биотопа (например, при изучении береговой кромки водотока подпроб, усредняемых в одну пробу, которая и служила для описания сообщества. Площадь пробоотборника была 0.02 м^2) подпробы располагались вдоль образуемой субстратом линии, но так же в пределах нескольких метров. Когда биотоп был неоднороден даже в пределах пробоотборника (обычно в ручьях и родниках), его интерпретировали как смешанный. В некоторых случаях раздельно изучали биотопы, находящиеся друг под другом на разной глубине (например, зарослей макрофитов и илистого дна под ними).

В качестве основной меры обилия таксонов использовали величину метаболизма, рассчитываемую на основе численности и биомассы каждого таксона по формуле: $D = kN^{0.25}B^{0.75}$, где N – численность вида, B – биомасса, k – специфичный для группы коэффициент. Считается, что этот показатель прямо отражает потребление животными пищи, а также их потребности в дыхании и, соответственно, более объективен для оценки роли организмов в сообществах (Алимов, 1979; Жирков, 2010). В сравнении с ним, оценка обилия по биомассе приводит к завышению роли крупных организмов (например, двустворчатых моллюсков сем. Unionidae), а оценка по численности – наоборот, к завышению роли мелких форм (чаще всего хирономид). Для изучения структуры сообществ вычисляли относительный метаболизм – доля каждого вида по метаболизму в процентах. При оценке абсолютного метаболизма вносили поправки на локальную температуру воды в соответствии с кривой Крога (Алимов, 1979). Следует отметить, что при работе с относительной биомассой результаты по типизации сообществ были сходны с таковыми по метаболизму.

Для выделения типов сообществ применяли популярный в геоботанике метод Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964), модифицированный для количественных данных (Chertoprud, 2011). Он включает выделение комплексов совместно встречающихся массовых видов, с последующей привязкой, насколько это возможно, к типу биотопа и описанию действия других факторов, существенных для данной серии станций. Классификационные построения проводили раздельно в каждом из изученных регионов, затем их сопоставляли для выявления региональной специфики, общих закономерностей и построения классификации, не привязанной к конкретному региону.

При описании структуры сообществ использовали, помимо названий таксонов, их жизненные формы, включающие, в применяемой нами трактовке, характеристики подвижности организма (плавающий, ползающий, роющий, малоподвижный), основного способа защиты от хищников (панцирный, роющий, щелевой и др.) и характера питания (альгофаг-соскребатель, эврифаг, хищник и др.). Тип питания в основном определен по классификации Камминса (Cummins, Klug, 1979) с уточнениями по другим авторам (Монаков, 1998; Паньков, 2004); тип подвижности и защиты – главным образом, по собственным наблюдениям.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сравнение региональных классификаций реофильных сообществ показало, что сообщества всех регионов относятся к пяти крупным классам, в основном имеющим биотопическую привязку. Эти классы получили названия по соответствующим биотопам: сообщества ритрали (плотных грунтов), пелали (илисто-песчаных грунтов), фитали (зарослей макрофитов), кренали (ручьев и родников) и рипали (субстратов береговой кромки). Все эти классы характеризуются специфической структурой на уровне жизненных форм и семейств. Сообщества пелали, как правило, занимают основную площадь дна крупных равнинных рек длиной >100 км, креналь преобладает в ручьях длиной ≤5 км, в малых реках в разных соотношениях сочетаются сообщества ритрали, пелали, фитали и рипали.

Представленность этих классов в разных регионах сильно варьирует, главным образом, в зависимости от преобладающего рельефа местности данного региона. В целом, в горных регионах преобладают сообщества ритрали и кренали, в холмистых равнинах примерно в равной степени представлены все классы сообществ, а на низменностях встречаются в основном сообщества пелали, фитали и рипали. С другой стороны, эти данные зависят и от выбора исследователем конкретных водотоков и биотопов, а также от уровня антропогенной деградации водотоков в каждом регионе. Например, в тропических и субтропических регионах сильно подвержены деградации равнинные водотоки и их сообщества, в силу чего данные по ним более скудны, и большинство сборов относится к горным районам.

Ниже приведено подробное описание выделенных нами классов сообществ: особенности таксономической структуры и условий местообби-

Таблица 1. Усредненная структура сообществ ритрали в различных регионах Евразии (доли семейств в общем метаболизме сообщества, %)

Количественный показатель и таксон	Кольский п-ов	Московский регион	Восточные Балканы	Кавказ и Закавказье	п-ов Южный Ямал	Новосибирское Приобье	Нижнее Приамурье	Западный Тянь-Шань	Южные Гималаи	о. Шри-Ланка	Среднее
Количество проб	47	150	46	315	17	26	34	180	205	54	1074
биомасса, г/м^2	8.5	26.5	27.1	31.1	38.7	18.4	28.7	12.8	21.7	10.3	26.5
метаболизм, мл O_2/(м^2 ч)	0.7	3.3	4.6	4.8	5.7	2.4	4.0	1.3	3.5	2.4	4.4
Ephemeroptera											
Baetidae	18.0	22.4	14.4	15.8	0.2	14.4	4.2	12.8	13.9	5.8	16.8
Heptageniidae	1.2	1.3	13.9	25.4	0.1	11.8	15.4	12.0	15.5	–	16.0
Ephemerellidae	2.3	1.6	3.0	0.4	0.1	12.1	5.1	0.4	2.0	–	1.7
Leptophlebiidae	0.1	0.4	0.7	1.2	0.7	0.8	0.4	–	2.5	28.4	2.7
Odonata											
Euphaeidae	–	–	0.1	–	–	–	–	–	0.4	7.4	0.5
Plecoptera											
Perlidae	–	–	2.7	12.9	–	0.2	–	0.3	1.6	1.7	5.0
Perlodidae	15.6	3.1	0.1	0.6	6.3	1.7	2.7	3.7	–	–	2.4
Nemouridae	1.4	1.6	2.4	1.1	2.4	4.9	0.1	0.9	0.5	–	1.3
Trichoptera											
Hydropsychidae	3.2	13.1	12.1	7.5	–	3.2	3.8	1.6	18.6	14.7	10.8
Rhyacophilidae	6.6	7.3	2.9	1.8	25.7	10.5	1.3	4.9	1.2	–	4.2
Glossosomatidae	0.3	2.3	4.9	3.0	5.1	–	11.9	7.3	5.5	3.4	4.9
Limnephilidae	1.9	4.1	2.7	1.4	5.7	2.9	2.0	0.3	0.1	–	1.7
Uenoidae	–	–	–	–	–	–	5.3	–	1.3	–	0.5
Apataniidae	2.4	–	–	0.1	–	–	4.3	0.3	0.3	–	0.4
Coleoptera											
Psephenidae	–	–	–	–	–	–	–	–	0.9	4.4	0.4
Diptera											
Chironomidae	11.7	5.9	5.2	9.1	3.3	4.3	12.1	25.9	4.3	1.5	11.4
Simuliidae	20.1	6.6	8.2	8.2	41.4	17.0	13.5	8.7	11.5	9.2	11.6
Blephariceridae	–	–	2.5	1.6	–	–	–	3.5	1.0	–	1.5
Malacostraca											
Gammaridae	–	0.1	7.7	2.3	–	2.9	4.7	1.2	–	–	1.6
Gecarcinulidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5.9	0.3
Gastropoda											
Ancylidae	–	8.8	4.1	1.2	–	–	–	–	–	–	2.0

Примечание. Здесь и в табл. 2–5 приведены семейства, достигающие ≥3% суммарного метаболизма в одном из регионов, “–” – отсутствие семейства.

тания, показатели суммарного обилия и географическая изменчивость.

Сообщества ритрали (плотных субстратов)

Класс сообществ, обычно связанный значительной скоростью течения. Наиболее типичный биотоп ритрали – каменистые перекаты быстрых рек, хотя близкие условия (и сообщества) могут наблюдаться также на затопленных древесных объектах, некоторых водных растениях, скальных монолитах, галечном грунте и даже на каменистых прибойных берегах крупных озер. Предложивший этот термин для предгорных малых рек Иллиес (Illies, 1961) вводил для ритрали также температурные ограничения, но они теряют смысл при рассмотрении регионов с различным климатом и рельефом. Ритраль, в нашем понимании, в основном, сходна с расширенным понятием ритрали Леванидова (1981) и с литореофильными сообществами в понимании Жадина (1940). Как правило, в сообществах ритрали преобладают личинки амфибиотических насекомых (поденок, ручейников или двукрылых). Центральное, несущее наиболее полный набор жизненных форм сообщество ритрали, – сообщество каменистых перекатов некрупных быстрых, чистых и прохладных рек (как и описана типичная ритраль у Иллиеса). Сообщества ритрали встречаются во всех регионах и ландшафтах Евразии, в горах являются основным классом сообществ и наиболее разнообразны по таксономической структуре, на возвышенностях встречаются наравне с другими классами сообществ, в низменностях относительно редки и часто обеднены таксонами.

Местообитание ритрали имеет характерный комплекс взаимосвязанных условий среды. Постоянное течение воды требует специальных адаптаций макробеспозвоночных к нему: надежного прикрепления к субстрату, обтекаемой формы тела или укрытия в щелях. С другой стороны, течение обеспечивает постоянное перемешивание воды и в целом стабильно благоприятный кислородный режим. Кроме того, вода постоянно приносит мелкодисперсные взвеси, что позволяет организмам зообентоса реализовать энергетически очень эффективную стратегию пассивной фильтрации. Плотные субстраты обычно снабжены надежной поверхностью для прикрепления и щелевыми микробиотопами. Сочетание небольшой глубины и высокой освещенности благоприятно для развития водорослей на верхней поверхности субстратов, которые служат пищей для альгофагов-соскребателей. С другой стороны, при их сильном развитии (обычно в крупных водотоках) обрастания становятся недоступны для соскребателей. По-видимому, зообентос ритрали слабо выедается рыбами, хотя литературные данные на эту тему противоречивы – от констатации отсутствия значимого влияния рыб (Culp, 1986; Flecker, Allan, 1984) до вполне существенного их воздействия (Forrester, 1994; Power, 1992). Предположительно, роль выедания рыбами возрастает в более крупных реках и в тропиках с увеличением разнообразия реофильных рыб (Dudgeon, 1999), но снижается или даже полностью исчезает в горах. Кроме того, рыбы эффективно выедают бентос (в том числе ритральный) во время дрифта (Forrester, 1994).

Состав основных жизненных форм: **малоподвижный альгофаг-соскребатель** (брюхоногие моллюски сем. Ancylidae; ручейники сем. Glossosomatidae, Goeridae, Apataniidae, Thremmatidae, Drusinae, Neophylacinae; поденки сем. Ephemerellidae; двукрылые сем. Blephariceridae). Главным образом панцирные формы. Таксономически наиболее разнообразная группа, разные таксоны которой сменяют друг друга в разных регионах. Наиболее массовы в небольших водотоках без заиления, на умеренном течении воды; **ползающий альгофаг-соскребатель** (поденки сем. Heptageniidae, частично Leptophlebiidae). Наиболее массовы в горах. В разных регионах и температурных зонах замещают друг друга разные рода и виды сем. Heptageniidae (*Epeorus*, *Iron*, *Rhithrogena*, *Ecdyonurus, Electrogena*, *Heptagenia*), в Ориентали их отчасти (на о. Шри-Ланка – полностью) сменяют Leptophlebiidae; **плавающий альгофаг-соскребатель** (мелкие поденки сем. Baetidae). Массовы почти во всех регионах, в горах и на равнинах. При умеренном течении воды преобладают виды рода *Baetis* (включая *Rhodobaetis*), на быстром течении, обычно в горах, – более уплощенные *Acentrella*, *Baetiella*, *Gratia*; **малоподвижный червеобразный микрофаг**, обычно в толще обрастаний (ручейники сем. Psychomyidae, двукрылые сем. Chironomidae). В холодноводных биотопах при отсутствии эффективных хищников хирономиды могут жить и на пленочных обрастаниях (*Diamesa*), в крупных водотоках с корковыми обрастаниями эта группа обитает в норках в толще корки (ручейники рода *Psychomyia*, хирономиды родов *Orthocladius*, *Cricotopus*, *Eukiefferiella* и др.); **прикрепленный фильтратор-микрофаг** (мошки сем. Simuliidae). Встречаются спорадично, подвержены резкой сезонной динамике, тяготеют к участкам с максимальными скоростями течения и нередко доминируют при скоростях течения ≥1 м/с; **малоподвижный фильтратор-эврифаг,** факультативно – хищник-засадчик (ручейники сем. Hydropsychidae, Polycentropodidae, Philopotamidae, Brachycentridae). Массовый элемент почти всех сообществ ритрали (кроме некоторых арктических), обитает в широком диапазоне температуры, сапробности, размера водотока и скорости течения. В Палеарктике наиболее распространен род *Hydropsyche*, в Ориентали широко сочетаются многие роды, особенно из сем. Hydropsychidae и

Philopotamidae; **ползающий щелевой детритофаг-разгрызатель** (веснянки сем. Nemouridae, Leuctridae; поденки сем. Leptophlebiidae; бокоплавы сем. Gammaridae). Второстепенная для ритрали группа, населяющая щели под камнями, где скапливается приносимый детрит. Характерна для малых лесных водотоков; **ползающий щелевой хищник-поисковик** (ручейники сем. Rhyacophilidae; веснянки сем. Perlidae, Perlodidae; планарии сем. Dugesiidae). Более типичны для холодноводных и горных регионов, в водотоках без существенного заиления. Охотятся преимущественно на поденок и хирономид; при этом для веснянок сем. Perlodidae показана широкая эврифагия (Паньков, 2004).

Структура сообщества ритрали довольно сложна (табл. 1). При всех региональных различиях, в нем выделяется группа основных семейств и жизненных форм, доминирующих в большинстве случаев. Это малоподвижные пассивные фильтраторы (ручейники сем. Hydropsychidae, мошки Simuliidae), подвижные и малоподвижные альгофаги-соскребатели (поденки сем. Heptageniidae, Baetidae, Ephemerellidae; ручейники сем. Glossosomatidae), подвижные хищники (ручейники сем. Rhyacophilidae), а также Chironomidae (разные роды – соскребатели, детритофаги и хищники). Их роль, тем не менее, изменяется в зависимости от региона: относительное обилие сем. Hydropsychidae возрастает от Арктики к тропикам, Rhyacophilidae, напротив, более обильны в холодноводных регионах. Поденки сем. Heptageniidae наиболее массовы в горных регионах субтропического пояса, Ephemerellidae – в восточной Азии, роль Chironomidae и Simuliidae возрастает в высоких широтах и так далее.

Распространение еще ряда семейств в ритрали спорадично и зависит от регионального климата и географического положения. Так, сем. Blephariceridae и Perlidae отсутствуют в северных постгляциальных регионах, сем. Ancylidae характерно только для Западной Палеарктики, сем. Gammaridae типично для гор субтропического пояса; целый ряд семейств появляется только в тропиках. Поденки сем. Leptophlebiidae встречаются по всей Евразии, но только в Южной Азии (особенно на о. Шри-Ланка) появляются среди доминантов ритрали, замещая целый ряд других таксонов (в первую очередь Heptageniidae).

К характерным второстепенным семействам, обычно не входящим в комплекс доминантов, относятся: веснянки Leuctridae, Nemouridae, Perlodidae, ручейники Polycentropodidae, Psychomyidae, Philopotamidae, Goeridae, Apataniidae, Limnephilidae, жуки Elmidae, мухи Athericidae, планарии Dugesiidae.

В целом региональная изменчивость таксономической структуры сообществ ритрали весьма высока, и в северных, и в южных аберрантных регионах (например, п-ов Ямал и о. Шри-Ланка) на уровне семейств имеет немного общего, сохраняя сходство на уровне жизненных форм. С другой стороны, горные регионы умеренного и субтропического поясов континентальной Евразии (Кавказ, Балканы, Тянь-Шань, Гималаи) характеризуются большим структурным сходством при наиболее высоком таксономическом разнообразии и могут считаться эталонными для ритральных сообществ.

Суммарное обилие (биомасса и метаболизм) макробентоса в ритрали невелики (табл. 1), подвержено умеренным региональным вариациям и не образует заметного широтного тренда. Максимальные региональные значения (биомасса 38.7 г/м^2) наблюдаются на арктическом п-ове Ямал, несмотря на явно обедненную структуру сообществ, и связаны с огромной плотностью личинок Simuliidae. В большинстве регионов биомасса варьирует от 20 до 30 г/м^2, в некоторых регионах – несколько меньше (вероятно, в связи с меньшей продуктивностью наземных экосистем). Метаболизм и биомасса четко связаны между собой, что говорит об устойчивой размерной структуре ритральных сообществ (средняя масса тела особи находится в пределах 0.01–0.02 г). Кроме того, существует высокая изменчивость обилия внутри каждого региона.

Сообщества пелали (мягких грунтов)

Комплекс сообществ мягких грунтов (ил различного состава, в разной степени заиленные песок, гравий, детрит, глина) с преобладанием в макрофауне роющих организмов. Объединяет пелофильные, псаммофильные и аргиллофильные биоценозы в понимании Жадина (1940). Формально класс сообществ пелали близок к потамали в понимании Иллиеса (Illies, 1961), но на равнинах встречается не только в крупных реках, но и в водотоках любых размеров и термического режима. Тем не менее, в целом пелаль наиболее развита в крупных равнинных реках и крупных стоячих водоемах, в малых водотоках формирует таксономически обедненные и, видимо, сезонные варианты, перемежающиеся с сообществами других классов. В горах редка и спорадична.

Мягкие грунты в водотоках встречаются при различных скоростях течения, вплоть до его полного отсутствия. Как правило, беспозвоночные пелали находятся под сильным прессом выедания рыбами (Gilliam et al., 1989), основной защитой от рыб служит закапывание в грунт (Persson, Swensson, 2006). В сообществах пелали преобладает роющая инфауна. В толще илисто-песчаного грунта остро встает проблема обеспечения кислородом, которая заставляет бентосные организмы развивать специальные приспособления (промывае-

Таблица 2. Усредненная структура сообществ пелали в различных регионах Евразии (доли семейств в общем метаболизме сообщества, %)

Количественный показатель и таксон	Кольский п-ов	Московский регион	Восточные Балканы	Кавказ и Закавказье	п-ов Южный Ямал	Новосибирское Приобье	Нижнее Приамурье	Западный Тянь-Шань	Южные Гималаи	о. Шри-Ланка	Среднее
Количество проб	17	122	16	132	14	12	10	51	76	32	482
Биомасса, г/м^2	5.2	76.9	10.5	24.1	9.1	8.2	17.9	9.3	7.7	13.8	37.9
Метаболизм, мл O_2/(м^2 ч)	0.4	5.5	1.8	2.7	0.7	1.7	2.8	1.2	1.3	3.1	3.6
Ephemeroptera											
Ephemeridae	7.8	6.6	12.8	7.1	–	12.0	–	–	6.9	7.5	7.7
Baetidae	3.7	2.9	2.2	0.5	–	2.6	–	1.0	1.7	1.6	2.0
Leptophlebiidae	0.2	0.3	0.1	1.3	–	–	–	–	0.7	18.8	2.2
Caenidae	0.1	0.6	3.9	0.6	–	1.3	0.1	–	3.6	0.4	1.3
Odonata											
Gomphidae	–	1.2	6.2	5.1	–	–	–	–	11.1	4.5	4.9
Cordulegasteridae	–	–	0.1	4.0	–	–	–	–	–	–	1.4
Trichoptera											
Sericostomatidae	13.8	0.4	8.1	26.6	–	–	–	–	–	–	10.1
Odontoceridae	–	–	9.0	–	–	–	–	–	3.6	30.1	3.6
Megaloptera											
Sialidae	4.0	0.7	–	0.1	3.0	0.6	5.1	–	–	–	0.7
Diptera											
Chironomidae	23.1	24.1	26.4	12.2	16.6	30.2	69.2	64.6	26.6	2.7	31.0
Ceratopogonidae	0.1	1.2	0.1	0.1	0.8	0.6	–	0.1	3.9	0.5	1.3
Limoniidae	6.9	4.7	1.8	2.1	2.9	6.1	–	3.0	7.6	4.1	5.1
Pediciidae	1.4	1.3	3.1	0.3	–	9.8	1.8	0.2	–	–	1.1
Tabanidae	–	2.3	0.7	2.6	–	–	–	0.6	9.5	–	3.6
Bivalvia											
Unionidae	–	4.4	–	0.7	–	–	–	–	–	–	1.6
Sphaeriidae	–	3.0	0.5	–	24.0	6.6	–	–	–	–	2.0
Pisidiidae	10.8	17.5	3.5	5.9	31.0	17.1	5.4	1.9	0.1	1.4	10.3
Oligochaeta											
Tubificidae	11.8	6.9	6.5	9.3	10.3	3.5	10.2	11.3	1.4	5.0	9.0

мые водой трубчатые домики, гемоглобин в гемолимфе и т.п.), но в целом ограничивает глубину проникновения бентоса в грунт (Persson, Swensson, 2006). Поскольку более заиленные грунты богаче пригодными для питания макробеспозвоночных органическими частицами, но бедны кислородом, бентосные организмы концентрируются у поверхности грунта во избежание замора. Промываемые песчаные грунты, напротив, способствуют более равномерному вертикальному распределению макробеспозвоночных в толще грунта при небольшой общей плотности.

Состав основных жизненных форм: **роющий панцирный фильтратор** (двустворчатые моллюски сем. Sphaeriidae, Pisidiidae). Шаровки и горошинки; избегая выедания рыбами, полностью зарываются в грунт. Кроме типичной фильтрации воды, способны собирать органические частицы с поверхности грунта. Населяют практически все водотоки, кроме горных, характерны для регионов Северной Палеарктики, в тропиках и субтропиках редки; **малоподвижный панцирный фильтратор** (крупные двустворчатые моллюски Unionidae, Margaritiferidae, Cyrenidae). Имея мощную раковину, мало подвержены выеданию хищниками и слабо зарываются в грунт. Чувствительны к недостатку кислорода в воде, медленно расселяются и распространены спорадично, в основном в более крупных и чистых реках. Известны для большинства регионов, но довольно редки, особенно в тропиках. При благоприятных условиях накапливают огромную биомассу и становятся сверхдоминантами сообществ; **червеобразный роющий детритофаг** (олигохеты сем. Tubificidae, Lumbriculidae, двукрылые сем. Chironomidae). Наиболее распространенная и таксономически разнообразная группа, особенно за счет многочисленных родов и видов хирономид. Массовы в илисто-песчаных грунтах равнинных водотоков, в гравийно-галечных биотопах занимают подчиненное положение; **роющий детритофаг** (поденки сем. Ephemeridae, ручейники сем. Sericostomatidae, Odontoceridae). Относительно крупные формы, способные раскапывать песок и гравий. Более типичны для биотопов с существенным течением и грубозернистыми грунтами, в горах иногда доминируют; полностью отсутствуют в некоторых регионах; **ползающий панцирный эврифаг** (брюхоногие моллюски сем. Viviparidae, Bithyniidae, Lithoglyphidae, Valvatidae, Thiaridae; ручейники сем. Molannidae, поденки сем. Caenidae). По-видимому, в основном, защищены от выедания рыбами и обычно не зарываются в грунт, формируя эпифауну пелали. Распространены спорадично, главным образом, в крупных равнинных водотоках с илистым дном, где нередко достигают огромного обилия (в Палеарктике – за счет крупных гастропод *Viviparus* и *Lithoglyphus*); **роющий хищник** (двукрылые сем. Tabanidae, Limoniidae, Pediciidae; вислокрылки сем. Sialidae). Охотятся (в основном на олигохет и личинок хирономид) в толще грунта (вислокрылки – в поверхностном наилке). Типичны для всех регионов, везде немногочисленны; малоподвижный хищник (стрекозы сем. Gomphidae, Cordulegasteridae). Как правило, подстерегают более мелких и подвижных животных, зарываясь в грунт. Редки и малочисленны в северных регионах, характерны для тропиков.

Наиболее типичные доминирующие таксоны (табл. 2): комары сем. Chironomidae, олигохеты сем. Tubificidae и двустворки сем. Pisidiidae (включая Euglesinae). В равнинных регионах, где преобладают илисто-песчаные биотопы, высоки доля и разнообразие двустворчатых моллюсков (в том числе, появляются крупноразмерные Unionidae). В горах, где преобладают галечно-гравийные биотопы, возрастает роль роющих ручейников и стрекоз. Семейство Leptophlebiidae, как и в ритрали, входит в комплекс доминантов лишь на о. Шри-Ланка.

Суммарный метаболизм сообществ пелали (табл. 2) немного ниже, чем ритрали (в среднем 3.6 против 4.4 мл O_2/м^2 ч), биомасса – напротив, выше, что свидетельствует о преобладании более крупных организмов. Этот эффект достигается за счет равнинного Московского региона с огромным обилием крупных двустворчатых моллюсков в некоторых пелальных сообществах при средних биомассе 76.9 г/м^2 и массе тела 0.995 г. Высокая биомасса сообществ Кавказа формируется за счет большой доли крупных роющих ручейников сем. Sericostomatidae. В большинстве других регионов в пелали преобладают мелкие формы, биомасса сообществ обычно 10–20 г/м^2 при средней массе тела макробентосных организмов 0.005–0.02 г.

Сообщества фитали (зарослей макрофитов)

Класс сообществ, развивающихся в густых зарослях водных растений (макрофитов), главным образом цветковых с погруженными и плавающими листьями (рдестовые, кувшинковые, водокрасовые, рясковые и т.п.), на замедленном течении или без течения. Сходен с фитофильным биоценозом в понимании Жадина (1940). Беспозвоночные этого класса сообществ не имеют явных адаптаций к течению и часто встречаются в стоячих водоемах. На быстром течении рек и ручьев макрофиты также иногда растут, но там их населяют ритральные или кренальные сообщества.

Фиталь в водотоках встречается спорадично, как и сами заросли макрофитов. В умеренной и субарктической зонах фитальные сообщества, как правило, сезонные (летние), на зиму деградируют вместе с зарослями макрофитов. В тропиках

Таблица 3. Усредненная структура сообществ фитали в различных регионах Евразии (доли семейств в общем метаболизме сообщества, %)

Количественный показатель и таксон	Московский регион	Нижнее Приамурье	Южные Гималаи	Среднее
Количество проб	44	22	10	76
Биомасса, г/м^2	77.7	9.9	32.3	58.0
Метаболизм, мл O_2/(м^2 ч)	12.5	2.2	6.1	9.7
Ephemeroptera				
Baetidae	9.9	8.9	1.8	9.5
Odonata				
Libellulidae	–	–	14.2	2.1
Coenagrionidae	1.4	15.0	8.3	7.0
Heteroptera				
Nepidae	2.1	6.5	0.2	3.5
Corixidae	0.4	4.3	1.9	1.9
Coleoptera				
Chrysomelidae	3.2	3.6	–	3.2
Diptera				
Chironomidae	0.7	3.1	0.8	1.6
Malacostraca				
Asellidae	1.1	3.7	–	1.9
Atyidae	–	–	15.2	2.2
Palaemonidae	–	–	3.2	0.5
Gastropoda				
Lymnaeidae	43.4	24.4	21.1	39.0
Planorbidae	3.9	9.7	16.9	8.1
Physidae	4.1	–	0.7	2.7
Bithyniidae	8.1	9.1	2.5	8.5
Valvatidae	4.6	1.0	–	3.3
Thiaridae	–	–	5.9	0.9

зарослевым сообществам присущи более плавные циклы, связанные с муссонами и засухами, но и там они обычно сезонные. В арктической зоне и в горах фиталь почти не развиваета, в основном из-за недостаточной летней температуры воды. По нашим данным, все сообщества фитали встречены в водотоках с летней температурой воды ≥18°C. Как результат – из десяти обследованных нами регионов только в трех удалось собрать достаточное число описаний фитальных сообществ.

Состав основных жизненных форм: **малоподвижный панцирный фито/альго/детритофаг** (брюхоногие моллюски сем. Lymnaeidae, Planorbidae, Physidae, Bithyniidae, Valvatidae и др., а также жуки-листоеды Chrysomelidae). Это доминирующая группа во всех полноценных сообществах фитали. В Палеарктике обычно преобладают прудовики родов *Lymnaea* и *Radix*, в Ориентали усиливается роль жаберных гастропод. В биотопах плавающих листьев макрофитов (например, кубышек *Numphar*) могут преобладать личинки листоедов *Galerucella*; **плавающий альгофаг** (поденки сем. Baetidae, жуки сем. Haliplidae, олигохеты сем. Naididae, хирономиды). В целом мелкие формы, встречаются в большинстве регионов и проб, обычно с невысоким обилием; малоподвижный хищник-засадчик (стрекозы сем. Coenagrionidae, Calopterygidae, Libellulidae; клопы сем. Nepidae). Обычно лазают по растениям, охотятся на поденок, хирономид и планктонных ракообразных. При большом количестве зоопланктона могут достигать высокого обилия и изредка доминируют по метаболизму в сообществе макрофауны; **плавающий хищник-поисковик** (жуки сем. Dytiscidae, Noteridae; клопы сем. Naucoridae, Notonectidae, Pleidae). Также охотятся на мелких плавающих животных. Обычно малочисленные в

Таблица 4. Усредненная структура сообществ кренали в различных регионах Евразии (доли семейств в общем метаболизме сообщества, %)

Количественный показатель и таксон	Кольский п-ов	Московский регион	Восточные Балканы	Кавказ и Закавказье	Новосибирское Приобье	Нижнее Приамурье	Западный Тянь-Шань	Южные Гималаи	о. Шри-Ланка	Среднее
Количество проб	15	79	84	406	37	31	73	95	39	859
Биомасса, г/м^2	2.6	17.5	23.6	28.0	17.2	10.0	19.0	8.9	11.8	26.4
Метаболизм, мл O_2/(м^2 ч)	0.1	1.8	2.1	3.8	2.2	1.2	2.4	0.9	2.1	2.7
Ephemeroptera										
Leptophlebiidae	2.2	3.3	2.1	3.9	0.6	0.6	–	3.9	16.5	4.5
Baetidae	0.8	6.7	1.3	1.9	7.5	0.5	4.5	5.6	4.3	3.9
Heptageniidae	–	0.2	1.9	1.9	0.9	2.2	1.2	8.6	–	2.8
Odonata										
Gomphidae	–	–	–	–	–	–	–	0.6	8.1	0.5
Plecoptera										
Perlodidae	5.1	1.0	0.6	0.9	0.1	0.4	0.8	–	–	0.9
Nemouridae	19.3	13.1	9.1	3.3	6.4	1.7	4.6	4.6	–	6.4
Trichoptera										
Polycentropodidae	2.4	1.6	2.8	1.0	–	–	0.2	3.0	5.4	1.9
Limnephilidae	8.7	36.1	7.5	8.1	6.2	1.6	1.8	2.9	–	10.9
Lepidostomatidae	–	0.5	–	0.3	–	0.2	1.5	14.9	12.1	3.1
Apataniidae	0.7	–	–	0.3	–	0.5	4.8	0.6	–	0.8
Calamoceratidae	–	–	–	–	–	–	–	2.2	4.3	0.5
Diptera										
Chironomidae	42.2	5.1	1.0	1.6	2.3	3.1	9.7	3.1	2.5	4.4
Simuliidae	2.8	2.1	0.5	0.7	4.9	0.7	0.4	0.8	0.4	1.2
Tipulidae	0.2	1.2	2.7	0.2	1.4	–	4.3	4.3	–	1.7
Malacostraca										
Gammaridae	–	0.1	44.7	45.2	52.6	80.9	45.1	–	–	42.8
Niphargidae	–	–	7.1	7.9	–	–	–	–	–	5.4
Gecarcinulidae	–	–	–	–	–	–	–	–	12.8	0.7
Gastropoda										
Lymnaeidae	–	3.7	0.1	1.2	–	–	0.1	0.1	–	1.2
Bivalvia										
Pisidiidae	0.1	1.9	1.3	3.5	1.3	0.1	0.1	0.2	1.6	2.6
Turbellaria										
Planariidae	0.3	–	–	–	–	1.3	7.6	0.9	–	1.0

реках, тяготеют к биотопам без заметного течения.

Доминирующая группа сообществ фитали – брюхоногие моллюски, представленные здесь большим числом семейств и родов. В палеарктических регионах по биомассе и метаболизму преобладают прудовики (Lymnaeidae), битинии (Bithyniidae) и катушки (Planorbidae), в Ориентали к ним добавляются Thiaridae. В тропической зоне резко возрастает роль креветок (Palaemonidae, Atyidae) и разнокрылых стрекоз (Libellulidae), роль моллюсков несколько снижается.

Суммарное обилие (табл. 3) заметно выше, чем в ритрали и пелали, но сильно варьирует по регионам. Максимальные показатели (биомасса 77.7 г/м^2) выявлены в Московском регионе с большим количеством летних проб из крупных равнинных водотоков. Заметим, что пелаль в этом регионе также развита максимально и показатели биомассы близкие. В регионах Приамурья и Гималаев (возможно, из-за более частых и мощных летних паводков) обилие сообществ фитали гораздо меньше и не превышает средних значений для других классов сообществ. Во всех регионах сообщество составляют довольно крупные организмы, средняя масса тела 0.07–0.15 г.

Сообщества кренали (ручьев и родников)

Класс сообществ, связанных со спецификой малых водотоков – родников и ручьев с меженным водорасходом ≤0.01 м^3/с и шириной русла ≤1 м, с преобладанием мелкомозаичных, в большой степени органических субстратов. Это близко к кренали в понимании Иллиеса (Illies, 1961), но без ограничений по температурным условиям. Малый размер водотока с высокой степенью вероятности определяет целый комплекс абиотических факторов, в совокупности создающих специфику местообитаний кренали. Это малая глубина водотока (обычно 0.01–0.1 м) и малая скорость течения (≤0.1 м/с, даже при значительном уклоне русла); сложный состав донных субстратов с большой долей грубодисперсного детрита наземного происхождения, главным образом, листового опада, служащего основным источником питания беспозвоночных; затенение русла окружающей наземной растительностью; слабое развитие собственных продуцентов (макрофитов и микроводорослей в бентосе и планктоне); пониженная и относительно стабильная температура воды; почти полное отсутствие рыб (Hynes, 1970; Illies, 1961). Гидрологический режим водотока варьирует в зависимости от основного источника питания – от почти стабильного (в родниках) до полного сезонного высыхания водотока (в ручьях со снеговым питанием).

Точной границы размера водотока, при которой кренальные сообщества сменяются другими классами, установить нельзя. Она сдвигается вверх по ручью при наличии на нем запруд или озер, при отсутствии растительности по берегам, протекании по незадернованному аллювиальному грунту и ряду других причин. С другой стороны, кренальные сообщества проникают в более крупные водотоки вдоль береговой кромки и по скоплениям листового опада и детрита в заводях. Соответственно, существует переходная зона водотоков, где на одних субстратах развиты сообщества кренали, на других, рядом с ними, – сообщества других классов (обычно ритрали или пелали).

Полный комплекс кренальной специфики абиотических условий (и, соответственно, биоты) характерен для равнинной лесной умеренной зоны, где ручьи резко отличаются от рек по летней температуре, освещенности и преобладающим донным субстратам. В тропиках специфика кренали отчасти сглаживается за счет выравнивания температуры в разных водотоках, а в безлесных зонах – за счет уменьшения значимости листового опада в питании беспозвоночных. В арктическом тундровом Ямале типичные сообщества кренали не развиты.

Состав основных жизненных форм: **ползающий щелевой детритофаг-разгрызатель** или эврифаг (веснянки сем. Nemouridae, Leuctridae, поденки сем. Leptophlebiidae, жуки сем. Scirtidae, бокоплавы сем. Gammaridae, ряд Chironomidae). Наиболее распространенная группа, характерная для всех регионов. Основные таксоны в ее пределах сменяются: в Северной Палеарктике (до умеренной зоны) обычно преобладают Nemouridae и другие веснянки, в Южной Палеарктике (от Средиземноморья до Приамурья) – бокоплавы, в тропиках Ориентали – поденки сем. Leptophlebiidae; **малоподвижный панцирный детритофаг-разгрызатель** (ручейники сем. Limnephilidae, Lepidostomatidae, Calamoceratidae). Вторая массовая жизненная форма кренали, в пределах которой также наблюдается географическое замещение: в Северной Палеарктике преобладают Limnephilidae (роды *Stenophylax*, *Potamophylax*, *Chaetopteryx* и др.), в Южной Палеарктике представители Lepidostomatidae и Calamoceratidae дополняют их, а в Ориентальной области – полностью сменяют; **плавающий альгофаг** (поденки сем. Baetidae, Siphlonuridae). Обычно второстепенная группа, включает реофильные таксоны (роды *Baetis*, *Nigrobaetis*), усиливающие позиции при ускорении течения, и почти лимнофильные, населяющие микрозаводи без течения (*Centroptilum*, *Siphlonurus*, *Metreletus*); **ползающий щелевой хищник-поисковик** (веснянки сем. Perlodidae; стрекозы сем. Gomphidae, Cordulegasteridae, Corduliidae; крабы сем. Potamidae, Gecarcinulidae; некоторые Limoniidae и Tipulidae (Diptera)). Второстепенная группа,

существенно увеличивающая присутствие в Ориентальной области за счет крабов и стрекоз. Вероятно, многие кренальные крабы – эврифаги, активно потребляющие детрит.

В сообществах кренали (табл. 4) доминируют, как правило, детритофаги-разгрызатели или заменяющие их эврифаги. Таксономическая структура сообществ существенно различается в разных регионах Евразии. Обследованные нами регионы образуют три контрастные группы. В постгляциальных регионах северной части Палеарктики (Кольский п-ов, Московский регион) доминируют по обилию веснянки сем. Nemouridae (роды *Nemoura*, *Nemurella*, *Amphinemura*), ручейники сем. Limnephilidae, а также Chironomidae. В южной части Палеарктики их роль уменьшается, преобладают, главным образом, бокоплавы сем. Gammaridae (*Gammarus*), местами (в родниках и подземных карстовых водотоках) также сем. Niphargidae (*Niphargus*). В тропических регионах Южной Азии все эти группы исчезают, их замещают представители семейств: поденки сем. Leptophlebiidae, ручейники сем. Lepidostomatidae (*Goerodes*) и Calamoceratidae (*Anisocentropus*), стрекозы сем. Gomphidae, крабы сем. Potamidae и Gecarcinulidae, причем состав доминантов в Гималаях и на о. Шри-Ланка существенно различается. Кроме того, ряд семейств, играя в сообществах кренали второстепенную роль, встречается в большинстве регионов. Это поденки сем. Baetidae (*Baetis*, *Centroptilum*) и Heptageniidae (*Ecdyonurus*, *Electrogena*), ручейники сем. Polycentropodidae (*Plectrocnemia*), двустворки сем. Pisidiidae; в пределах Палеарктики – веснянки сем. Perlodidae (*Isoperla*), жуки сем. Scirtidae и Hydraenidae, двукрылые сем. Tipulidae (*Tipula*), Simuliidae (*Cnetha*) и другие.

Суммарное обилие макробентоса (табл. 4) невелико, примерно на уровне ритрали (биомасса 15–30 г/м^2, метаболизм 1–3 мл O_2/м^2 ч), и несколько повышено в горных регионах Южной Палеарктики за счет сообществ с большой плотностью бокоплавов рода *Gammarus*. Очень низко обилие в арктическом Кольском регионе. Средняя масса тела макробентосных организмов обычно 0.015–0.030 г, в регионах с доминированием бокоплавов несколько выше, чем в прочих.

Сообщества рипали (субстратов береговой кромки)

Класс сообществ, связанных с мозаичными, главным образом, органическими субстратами наземного происхождения вдоль береговой кромки водотоков, обычно на расстоянии ≤0.5 м от берега. Термин “рипаль” введен Семеновым-Тянь-Шанским (1937) для обозначения соответствующей гидрологической зоны рек, в наших работах мы рассматриваем его как биотоп отдельного класса сообществ. Обитание в рипали не требует специальных адаптаций и доступно для наиболее эврибионтных таксонов всех других классов сообществ.

Класс рипальных сообществ имеет некоторые черты сходства с сообществами кренали: он также формируется на неоднородных субстратах с существенной органической составляющей и также включает наиболее эврибионтные элементы многих других классов сообществ. Однако, в рипали нет преобладания детритофагов-разгрызателей и нет сдвига в сторону преобладания холодноводных форм. Доминанты сообществ рипали – главным образом, смесь эврибионтов, присущих также сообществам ритрали, фитали и пелали.

Класс сообществ рипали можно было бы считать “сорным” и не рассматривать вообще, но во многих бедных субстратами водотоках именно эти сообщества определяют большую часть таксономического разнообразия макробентоса (хотя и занимает ничтожно малую часть площади дна). Так, сообщества многих равнинных рек (особенно северных, в которых плохо развиваются макрофиты) представлены только классами пелали и рипали; во многих горных реках развиты только сообщества ритрали и рипали. В первом случае рипаль – единственное местообитание ритральных и фитальных форм, во втором – фитальных и пелальных. Поэтому при оценке общей продуктивности водотока игнорировать сообщества рипали можно, но при изучении биоразнообразия они очень важны. Оценку индексов качества воды (например, индекса сапробности) в реках также, по нашему мнению, лучше проводить по сообществам рипали – они близки к оценкам, получаемым при изучении участка водотока в целом. Сообщества рипали встречаются во всех регионах и типах ландшафта, хотя на равнинах чаще, чем в горах.

Состав основных жизненных форм: **плавающий альгофаг** (поденки сем. Baetidae, Ameletidae, жуки сем. Haliplidae). Повсеместно распространенная и весьма разнообразная группа, таксоны которой отчасти сменяют друг друга в разных регионах. Так, в рипали встречается большинство евразийских родов и подродов сем. Baetidae (роды *Baetis, Nigrobaetis, Labiobaetis, Procloeon, Centroptilum, Similicloeon*) и других плавающих поденок (роды *Ameletus, Metretopus, Siphlonurus, Isonychia*); **плавающий эврифаг** (клопы-гребляки сем. Corixidae, наиболее часто – из рода *Micronecta*). Встречаются почти во всех регионах, часто бывают очень многочисленны, особенно на заиленных отмелях; **малоподвижный панцирный детритофаг-разгрызатель** (ручейники сем. Limnephilidae, Phryganeidae, Leptoceridae). Группа, общая с сообществами кренали, но обычно включает более теплолюбивые таксоны (в Палеарктике – роды *Limnephilus, Anabolia, Halesus, Semblis, Lepto-*

Таблица 5. Усредненная структура сообществ рипали в различных регионах Евразии (доли семейств в общем метаболизме сообщества, %)

Количественный показатель и таксон	Кольский п-ов	Московский регион	Восточные Балканы	Кавказ и Закавказье	п-ов Южный Ямал	Новосибирское Приобье	Нижнее Приамурье	Западный Тянь-Шань	Южные Гималаи	о. Шри-Ланка	Среднее
Число проб	15	134	12	76	20	10	26	52	67	31	443
Биомасса, г/м^2	4.7	**124.8**	31.6	21.0	20.5	12.6	31.8	10.8	21.7	21.8	66.4
Метаболизм, мл O_2/(м^2 ч)	0.3	9.5	5.2	3.2	1.8	2.1	2.5	1.1	2.3	4.1	6.1
Ephemeroptera											
Ameletidae	**31.1**	–	–	–	0.1	–	–	**33.5**	2.3	–	**6.9**
Baetidae	**10.0**	**13.5**	**7.2**	**15.2**	2.0	**22.1**	**17.5**	**13.6**	**12.2**	**8.9**	**16.7**
Heptageniidae	–	1.8	**5.6**	2.8	–	2.1	2.7	1.5	2.3	–	2.5
Ephemerellidae	**7.5**	0.5	4.6	**7.1**	–	0.9	4.2	0.2	–	–	2.6
Leptophlebiidae	0.3	3.6	0.3	1.5	2.4	0.2	–	–	3.2	**11.3**	3.5
Odonata											
Calopterygidae	–	4.2	3.7	4.8	–	–	–	–	1.1	2.6	3.3
Cordulegasteridae	–	–	**6.4**	0.4	–	–	–	2.5	–	–	0.7
Libellulidae	–	–	–	–	–	–	–	–	**12.1**	3.9	2.7
Plecoptera											
Perlodidae	**26.8**	0.6	0.1	0.6	–	1.2	1.4	3.2	–	–	2.2
Nemouridae	3.0	1.2	0.8	4.0	4.1	**5.1**	2.9	1.8	0.7	–	2.5
Heteroptera											
Corixidae	0.7	2.2	1.9	0.3	0.6	3.8	1.3	–	**5.9**	–	2.4
Coleoptera											
Dytiscidae	0.3	1.0	0.7	0.4	**9.7**	1.7	1.4	0.7	0.3	–	1.3
Trichoptera											
Limnephilidae	**5.9**	**10.5**	0.5	**16.5**	**32.2**	**21.1**	**8.0**	3.8	0.3	–	**11.7**
Diptera											
Chironomidae	**2.5**	4.6	2.5	**6.7**	4.1	0.6	4.7	**7.9**	2.6	0.4	**5.8**
Simuliidae	0.1	0.3	0.1	0.6	**28.3**	0.3	0.1	2.1	0.2	0.7	2.3
Tipulidae	1.3	0.4	0.6	–	0.5	–	–	**5.7**	0.3	–	1.2
Malacostraca											
Gammaridae	–	2.8	**29.9**	**10.8**	1.2	**14.7**	**7.8**	**10.8**	–	–	**7.3**
Asellidae	–	2.0	**8.0**	–	–	–	–	–	–	–	1.1
Atyidae	–	–	–	–	–	–	–	–	**11.5**	1.7	2.4
Gecarcinulidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	**8.1**	0.7
Gastropoda											
Lymnaeidae	–	4.8	0.5	0.4	–	3.6	**5.5**	1.5	0.1	–	2.8
Viviparidae	–	**10.8**	–	–	–	–	**21.8**	–	0.8	–	**5.5**
Bithyniidae	–	3.0	–	–	–	–	1.1	–	0.2	–	1.3
Pachychilidae	–	–	–	–	–	–	**15.9**	–	–	–	1.2
Thiaridae	–	–	–	–	–	–	–	–	**18.0**	–	3.5
Paludomidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	**22.9**	2.1

cerus и др.); **ползающий детритофаг-разгрызатель или эврифаг** (веснянки сем. Nemouridae, поденки сем. Leptophlebiidae, бокоплавы сем. Gammaridae). Как и в кренали, распространяется, главным образом, по грубодетритным субстратам и иногда доминирует за счет массового развития бокоплавов; **малоподвижный панцирный эврифаг** (брюхоногие моллюски сем. Viviparidae, Bithyniidae, Thiaridae, Pachychilidae, Paludomidae). Спорадично распространенные таксоны, местами достигающие огромного обилия и сверхдоминирования в сообществе. Считаются детритофагами-собирателями, но у некоторых форм отмечена также высокая эффективность фильтрации с помощью наружных жабр (Höckelmann, Pusch, 2000). Разные семейства замещают друг друга в разных регионах: живородки и битинии больше характерны для Палеарктики, Thiaridae и Pachychilidae – для Ориентальной области, Paludomidae – в основном для о. Шри-Ланка; все они избегают высокоширотных регионов; **прикрепленный фильтратор-альгофаг** (мошки Simuliidae). В основном ритральная группа, в рипали встречается на участках с усиленным течением; **малоподвижный хищник-засадчик** (стрекозы сем. Calopterygidae, Platycnemididae, Libellulidae, Corduliidae). Группа, общая с сообществами фитали, но достигающая максимального обилия и роли в сообществе именно в рипали. Большинство стрекоз в реках – преимущественно рипальная группа; в пределах Евразии их разнообразие возрастает к югу; **плавающий хищник-поисковик** (жуки сем. Dytiscidae). Второстепенная группа, общая с классом фитали. Для Палеарктики наиболее типичны роды *Laccophilus*, *Platambus*, *Oreodytes*; для Ориентальной области – *Hydrovatus*, *Neptosternus* и *Laccophilus*; **роющий панцирный фильтратор** (двустворчатые моллюски Unionidae, Sphaeriidae, Pisidiidae). Характерны для пелали, но нередко достигают максимума обилия именно в рипали – на береговых склонах и прибрежных желобах, где усиливается осаждение взвеси и оптимизированы условия для фильтрации.

Потенциальный спектр жизненных форм рипали обширен и в основном пересекается с жизненными формами других сообществ. Лишь несколько семейств (в частности, поденки Ameletidae, ручейники Leptoceridae, стрекозы Corduliidae, Calopterygidae и Platycnemididae) могут считаться характерными именно для рипали, но они обычно играют второстепенную роль.

Сообщества рипали подвержены большой изменчивости различной природы. Во-первых, четко выражена географическая изменчивость, связанная с климатом и рельефом различных регионов и выделяющая регионы северные и холодноводные (с большой долей семейств Ameletidae, Perlodidae, Limnephilidae, Simuliidae), южнопалеарктические (с высокой долей бокоплавов Gammaridae) и ориентальные (с возрастанием доли поденок Leptophlebiidae, стрекоз Libellulidae, креветок и тропических гастропод). Также сообщества рипали многих регионов подвержены спорадическому вселению крупных эврибионтных и всеядных форм высших ракообразных (бокоплавов, крабов, креветок) и жаберных моллюсков (Viviparidae, Thiaridae, Pachychilidae, Paludomidae), часто достигающих очень высокого обилия и сверхдоминирования в сообществах, с возрастанием его суммарной биомассы в 5–10 раз. Наконец, сообществам рипали, как и фитали, присуща сильная сезонная изменчивость, связанная с колебаниями водности рек и вынужденными миграциями всего сообщества вслед за урезом воды. В водотоках с особенно быстрыми колебаниями уровня воды сообщество рипали редуцируется до нескольких мелких плавающих форм (роды *Micronecta*, *Nigrobaetis* и др.).

Суммарные биомасса и метаболизм рипальных сообществ (табл. 5) в среднем несколько выше, чем во всех других классах, но подвержены очень сильной региональной изменчивости. Большие значения обилия наблюдаются в Московском регионе за счет проб с огромной плотностью крупных моллюсков сем. Viviparidae, с биомассой 100–500, иногда до 2500 г/м^2. Сходный эффект дают некоторые пробы в Амурском регионе (за счет Viviparidae и Pachychilidae) и на Балканах (за счет Gammaridae). В пробах и регионах, не подверженных оккупации жаберных моллюсков и высших ракообразных, обилие находится на среднем уровне (биомасса 10–20 г/м^2, метаболизм 3–6 мл O_2/м^2 ч).

Сравнение трофической структуры сообществ разных классов

Для сопоставления трофики выделяемых классов сообществ мы объединили основные семейства макрофауны в группы по преимущественному типу питания (рис. 2). При этом могут возникать ошибки, связанные со смешанным питанием и слабой изученностью питания многих семейств, но они не должны существенно искажать общую картину. Видно, что все классы сообществ существенно различаются уже на уровне трофических групп. Наиболее контрастно выделяются классы кренали (с преобладанием детритофагов-разгрызателей) и пелали (преобладают детритофаги-собиратели, включая грунтоедов). Классы ритрали и фитали трофически сближены – в них наибольшую роль играют альгофаги-соскребатели, хотя и разных таксонов (в сообществах ритрали – главным образом, поденок и ручейников, в фитали – легочных брюхоногих моллюсков). Структура сообществ рипали отличается высокой выравненностью соотношений обилия

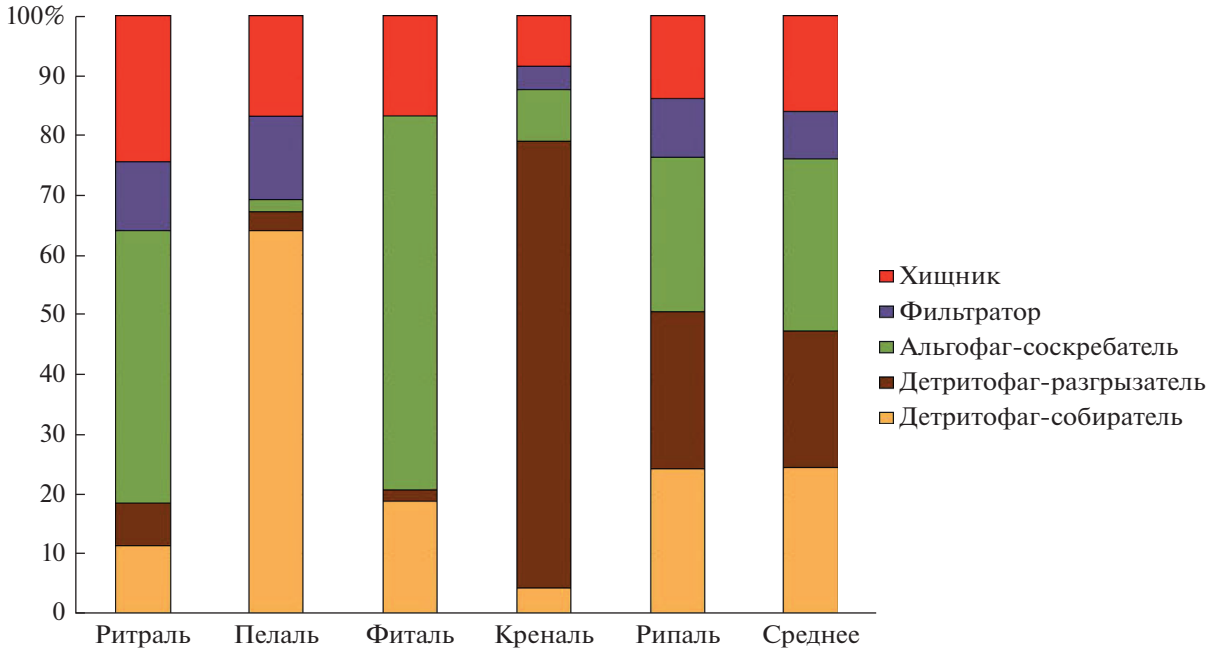


Рис. 2. Трофическая структура разных классов сообществ (доли в суммарном метаболизме сообщества, средняя по всем данным).

большинства трофических групп и очень близка к средней трофической структуре реофильных сообществ (по ~25% соскребателей, разгрызателей и собирателей, ~15% хищников и ~10% фильтраторов). Этот результат согласуется с постулатами концепции речного континуума: в малых водотоках (креналь) должны преобладать детритофаги-разгрызатели, в средних – соседствуют все трофические группы, в крупных (пелаль) – доминируют детритофаги-собиратели.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Перспективы распространения предложенной классификации. Выглядит логичным расширение предлагаемой системы на другие типы водоемов, но пока для этого нет достаточных данных. Предварительные наблюдения показывают, что описанные выше классы сообществ характерны не только для текучих, но и для стоячих континентальных водоемов. Биотопы и классы сообществ пелали, фитали и рипали должны быть типичны для озер, прудов и водохранилищ. Для малых временных водоемов (луж), видимо, нужен дополнительный класс эфемерали, несколько описаний которого мы сделали ранее (Чертопруд и др., 2020б). Классы ритрали и кренали не типичны для стоячих вод, хотя могут развиваться в некоторых редких случаях. Возможно, дополнительная типизация потребуется для сообществ морского происхождения (например, каспийских) и сообществ древних озер с эндемичной фауной (как в оз. Байкал). Этот вопрос пока не решен. Еще более спорна возможность расширения нашей системы на морские сообщества, хотя и здесь прослеживаются некоторые параллели.

Внутренняя неоднородность классов сообществ и дальнейшая их типизация. Разумеется, многообразие реофильных сообществ не ограничивается наличием описанных выше классов в силу их высокой внутренней неоднородности. Так, суммарный метаболизм ритральных сообществ только в Московском регионе варьирует в 18 раз. При этом ни один вид или даже семейство не имеет 100%-ной встречаемости, но отмечены ритральные сообщества с доминированием шести различных семейств (Baetidae, Rhyacophilidae, Hydropsychidae, Chironomidae, Simuliidae и Ancylidae). Таким образом, в пределах каждого из выделенных классов существует значительная изменчивость, требующая изучения и типизации. Эта типизация проведена нами для большинства обследованных регионов (Палатов, Чертопруд, 2012, 2018; Чертопруд, Палатов, 2013, 2017; Чертопруд и др., 2020а, б; Chertoprud, 2011, 2019; Chertoprud, Palatov, 2013; Chertoprud et al., 2018) и позволила установить в пределах каждого из основных классов до 10–15 вариантов, обычно связанных с действием одного–двух специфических факторов среды.

Они в основном повторяются в разных регионах, их общее число, по нашим данным, достигает 60–70. Детальный обзор разнообразия и изменчивости этих вариантов мы планируем в дальнейшем.

Альтернативные стратегии формирования реофильных сообществ. При построении классификации реофильных сообществ беспозвоночных обнаружена следующая закономерность (Чертопруд, 2011): одни типы сообществ четко соответствуют определенным донным биотопам (их биотическая классификация соответствует биотопической), другие типы не подчиняются этому правилу, проявляя высокую степень эврибионтности. Для обозначения этих двух классов использована концепция PM-биоценотического градиента, предложенная Протасовым (1989). В ее рамках выделяются два крайних варианта структуры сообществ. Сообщества P (Petersen)-типа, отвечающие определению сообществ Петерсена (Протасов, 1989, 2011), управляются преимущественно абиотическими факторами и обычно соответствуют определенным биотопам – именно в таком ключе рассматривает сообщества концепция континуализма (Раменский, 1938; Gleason, 1926). Сообщества M (Mebius)-типа, отвечающие определению К. Мебиуса (Möbius, 1877), обычно имеют в составе ярко выраженные виды-эдификаторы, управляются в основном биотическими связями и соответствуют концепции структурализма (Разумовский, 1981; Жирков, 2010). В реофильных сообществах P-типа, как правило, преобладают личинки насекомых – чаще всего хирономид, поденок или ручейников; причем степень и постоянство доминирования отдельных видов невысоки. Это большинство встреченных нами сообществ во всех классах. Сообщества M-типа связаны с резким и устойчивым доминированием высших ракообразных (бокоплавов сем. Gammaridae, иногда креветок и крабов) и крупных жаберных моллюсков (обычно Unionidae, Viviparidae и др.) и встречаются в водотоках существенно реже (обычно в классах ципали и кренали).

Видовое разнообразие в сообществах P-типа явно больше. Так, сообщества P-типа ритрали крупных рек Московского региона включают в среднем 18 видов на пробу, а формирующиеся в сходных условиях сообщества M-типа – 12 видов (Чертопруд, 2011). По-видимому, доминанты сообществ M-типа прямо или косвенно вытесняют часть других видов. Суммарная биомасса в сообществах P-типа обычно варьирует от 2 до 280, в среднем 23.7 г/м^2; в сообществах M-типа – примерно от 100 до 2500, в среднем 845 г/м^2, то есть в 35 раз больше. Средняя индивидуальная масса организмов в сообществах P-типа – 0.031 г, в сообществах M-типа – 0.590 г (почти в 20 раз больше). Таким образом, сообщества M-типа укомплектованы гораздо более крупными организмами. Доля первого доминанта по биомассе для сообществ P-типа составляет в среднем 47%, в сообществах M-типа – 87% (так называемое сверхдоминирование). Сообщества M-типа менее чувствительны к типу донного биотопа, но они более однородны в пределах одного биотопа и менее подвержены паводковой и сезонной динамике.

Сообщества P- и M-типов нередко могут формироваться в сходных условиях. Определяющим фактором формирования сообщества здесь служит вселение отдельных видов – доминантов сообществ M-типа (обычно каких-либо бокоплавов или моллюсков). При их наличии формируется сообщество M-типа; при их отсутствии – сообщество P-типа. Таким образом, основную стратегию формирования сообществ P-типа можно охарактеризовать так: быстрое заселение водоемов – узкая специализация по биотопам – высокая динамичность распределения – низкое обилие – регуляция абиотическими факторами. Сообщества M-типа имеют обратные черты: медленное расселение по водоемам – спорадичность распространения – эврибионтность внутри водоемов – большая устойчивость во времени – высокое обилие – высокая конкурентоспособность – регуляция структуры собственными доминантами.

Описанная нами закономерность, возможно, позволяет отчасти разрешить вопросы о дискретности и континуальности сообществ и о предпочтительности биотических или абиотических данных при классифицировании сообществ, широко обсуждаемые в экологии (Жирков, 2010). По-видимому, для сообществ M-типа более применимы представления о дискретности и биотическая классификация, а для сообществ P-типа – наоборот.

В целом можно говорить о двух разных стратегиях основных макротаксонов, формирующих изучаемые нами сообщества. Насекомые, с большими способностями к расселению, регулируются в первую очередь абиотической средой, формируемые ими сообщества имеют небольшое обилие и высокую изменчивость в пространстве и времени, но довольно четкую привязанность к определенным биотопам. Высшие ракообразные и жаберные моллюски, напротив, медленно расселяются между водотоками и в большом масштабе распределены спорадично, зато более эврибионтны и способны накапливать огромную биомассу на широком диапазоне биотопов, независимо от обитающих там насекомых. Такие же свойства имеют и сообщества, где они доминиру-

ют. В более однородных и стабильных морских экосистемах, видимо, преобладают именно сообщества М-типа (Жирков, 2010), в относительно эфемерных речных, по нашим данным, сообщества Р-типа.

Выводы. Представленная нами классификация сообществ донных макробеспозвоночных объединяет более ранние схемы Жадина (Жадин, 1940) и Иллиеса (Illies, 1961), но существенно расширяет трактовку многих классов сообществ и вводит дополнительный класс сообществ рипали. В предлагаемом виде она позволяет включить почти все наши описания реофильных сообществ (хотя периодически встречаются пробы, занимающие пограничное положение между разными классами, или очень обедненные пробы, не пригодные для классификации). Для многих практических целей (оценки биоразнообразия, продуктивности, качества воды, кормовой базы рыб и т.п.) предлагаемой схемы может быть достаточно, хотя очевидна значительная неоднородность сообществ внутри каждого класса и возможность более дробной классификации (Chertoprud, 2011). Кроме того, высокая изменчивость сообществ связана с их динамикой и различными нарушениями (Tounsend, 1989; Thorp et al., 2006) и не может быть учтена предлагаемой схемой.

Хотя представленная схема объединяет данные только по одному материку, разнообразие обследованных регионов позволяет предположить, что реофильные сообщества других континентов также могут быть корректно распределены по пяти предлагаемым классам сообществ (со своими структурными особенностями). Чтобы убедиться, что данная схема имеет глобальный характер, требуются дальнейшие исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность за помощь в полевой работе, обработке ряда проб и определении беспозвоночных своих коллег: Д.М. Палатова, Е.С. Чертопруд, М.Л. Синдаловскую, В.В. Марьинского и К.В. Пескова (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках госзадания (ЦИТиС № 121032300124-1), частично поддержано грантом РФФИ № 20-04-00145).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. 1979. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 5.

Богатов В.В. 1995. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник Дальневосточного отделения РАН. № 3. С. 51.

Жирков И.А. 2010. Жизнь на дне. Био-география и биоэкология бентоса. Москва: Товарищество науч. изд. КМК.

Леванидов В.Я. 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточного Научного Центра АН СССР. С. 3.

Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Институт проблем экологии и эволюции.

Палатов Д.М., Чертопруд М.В. 2012. Реофильная фауна и сообщества беспозвоночных тундровой зоны на примере Южного Ямала // Биология внут. вод. № 1. С. 23.

Палатов Д.М., Чертопруд М.В., Фролов А.А. 2016. Фауна и типы сообществ макрозообентоса мягких грунтов водотоков горных районов Восточного Причерноморья // Биология внут. вод. № 2. С. 45. https://doi.org/10.7868/S0320965216020145

Паньков Н.Н. 2004. Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р. Сылвы (бассейн Камы). Пермь: Изд-во Пермского ун-та.

Протасов А.А. 1989. Классификация сообществ пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. Т. 25. № 6. С. 3.

Протасов А.А. 2011. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академпериодика.

Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. Москва: Наука.

Раменский Л.Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. Москва: Сельхозгиз.

Семенов-Тян-Шанский А.П. 1937. Основные черты истории развития альпийских фаун // Докл. Академии наук СССР. С. 1211.

Чертопруд М.В. 2011. Альтернативные стратегии формирования реофильных сообществ макробентоса. Тезисы Всероссийской конференции “Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем” (Тольятти, 5–8 сентября 2011 г.). С. 84.

Чертопруд М.В., Палатов Д.М. 2013. Реофильные сообщества макробентоса юго-западной части Кольского полуострова // Биология внутр. вод. № 4. С. 34. https://doi.org/10.7868/S0320965213040050

Чертопруд М.В., Палатов Д.М. 2017. Сообщества макрозообентоса малых водотоков Восточных Балкан // Биология внутр. вод. № 3. С. 45. https://doi.org/10.7868/S0320965217030068

Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Воробьева Л.В. и др. 2020а. Сообщества макрозообентоса предгорных и равнинных водотоков Нижнего Приамурья // Биология внутр. вод. № 1. С. 49. https://doi.org/10.31857/S0320965220010040

Чертопруд М.В., Палатов Д.М., Чертопруд Е.С. 2020б. Реофильные сообщества макрозообентоса гор Центральной Азии на примере Западного Тянь-Шаня // Биология внутр. вод. № 3. С. 276. https://doi.org/10.31857/S0320965220020035

Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensociologie.* Wien: Springer.

Chertoprud M. 2011. Diversity and classification of rheophilic communities of macrozoobenthos in middle latitudes of European Russia // Biol. Bull. Rev. V. 1. № 3. P. 165. https://doi.org/10.1134/S2079086411030017

Chertoprud M. 2019. Macrofauna communities in the mountain streams of Sri Lanka (Ceylon) // Inl. Wat. Biol. V. 12. № 2. P. 199. https://doi.org/10.1134/S1995082919020044

Chertoprud M., Palatov D. 2013. Macroscale ecotone effects for the stream macrobenthic fauna and communities of the Eastern Novosibirsk Region // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. V. 68. № 4. P. 200. https://doi.org/10.3103/S0096392513040020

Chertoprud M., Palatov D., Chertoprud E. 2018. Rheophilic macrozoobenthos communities of the Southern Himalayas // Inl. Water Biol. V. 11. № 4. P. 435. https://doi.org/10.1134/S1995082918040041

Culp J. 1986. Experimental evidence that stream macroinvertebrate community structure is unaffected by different densities of coho salmon fry // J. N. Am. Benthol. Soc. V. 5. № 2. P. 140.

Cummins K., Klug M. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates // Ann. Rev. Ecol. Sys. V. 10. P. 147.

Dodds W., Gido K., Whiles M. et al. 2015. The Stream Biome Gradient Concept: factors controlling lotic systems across broad biogeographic scales // Freshwater Science. V. 34. № 1. P. 1.

Dudgeon D. 1999. Tropical Asian streams: zoobenthos, ecology and conservation. Hong Kong: Hong Kong Univ. Press.

European Commission. 2000. Water Framework Directive 2000/60/EC // Eur. Parliament and Eur. Community Official J. V. 327. P. 1.

Flecker A., Allan J. 1984. The importance of predation, substrate and spatial refugia in determining lotic insect distributions // Oecologia. V. 64. P. 306.

Forrester G. 1994. Influences of predatory fish on the drift dispersal and local density of stream insects // Ecology. V. 75. P. 1208.

Gilliam J., Sabat A., Fraser D. 1989. Strong effects of foraging minnows on a stream benthic invertebrate community // Ecology. V. 70. № 2. P. 445.

Gleason H. 1926. The individualistic concept of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. V. 53. № 1. P. 7.

Hawkes H. 1975. River zonation and classification // River Ecology. Oxford: Blackwell Scientific Publications. P. 312.

Höckelmann C., Pusch M. 2000. The respiration and filter-feeding rates of the snail *Viviparus viviparus* (Gastropoda) under simulated stream conditions // Arch. Hydrobiol. V. 149. № 4. P. 553.

Hynes H. 1970. The Ecology of running waters. Univ. Toronto Press: Toronto.

Illies J. 1961. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fliessgewasser // Int. Revue Ges. Hydrobiol. V. 46. P. 205.

Palatov D., Chertopud M. 2018. Macrozoobenthic communities of compact grounds in streams of eastern Black Sea region // Russ. J. Ecology. V. 49. № 1. P. 80. https://doi.org/10.1134/S1067413618010125

Palatov D., Chertoprud M. 2020. Macrozoobenthos communities of springs and streams of the Eastern Circum-Pontic region // Inl. Wat. Biol. V. 13. № 4. P. 592. https://doi.org/10.1134/S1995082920040070

Parasiewicz P. 2001. MesoHABSIM – a concept for application of instream flow models in river restoration planning. Fisheries. V. 26. № 9. P. 6.

Pennak R. 1971. Toward a classification of lotic habitats // Hydrobiologia. V. 38. № 2. P. 321.

Persson A., Swensson J. 2006. Vertical distribution of benthic community responses to fish predators, and effects on algae and suspended material // Aquat. Ecol. V. 40. P. 85.

Poff N. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology // J. North American Bent. Soc. V. 16. P. 391.

Power M. 1992. Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs // Ecology. V. 73. № 5. P. 1675.

Shelford V. 1913. Animal communities in temperate America. Geogr. Soc. Chicago, Chicago. Bull. V. 5. P. 368.

Statzner B., Higler B. 1985. Questions and comments on the River Continuum Concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. P. 1038.

Suren A., Riis T. 2010. The effects of plant growth on stream invertebrate communities during low flow: a conceptual model // J. N. Am. Benthol. Soc. V. 29. № 2. P. 711.

Thorp J., Thoms M., Delong M. 2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time // River Res. Applic. V. 22. P. 123.

Townsend C. 1989. The Patch dynamics concept of stream community ecology // J. the North American Benthological Society. V. 8. № 1. P. 36.

Vannote R., Minshall G., Cummins K., Sedell I., Cushing C. 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 130.

The Main Classes of Rheophilic Macroinvertebrates Communities and Their Regional Variability in Eurasia

M. V. Chertoprud*

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, Russia

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

This study aims to describe common characteristics of rheophilic macrozoobenthic communities among different regions as well as their geographic variation. We used original data from ten areas in Eurasia communities that mostly correspond to specific biotopes: hard bottom (rhithral communities), soft bottom (pelal communities), macrophytes (phytal communities), minor brooks and springs (crenal communities), shore edge biotopes (ripal communities). We show that major trophic groups, life forms and taxa are the same in different regions. However, the climate and relief determine the ratio of different life forms, while the biogeographical region determines taxonomical composition at the species and, in some cases, genus level. Each class also has considerable heterogeneity and can be split into a range of subclasses. At the same time, all analyzed communities are divided into the Petersen-type (dominance of insect larvae with a low abundance and a strong association with specific biotopes) and Mebius-type (overdominance of 1–2 species of crustaceans or mollusks with a high abundance and a weak association with specific biotopes). A suggested classification can be considered geographically versatile and potentially can be adapted for all inland water bodies.

Keywords: communities, streams, freshwater invertebrates, Eurasia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 501–509

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(285.2):592(470)

СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА ПОЙМЕННЫХ ОЗЕР В УСЛОВИЯХ РАЗНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ВЕСЕННЕГО ПОЛОВОДЬЯ

© 2021 г. А. А. Прокин[a], *, Д. Г. Селезнев[a]

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

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

Поступила в редакцию 25.12.2020 г.
После доработки 10.03.2021 г.
Принята к публикации 22.03.2021 г.

В результате исследований макрозообентоса шести пойменных озер на территории Хоперского заповедника в годы с разной продолжительностью весеннего половодья описаны изменения структурных характеристик сообществ донных макробеспозвоночных. В засушливый год сообщества характеризуются высокой степенью доминирования отдельных видов и низким фаунистическим сходством. В последующие годы с продолжительным половодьем в сообществах происходит гомогенизация видового состава и структуры.

Ключевые слова: макрозообентос, структура сообществ, пойменные озера, половодье, сапробность

DOI: 10.31857/S0320965221050168

ВВЕДЕНИЕ

Пойменные озера важны для формирования видового состава гидробионтов всех водных объектов речной системы. В то же время, несмотря на широкое распространение данного типа водоемов на равнинах умеренных широт всех континентов, они привлекают недостаточное внимание исследователей. С одной стороны, это связано с их относительно небольшими размерами и, как следствие, невысокой хозяйственной значимостью, с другой – со сложностью сезонной и многолетней динамики, которая преимущественно определяется основной рекой поймы (Junk et al., 1989; Bunn, Arthington, 2002), в первую очередь периодичностью и продолжительностью затопления поймы во время половодья и паводков – поемностью (Фащевский, 2007), или в другой терминологии – паводковым пульсом (Junk et al., 1989; Tockner et al., 2000). Чем более периодичны в ряду лет и продолжительны половодья, тем моложе средний сукцессионный возраст фитоценозов поймы (Максимов, 1974; Мосин, Ефимовская, 2007). В пойменных озерах богаче видовой состав и выше количественные показатели развития сообществ фитопланктона (Яценко-Степанова, 2011), зоопланктона (Крылов, 2013; Krylov, 2015; Крылов, Жгарева, 2016; Napiórkowski et al., 2019) и макробеспозвоночных (Obrdlik, Garcia-Lozano, 1992; Van den Brink et al., 1994; Прокин, Селезнев, 2018). Макрозообентос озер, имеющих постоянную связь с рекой через протоки, богаче в видовом отношении и продуктивнее, чем в не связанных с рекой (Pan et al., 2011), что характерно и для рыбного населения (Reid et al., 2012). Эффект увеличения обилия макрозообентоса отмечен также после искусственного восстановления связи пойменных озер с рекой через протоку (Obolewski et al., 2014, 2016).

Известно, что при длительном половодье и высоком уровне воды в лагунах, в отдельных водоемах внутри одной системы происходит гомогенизация среды обитания и биологических сообществ. В частности, она проявляется в снижении

Сокращения: α – параметр гиперболического H-распределения (Ципфа–Парето), C_N – показатель доминирования Симпсона, по численности, B–K – мера фаунистического различия Брея–Кертиса, βD – таксономическое β-разнообразие (расстояние до центроида года), H – индекс Шеннона (информационное разнообразие, бит/экз.), H_{max} – максимальный индекс Шеннона (максимальное информационное разнообразие), H_{min} – минимальный индекс Шеннона (минимальное информационное разнообразие), m – стандартная ошибка, MD_{tax} – таксономическая неоднородность (средняя дистанция между видами в таксономической иерархии), MD_{troph} – трофическая неоднородность (средняя дистанция между видами в трофической иерархии), n – видовое богатство (число видов, α-разнообразие), N – численность (экз./м^2), N_{max} – максимальная численность вида (доминанта), p – уровень значимости, P–B – индекс Пантле–Букка в модификации Сладечека, R – параметр организации системы Фон Ферстера, R_{tax} – квадратичная энтропия Рао по таксономическому составу, R_{troph} – квадратичная энтропия Рао по трофическому составу, R_α – порядок энтропии Реньи, VR – величина вариации энтропии Реньи.

коэффициентов вариации большого количества физических и химических характеристик воды, первичной продукции, увеличения сходства сообществ макрофитов и рыбного населения (Thomaz et al., 2007).

Ранее авторами проведены исследования донных и фитофильных макробеспозвоночных пойменных озер Хоперского заповедника. В ряде публикаций (Прокин, Решетников, 2013; Прокин, 2014а, 2014б; Прокин, Селезнев, 2018) представлены данные о качественном и количественном составе, сезонной динамике макрозообентоса, определена роль половодья в формировании донных сообществ, подтверждено значение пересыхания или резкого падения уровня воды в качестве точки слома (Scheffer et al., 2001) – пускового механизма экосистемных перестроек в малых пойменных озерах (Прокин, Селезнев, 2018).

Цель настоящей работы – исследовать межгодовые изменения структурных характеристик летнего аспекта сообществ донных макробеспозвоночных озер в годы с разной продолжительностью весеннего половодья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в июле 2011–2013 гг. на шести пойменных озерах р. Хопер на территории Хоперского заповедника: Малое Голое (М. Голое), Большое Голое (Б. Голое), Ульяновское, Большое Щурячье (Б. Щурячье), Большое Подпесочное (Б. Подпесочное), Крутобережное. Расположение озер указано в работах (Прокин, 2014б; Krylov, 2015). Площадь озер варьировала от 0.003 до 0.13 км^2, максимальная глубина достигала 5.9 м.

Пробы макрозообентоса отбирали ковшевым дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м^2 (2011 г.) и коробчатым дночерпателем ДАК-100 с площадью захвата 0.01 м^2 (2012–2013 гг.), по два подъема на одну пробу в трех биотопах каждого озера – наиболее глубоком участке вне зарослей макрофитов (профундаль), прибрежье в поясе растений с плавающими листьями (литораль) и в поясе гелофитов (зоне уреза). Материал фиксировали в 75%-ном этаноле, идентификацию организмов проводили в лабораторных условиях по определителям, указанным ранее (Прокин, Решетников, 2013). Всего отобрано и обработано 50 проб.

Сведения о трофической специализации организмов взяты из монографии Монакова (Monakov, 2003). Использована классификация трофических групп и гильдий из работы Силиной, Прокина (Силина, Прокин, 2008). Сапробиологическую принадлежность видов определяли по работе Fauna Aquatica Austriaca (2002). На основе этих данных рассчитывали индекс Пантле–Букка в модификации Сладечека (P–B) и проводили анализ методом Зелинки и Марвана (Zelinka, Marvan, 1961, 1966; Жгарева, 2007).

Различия видового состава макрозообентоса озер в разные годы анализировали с помощью непараметрического дисперсионного анализа и теста оценки однородности многомерной дисперсии (Anderson, 2006; Шитиков, Мастицкий, 2017). В качестве дистанции в обоих тестах использовали B–K, характеризующую фаунистическое различие, βD – как таксономическое β-разнообразие (Anderson et al., 2006). Для определения отличающихся групп (годов) применяли перестановочные post-hoc тесты с 999 перестановками. Для визуализации использовали метод анализа главных координат (principal coordinates analysis – PCoA).

Частотные распределения видов по численности приближались гиперболическим H-распределением, известным также как распределение Ципфа–Парето (Zipf, 1949; Яблонский, 1986); параметр альфа подбирали оценкой наименьших квадратов для нелинейных моделей и рассматривали как один из параметров, характеризующих степень организации структуры сообществ.

Для описания структурных особенностей сообществ макрозообентоса, кроме n, анализировали ряд характеристик, рассчитанных по численности видов, усредненной для трех изученных биотопов каждого озера: H, в котором информация рассматривается как мера разнообразия (Алимов, 2000) с учетом H_{max} и H_{min} при данном наборе видов (Odum, 1969); C_N (Simpson, 1949), R (Von Foerster, 2003).

Структуру сообществ оценивали с помощью энтропии Реньи как параметрического обобщения энтропии Шеннона (Якимов и др., 2016). VR оценивали площадью фигуры, ограниченной максимальными и минимальными значениями энтропии по всем озерам за год на интервале значений параметра R_α от 0 до 64 включительно. Площадь вычисляли методом трапеций.

Для анализа видового разнообразия сообществ с учетом их таксономической (R_{tax}) и трофической (R_{troph}) структур использовали квадратичную энтропию Рао (Rao, 1982), где дистанция между видами определялась удаленностью видов на соответствующем иерархическом дереве (Clarke, Warwick, 1998). Таксономическая иерархия содержит 7 уровней: тип–класс–отряд–подотряд или надсемейство–семейство–род–вид. В трофической иерархии выделено три уровня: принадлежность к хищным, мирным или всеядным–трофическая группа–гильдия. Для оценки MD_{tax} и MD_{troph} рассчитывали средние дистанции между видами в приведенных выше иерархиях. В каче-

стве первичных данных использовали индекс плотности (Арабина и др., 1988).

Расчеты проводили в среде статистического анализа R 3.5 с применением пакетов lmPerm и vegan. Исходные данные можно скачать по ссылке: http://ibiw.ru/upload/staff/267/khoper_sp.zip.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Крутобережное не заливалось в 2011 г., а озера Ульяновское, Б. Щурячье и Б. Подпесочное – с 2006 г. по 2011 г. В результате мощного половодья 2012 г. площадь водной поверхности перечисленных водоемов увеличилась на 24–60%, а максимальный подъем воды от уровня в марте составил 5 м, что превысило среднемноголетние значения на ~1.5 м. В 2013 г. оз. Ульяновское не заливалось, в остальных озерах полые воды стояли >2 мес. При этом площадь озер снизилась на 5–25%, кроме оз. Крутобережного, площадь которого не изменилась.

Отдельно можно выделить озера Б. Голое и М. Голое. Первое связано с рекой через протоку, а второе соединяется с ним. В период исследования эти озера заливались полыми водами ежегодно, их площадь достигала 100% среднемноголетней, продолжительность половодья увеличилась с 25 до 45 сут (Прокин, 2014а; Прокин, Селезнев, 2018).

Видовой состав озер в исследуемый период значимо отличался от года к году ($p = 0.001$). Апостериорные сравнения выделили 2011 г. (уровень значимости отличий 2011–2012 годов, $p = 0.015$; 2011–2013 гг., $p = 0.027$) и не показали значимых различий между 2012 и 2013 гг. ($p = 0.081$). Оценка β-разнообразия в исследуемые годы также значимо различалась ($p = 0.035$): в 2011 г. она была выше, чем другие годы (2011–2012 гг., $p = 0.039$; 2011–2013 гг., $p = 0.037$), различия между 2012 и 2013 гг. статистически незначимы ($p = 0.45$) (рис. 1).

В ряду лет средняя дистанция по индексу Брея–Кертиса снижается, то есть увеличивается фаунистическое сходство между озерами, β-разнообразие также снижается. Видовое богатство (α–разнообразие) растет в 2012 г. и сохраняется на высоком уровне в 2013 г. (табл. 1).

Структурные индексы, увеличивающиеся при возрастании доминирования (α, C_N, R), или, наоборот, выравненности (H) в распределении обилия видов, хорошо характеризуют межгодовые процессы изменений сообществ в этом отношении (табл. 1), однако не позволяют обобщенно оценить ситуацию. В этом отношении использование энтропии Реньи, учитывающей комплекс индексов, дает более наглядный результат.

Анализ кривых Реньи по озерам показал, что в 2011 г. (рис. 2а) донные беспозвоночные формируют два различных типа организации сооб-

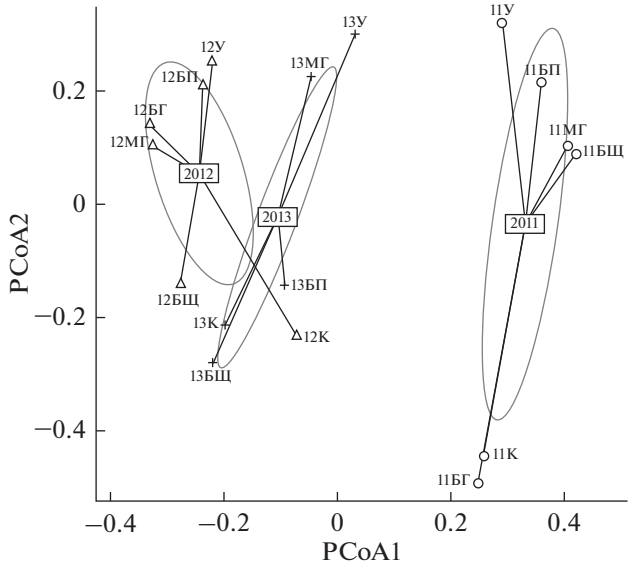


Рис. 1. Диаграмма фаунистического сходства озер в исследуемый период, метод главных координат (PCoA). Эллипс покрывает 95% данных в группе. Обозначения как в табл. 1.

ществ: 1) с низким разнообразием (n, H) и высокой степенью доминирования (Б. Голое, Крутобережное и Ульяновское – три нижних кривых); 2) без явного доминирования, с относительно высоким значением H и n (Б. Щурячье, Б. Подпесочное, М. Голое – три верхних кривых). В озерах Б. Голое и Крутобережное доминирует *Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830) – 640 экз./м^2 (85% N) и 727 экз./м^2 (79% N) соответственно, в оз. Ульяновское – *Cladotanytarsus* gr. *mancus* – 360 экз./м^2 (63% N). Более низкое положение кривой энтропии в области высоких значений R_α для первых двух озер, по сравнению с оз. Ульяновское, обусловлено резким доминированием: в оз. Б. Голое наиболее многочисленный вид превышает второй по численности в 32 раза, в оз. Крутобережное в 15 раз, в оз. Ульяновское лишь в 4.5 раза. Из наклона кривых энтропии Реньи в области $R_\alpha < 1$ также видно отличие структуры видового состава оз. Б. Голое от таковой в других водоемах: здесь повышено разнообразие редких видов. Минимальную численность в оз. Б. Голое имеют 10 видов из 14 (71%), в оз. Крутобережное – лишь 3 из 10 (33%).

В 2012 г. видовой состав и структура сообществ озер становятся более однородными (рис. 2б). В оз. Б. Голое и Крутобережное при увеличении N (и n в оз. Б. Голое) снижается доминирование, причем доминант 2011 г. *Chaoborus flavicans* сменяется *Chironomus cingulatus* Meigen, 1830. Сообщества озер с выровненной структурой в 2011 г., теперь становятся многочисленными и резко доминантными. В оз. М. Голое доминирует *Chirono-*

Таблица 1. Структурные показатели сообществ донных макробеспозвоночных в исследованных озерах

Озеро	Год	n	$H \pm m$	H_{max}	H_{min}	R	C_N	α
МГ	2011	26	4.17 ± 0.06	4.70	0.56	0.11	0.07	0.66
	2012	36	3.25 ± 0.03	5.17	0.08	0.37	0.23	1.67
	2013	23	2.91 ± 0.04	4.52	0.10	0.36	0.28	1.82
БГ	2011	14	1.15 ± 0.08	3.81	0.19	0.70	0.72	4.76
	2012	25	3.27 ± 0.04	4.64	0.12	0.30	0.19	1.28
У	2011	9	1.91 ± 0.07	3.17	0.15	0.40	0.42	2.01
	2012	15	3.23 ± 0.02	3.91	0.08	0.17	0.14	0.84
	2013	13	3.00 ± 0.04	3.70	0.12	0.19	0.18	1.07
БЩ	2011	11	3.01 ± 0.07	3.46	0.37	0.13	0.15	0.80
	2012	19	3.04 ± 0.02	4.25	0.05	0.28	0.16	0.92
	2013	16	2.11 ± 0.04	4.00	0.08	0.47	0.35	1.49
БП	2011	17	3.61 ± 0.07	4.09	0.56	0.12	0.12	0.90
	2012	12	1.78 ± 0.03	3.58	0.04	0.50	0.49	2.39
	2013	28	3.45 ± 0.03	4.81	0.09	0.28	0.14	0.93
К	2011	10	1.33 ± 0.06	3.32	0.11	0.60	0.63	3.44
	2012	10	2.42 ± 0.03	3.32	0.08	0.27	0.24	1.03
	2013	19	2.72 ± 0.03	4.25	0.07	0.36	0.20	1.01

Примечание. Здесь и табл. 3: МГ – М. Голое, БГ – Б. Голое, У – Ульяновское, БЩ – Б. Щурячье, БП – Б. Подпесочное, К – Крутобережное.

mus cingulatus (2783 экз./м^2, 46% *N*), не встречавшийся в 2011 г., в оз. Б. Подпесочное – *Glyptotendipes cauliginellus* (Kieffer, 1913) (2233 экз./м^2, 68% *N*). В озерах Ульяновское и Б. Щурячье повышаются *N* и *H* при сохранении структуры, выражающейся формой кривой.

В 2013 г. структура сообществ незначительно меняется относительно 2012 г., однако существенные изменения происходят в составе доминантов (рис. 2в). В оз. Крутобережное за счет редких видов вдвое увеличивается *n*, доминирующее положение занимает новый для озера *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) (1033 экз./м^2, 29% *N*), в два раза увеличивается численность *Chaoborus flavicans* (950 экз./м^2, 26% *N*), возрастает численность некоторых других видов. В оз. Б. Подпесочное *n* также резко увеличивается за счет малочисленных видов (13 из 28 или 46% имеют минимальную численность) при снижении численности доминантов. Они представлены *Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830) (916 экз./м^2; 22% *N*) и *Glyptotendipes paripes* (Edwards, 1929) (883 экз./м^2; 21% *N*). Структурная перестройка произошла и в оз. Б. Щурячье: из семи видов с высокой численностью в 2012 г.

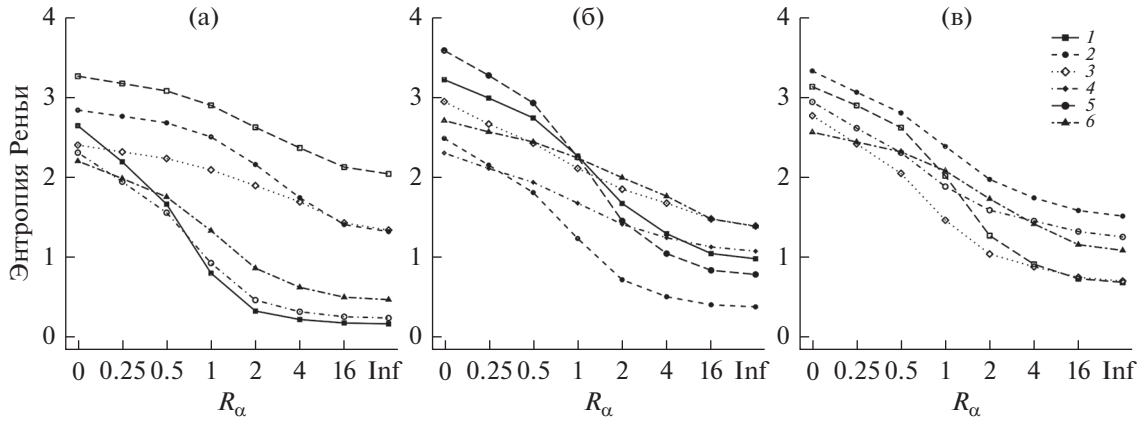


Рис. 2. Энропия Реньи: а – 2011 г., б – 2012 г., в – 2013 г. Здесь и на рис. 3. *1* – Б. Голое, *2* – Б. Подпесочное, *3* – Б. Щурячье, *4* – Крутобережное, *5* – М. Голое, *6* – Ульяновское.

Таблица 2. Среднегодовые структурные показатели сообществ макробеспозвоночных в исследованных озерах

Показатель	2011	2012	2013
$n \pm m$	14.5 ± 2.6 (11.7 ± 1.8)	19.5 ± 4.0 (14.0 ± 2.0)	19.8 ± 2.6 (19.0 ± 3.2)
$\alpha \pm m$	2.1 ± 0.7 (1.8 ± 0.6)	1.4 ± 0.2 (1.3 ± 0.4)	1.3 ± 0.2 (1.1 ± 0.1)
$H \pm m$	2.5 ± 0.5 (2.4 ± 0.6)	2.8 ± 0.3 (2.6 ± 0.3)	2.8 ± 0.2 (3.0 ± 0.3)
$C_N \pm m$	0.4 ± 0.1 (0.3 ± 0.1)	0.2 ± 0.05 (0.3 ± 0.1)	0.2 ± 0.03 (0.2 ± 0.1)
$N_{max}(\%) \pm m$	48.8 ± 12.5 (48.7 ± 13.2)	39.3 ± 6.7 (38.1 ± 10.3)	36.9 ± 5.7 (33.5 ± 5.9)
VR	124.1 (75.4)	68.5 (68.1)	54.5 (53.5)
$B\text{-}K \pm m$	0.83 ± 0.05 (0.87 ± 0.03)	0.72 ± 0.02 (0.75 ± 0.03)	0.69 ± 0.04 (0.67 ± 0.06)
βD	0.54 (0.53)	0.47 (0.46)	0.44 (0.41)
$R_{tax} \pm m$	0.4 ± 0.1 (0.3 ± 0.1)	0.4 ± 0.1 (0.3 ± <0.1)	0.4 ± 0.1 (0.5 ± 0.1)
$MD_{tax} \pm m$	47.9 ± 6.9 (38.0 ± 4.6)	55.4 ± 7.5 (46.5 ± 7.8)	63.8 ± 3.2 (62.7 ± 3.9)
$R_{troph} \pm m$	0.6 ± 0.1 (0.5 ± 0.1)	0.6 ± 0.05 (0.6 ± 0.1)	0.6 ± 0.1 (0.7 ± <0.1)
$MD_{troph} \pm m$	70.0 ± 4.1 (66.5 ± 5.4)	70.7 ± 1.6 (70.6 ± 1.5)	71.2 ± 3.6 (74.6 ± 1.6)

Примечание. В скобках даны величины без учета озер М. Голое и Б. Голое.

три вида не обнаружены, доминантное положение сохранили *Chironomus cingulatus* (1233.3 экз./м^2; 50% *N*) и *Chaoborus flavicans* (800 экз./м^2; 32% *N*). Остальные виды представлены единичными экземплярами.

Вариация энтропии Реньи в 2012–2013 гг. была 68.5–54.45 (в среднем 61.5) – вдвое ниже, чем в 2011 г. (124.1). Высокая вариация в 2011 г. во многом достигалась за счет озер М. Голое и Б. Голое, тогда как в вариацию 2012–2013 гг. они почти не вносили вклада (табл. 2).

Таксономическая и трофическая энтропия Рао не показала однонаправленных тенденций для разных озер в течение исследуемого периода. В то же время, средние таксономические и трофические дистанции для озер от 2011 г. к 2013 г. в целом выросли во всех озерах, кроме озер Б. Голое и М. Голое, в которых однозначной тенденции не наблюдалось (табл. 3).

Значения индекса Пантле–Букка в период исследований изменялись незначительно и разнонаправлено, варьируя в области границы α- и β-мезосапробной зон (табл. 3).

Зарегистрированы изменения в составе фауны по представленности видов с различной сапробной валентностью. В 2011 г. большинство озер характеризовалось увеличением от олигосапробов к β- и α-мезосапробам, с дальнейшим снижением в ряду полисапробов V и VI подгрупп. Специфичная сапробиологическая структура макрозообентоса формировалась в оз. Б. Голое и М. Голых, соединенных с основной рекой через протоку. Озеро Б. Голое в этот период выделялось бóльшим числом олигосапробов и меньшим α-мезосапробов, преобладанием полисапробов VI подгруппы; оз. М. Голое –меньшим числом β-мезосапробов и бóльшим α-мезосапробов (рис. 3а).

В 2012 г., после сильного весеннего половодья, сапробиологическая структура большинства озер несколько выровнялась, озера Б. Голое и М. Голое стали соответствовать общей тенденции, а в небольших по площади и сильно заросших в 2011 г. озерах Ульяновское и Б. Щурячье повысилось число видов полисапробов (рис. 3б).

Таблица 3. Средняя дистанция между видами в таксономической и трофической иерархии, разнообразие Рао и индекс Пантле–Букка

Озеро	Год	R_{tax}	MD_{tax}	R_{troph}	MD_{troph}	$P\text{–}B$
МГ	2011	0.75	70.69	0.80	79.51	2.67
	2012	0.46	72.48	0.53	72.30	2.56
	2013	0.38	68.90	0.38	77.13	2.47
БГ	2011	0.46	71.51	0.47	79.59	2.70
	2012	0.70	74.74	0.66	69.83	2.40
У	2011	0.21	24.96	0.37	61.73	2.10
	2012	0.42	51.21	0.62	73.56	2.40
	2013	0.50	56.12	0.65	70.41	2.33
БЩ	2011	0.51	38.94	0.63	65.70	2.20
	2012	0.41	48.88	0.69	72.85	2.63
	2013	0.29	52.78	0.60	76.17	2.54
БП	2011	0.46	47.56	0.73	74.91	2.41
	2012	0.25	57.52	0.37	59.38	2.42
	2013	0.65	70.37	0.75	78.80	2.55
К	2011	0.12	31.84	0.25	61.00	2.48
	2012	0.24	21.30	0.58	71.50	2.30
	2013	0.36	63.57	0.68	77.42	2.63

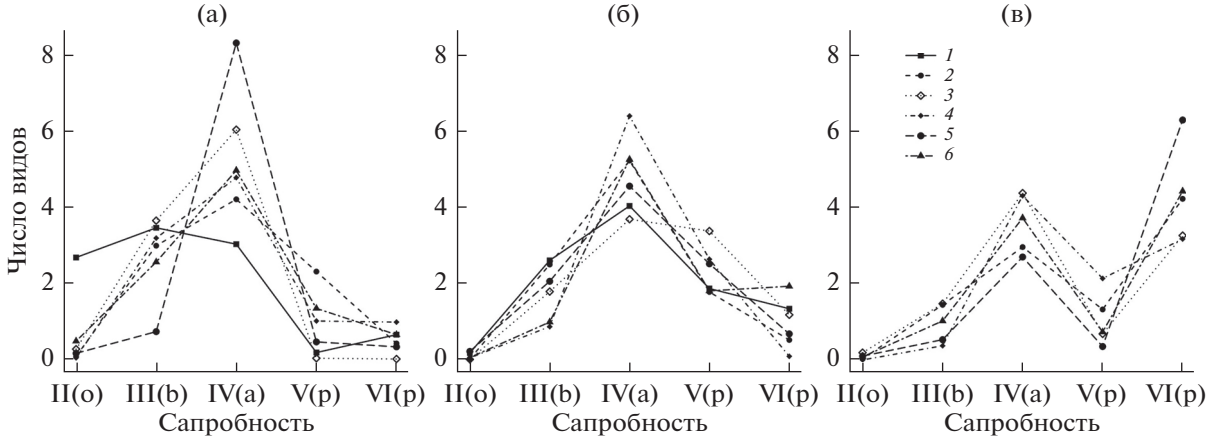


Рис. 3. Сапробиологическая структура сообществ озер по методу Зелинки–Марвана: а – 2011 г., б – 2012 г., в – 2013 г. II(o) – олигосапробы, III(b) – β-мезосапробы, IV(a) – α-мезосапробы, V(p) – полисапробы подгруппы V, VI(p) – полисапробы подгруппы VI. Обозначения озер, как на рис. 2.

В 2013 г., также с весенним половодьем, во всех озерах произошло увеличение числа видов полисапробов подгруппы VI, превысившее число α-мезосапробов (рис. 3в).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По данным Давыденко и Бирюкова (2014), в период 1935–1973 гг. частота интенсивных весенних паводков была в 5 раз выше, чем в период 1974–2012 гг. Паводок 2012 г. прервал самый засушливый с 1972 г. период и произошел после минимального уровня грунтовых вод в 2011 г. (в 75% наблюдательных скважин), когда среди озер заповедника большая их часть (61%) оказалась в критическом (абсолютный минимум уровня) или близком к нему состоянии (Давыденко, Бирюков, 2014).

Известно, что изменения качества факторов среды или выход силы воздействия за диапазон значений, обеспечивающих стабильное функционирование экосистем, выводит их из равновесия и вызывает структурные и функциональные перестройки (Lewontin, 1969; Алимов, 2000; Scheffer et al., 2001 и др.). В рассмотренный нами период 2012–2013 гг. перестройки структуры сообществ наблюдались в условиях резкого увеличения продолжительности половодья после многолетнего засушливого периода, из которого был изучен 2011 г., характеризовавшийся для большинства озер многолетним отсутствием связи с рекой, а также высокими температурами воздуха и воды.

Большинство использованных методов показали значимые отличия 2011 г. от 2012, 2013 гг., тогда как различия между 2012 и 2013 гг. оказались статистически незначимы при сохранении тенденции. Так, в ряду лет происходило увеличение фаунистического сходства макрозообентоса озер (табл. 2), а также структурного сходства сообществ, выражавшегося в снижении вариации энтропии Реньи (рис. 2) и β-разнообразия сообществ (рис. 1). В то же время, α-разнообразие, таксономическая и трофическая неоднородность в большинстве озер увеличивались.

В 2011 г. специфичная сапробиологическая структура макрозообентоса формировалась в оз. М. Голое и Б. Голое, имеющих связь с рекой. В 2012 г., после сильного весеннего половодья, сапробиологическая структура большинства озер выровнялась, а в 2013 г. во всех озерах произошло увеличение числа видов полисапробов. Это свидетельствует о вовлечении в круговорот дополнительной, вероятно, терригенной органики и выравнивании трофического статуса в озерах за счет весенних паводков, что подтверждается изменением коэффициента трофности зоопланктона (Krylov, 2015; Крылов, Жгарева, 2016).

Таким образом, в 2012–2013 гг., по сравнению с 2011 г., наблюдается увеличение сходства: фаунистического состава сообществ озер, доминантно-информационной (рис. 2) и сапробиологической (рис. 3) структур сообществ. В этот период увеличивается число видов, общих для всех озер (с одного до четырех). Данную ситуацию можно описать как гомогенизацию (Thomaz et al., 2007) сообществ макрозообентоса, которую мы связываем с изменением продолжительности весеннего половодья.

В период исследований в озерах, не имеющих постоянной связи с рекой, увеличивается видовое богатство, а также таксономическая и трофическая неоднородность (табл. 3). Это связано с тем, что виды разной таксономической и трофической принадлежности впервые регистрируются в 2012–2013 гг. сразу в нескольких озерах.

В экстремальных условиях 2011 г. сообщества большинства озер (за исключением М. Голое) характеризуются пониженным видовым богатством, низким таксономическим и трофическим разнообразием (табл. 1–3) при высокой степени доминирования отдельных видов. После заполнения озер полыми водами в 2012–2013 гг., в сообществах снижается доля численности первого доминанта (N_{max}, %), значения α, C_N, при увеличении n, H, MD_{tax}, MD_{troph} (табл. 3). Для всех показателей, кроме n, в период исследований снижается ошибка среднего, показывающая разброс значений (табл. 2). Выявленные тенденции проявляются более четко для сообществ четырех озер, которые не имеют постоянной связи с рекой, где, в том числе, возрастают значения R_{tax} и более выражено R_{troph} (табл. 3).

Полученные данные свидетельствуют, что сообщества озер, постоянно связанные с рекой, характеризуются меньшей зависимостью структурных показателей от межгодовых изменений продолжительности весеннего половодья. Таким образом, существование постоянной связи с рекой можно считать важным фактором не только для формирования более разнообразных и обильных сообществ (Pan et al., 2011; Reid et al., 2012; Obolewski et al., 2014, 2016), но и для сохранения их структурной стабильности.

Одним из основных признаков приближения к точке слома (потери устойчивости) считается увеличение дисперсии флуктуаций параметров системы (Dakos et al., 2011, 2019; Barnosky et al., 2012). Описанная нами выше противоположная картина повышения разнообразия и гомогенизации сообществ, проявляющаяся на уровне их состава и структуры, может свидетельствовать о том, что после продолжительного половодья они приобретают черты более устойчивых систем, удаляющихся от точки слома. Это новое понимание важности регулярного половодья для сообществ на уровне их структуры имеет значение для сохранения и восстановления сообществ в современных условиях, которые описываются (Tockner et al., 2000; Tockner, Stanford, 2002; Erwin, 2009) как деградация пойменных экосистем в мировом масштабе.

Выводы. В условиях увеличения продолжительности весеннего половодья в макрозообентосе озер происходит гомогенизация видового состава, сапробиологической и доминантно-информационной структуры сообществ при росте таксономического и трофического разнообразия. Основное направление структурных перестроек сообществ в этот период – рост выравненности распределения обилия видов. Увеличение числа видов-полисапробов, вероятно, свидетельствует о неполном завершении восстановления структуры сообществ в течение двух лет с длительным периодом половодья. Межгодовые изменения структуры сообществ более заметны в сообществах озер, не имеющих постоянной связи с рекой. Структурные показатели сообществ свидетельствуют, что длительное весеннее половодье следует воспринимать как благоприятный фактор для их организации, в отличие от краткого паводка или его отсутствия.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема 121051100109-1). Авторы искренне благодарят Н.А. Карпова, Е.В. Печенюк, В.В. Давыденко (Хоперский государственный природный заповедник), А.В. Крылова, А.И. Цветкова (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за помощь в проведении исследований и консультации в процессе подготовки статьи. Также авторы благодарны анонимному рецензенту за ценные замечания.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов и то, что в работе были использованы животные в качестве объектов исследования с соблюдением применимых этических норм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Арабина И.П., Савицкий Б.П., Рыдный С.А. 1988. Бентос мелиоративных каналов Полесья. Минск: Ураджай.

Давыденко В.В., Бирюков В.И. 2014. Особенности гидрологии поверхностных и грунтовых вод в Хоперском заповеднике // Труды Хоперского государственного заповедника. Вып. 9. С. 83.

Жгарева Н.Н. 2007. Фауна зарослей // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. Москва: Товарищество. науч. изданий КМК. С. 249.

Крылов А.В. 2013. Видовое богатство зоопланктона пойменных озер Хоперского заповедника // Тр. Хоперского гос. заповедника. Вып. 8. С. 54.

Крылов А.В., Жгарева Н.Н. 2016. Влияние поемности на летний зоопланктон малых озер // Известия РАН. Сер. географическая. № 1. С. 58. https://doi.org/10.15356/0373-2444-2016-1-58-66

Максимов А.А. 1974. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука.

Мосин В.Г., Ефимовская С.Л. 2007. Влияние паводков и половодий на динамику и функционирование пойменных природных комплексов долины р. Вычегды // Известия Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена. № 38. С. 130.

Прокин А.А. 2014а. Количественные и структурные характеристики сообществ макрозообентоса пойменных озер Хоперского заповедника // Тр. Хоперского гос. заповедника. Вып. 9. С. 211.

Прокин А.А. 2014б. Макрозообентос пойменных озер Хоперского заповедника, по данным 2013 г. //

Проблемы разработки полезных ископаемых и стратегия устойчивого развития регионов России (на примере Воронежской области): Матер. науч. конф. Воронеж: Элист. С. 140.

Прокин А.А., Решетников А.Н. 2013. Фауна водных макробеспозвоночных пойменных озер Хоперского заповедника // Тр. Хоперского гос. заповедника. Вып. 8. С. 137.

Прокин А.А., Селезнев Д.Г. 2018. Межгодовые измения видового богатства и количественных характеристик макрозообентоса пойменных озер Хоперского заповедника // Биология внутр. вод. № 1. С. 60. https://doi.org/10.7868/S0320965218010084

Силина А.Е., Прокин А.А. 2008. Трофическая структура макрозообентоса болотных водоемов лесостепной зоны Среднерусской возвышенности // Биология внутр. вод. № 3. С. 35. https://doi.org/10.1134/S1995082908030061

Фащевский Б.В. 2007. Экологическое значение поймы в речных экосистемах // Ученые записки Росс. гос. гидромет. ун-та. № 5. С. 118.

Шитиков В.К., Мастицкий С.Э. 2017. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R. Электронная книга, адрес доступа: https://github.com/ranalytics/data-mining

Якимов В.Н., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Кривоногов Д.М. 2016. Современные методы анализа филогенетического разнообразия экологических сообществ // Сборник трудов Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова. Т. 54. С. 72.

Яблонский А.И. 1986.Математические модели в исследовании науки. Москва: Наука.

Яценко-Степанова Т.Н. 2011. Структурно-функциональная характеристика водорослевого сообщества и ее использование в оценке трофности водоемов озерного типа: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Оренбург.

Anderson M.J. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions // Biometrics. V. 62. № 1. P. 245. https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x

Anderson M.J., Ellingsen K.E., Mc Ardle B.H. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity // Ecology Letters. V. 9. Issue 1. P. 683. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x

Barnosky A., Hadly E., Bascompte J. et al. 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere // Nature. V. 486. P. 52. https://doi.org/10.1038/nature11018

Bunn S.E., Arthington A.H. 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity // Environ. Manage. V. 30. P. 492. https://doi.org/10.1007/s00267-002-2737-0

Clarke K.R., Warwick R.M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties // J. Appl. Ecol. V. 35. P. 523. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x

Dakos V., Kéfi S., Rietkerk M., van Nes E.H., Scheffer M. 2011. Slowing down in spatially patterned ecosystems at the brink of collapse // The American Naturalist. V. 177(6). P. 153. https://doi.org/10.1086/659945

Dakos V., Matthews B., Hendry A.P. et al. 2019. Ecosystem tipping points in an evolving world // Nature Ecology and Evolution. V. 3. P. 355. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0797-2

Erwin K.L. 2009. Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world // Wetlands Ecol. Manage. V. 17(1). P. 71. https://doi.org/10.1007/s11273-008-9119-1

Fauna Aquatica Austriaca. A comprehensive species inventory of Austrian aquatic organisms with ecological notes. 2002. Vienna: Federal Ministry of Agriculture, Forestry, Environment and Water management.

Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 106. P. 110.

Krylov A.V. 2015. Interannual changes in the summer zooplankton in the lakes of the Khopyor River flood plain // Biol. Bull. V. 42. № 10. P. 891. https://doi.org/10.1134/S1062359015100076

Lewontin R.C. 1969. The meaning of stability // Brookhaven Symp. Biol. V. 22. P. 13.

Monakov A.V. 2003. Feeding of freshwater invertebrates. Ghent: Kenobi Productions.

Napiórkowski P., Bakowska M., Mrozińska N. et al. 2019. The effect of hydrological connectivity on the zooplankton structure in floodplain lakes of a regulated large river (the Lower Vistula, Poland) // Water. V. 11. 1924. https://doi.org/10.3390/w11091924

Obolewski K., Glińska-Lewczuk K., Strzelczak A., Burandt P. 2014. Effects of floodplane lake restoration on macroinvertebrate assemblages – a case study of the lowland river (the Słupia River, N Poland) // Polish J. Ecol. V. 62. P. 557. https://doi.org/10.3161/104.062.0314

Obolewski K., Glińska-Lewczuk K., Ozgo M., Astel A. 2016. Connectivity restoration of floodplain lakes: an assessment based on macroivertebrate communities // Hydrobiologia. V. 774. P. 23. https://doi.org/10.1007/s10750-015-2530-8

Obrdlik P., Garcia-Lozano L. 1992. Spatio-temporal distribution of macrozoobenthos abundance in the Upper Rhine alluvial floodplain // Archiv für Hydrobiologie. Bd. 124. № 2. P. 205.

Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development // Science. V. 164. Issue 3877. P. 262. https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262

Pan B.-Zh., Wang H-J., Liang X-M., Wang H-Zh. 2011. Macrozoobenthos in Yangtze floodplain lakes: patterns of density, biomas, and production in relation to river connectivity // J. North American Benthological Society. V. 30(2). P. 589. https://doi.org/10.1899/10-025.1

Rao C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach // Theoretical Population Biology. V. 21(1). P. 24. https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1

Reid M.A., Delong M.D., Thoms M.C. 2012. The influence of hydrological connectivity on food web structure in floodplain lakes // River Research and Applications. V. 28. P. 827. https://doi.org/10.1002/rra.1491

Scheffer M., Carpenter S.R., Foley J. et al. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems // Nature. V. 413. P. 591. https://doi.org/10.1038/35098000

Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity // Nature. V. 163. № 4148. P. 668. https://doi.org/10.1038/163688a0

Thomaz S.M., Bini L.M., Bozelli R.L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river floodplain system // Hydrobiologia. V. 579. P. 1. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0285-y

Tockner K., Florian M., Ward J.V. 2000. An extension of the flood pulse concept // Hydrological Processes. V. 14. P. 2861. https://doi.org/10.1002/1099-1085(200011/12)14:16/17<2861::AID-HYP124>3.0.CO;2-F

Tockner K., Stanford J.A. 2002. Riverine flood plains: present state and future trends // Environ. Conserv. V. 29. P. 308. https://doi.org/10.1017/S03768929020022X

Van den Brink F.W.B., Beljaaeds M.J., Boots N.C.A., Van der Velde G. 1994. Macrozoobenthos abundance and community composition in three lower Rhine floodplain lakes with varying inundation regimes // Regulated Rivers: Research and Management. V. 9(4). P. 279. https://doi.org/10.1002/rrr.3450090408

Von Foerster H. 2003. Understanding understanding: essays on cybernetics and cognition. New York: Springer.

Zelinka M., Marvan P. 1961. Zur Prazisierung der biologischen Klassification der Reinheit flissender Gewasser // Archiv für Hydrobiologie. Bd. 57. № 3. S. 389.

Zelinka M., Marvan P. 1966. Bemerkungen zu neuen Metoden der saprobiologischen Wasserbeurteilung // Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie. Bd. 16. S. 817.

Zipf J.K. 1949. Human behaviour and the principle of least effort. Cambridge: Addison Wesley Press.

Structure of Macrozoobenthos in Floodplain Lakes under Conditions of Different Spring Flooding

A. A. Prokin[1, *] and D. G. Seleznev[1]

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

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

As a result of studies of the macrozoobenthos in six floodplain lakes on the territory of the Khoper Reserve in years with different spring flooding, changes in the structural characteristics of communities are described. In a year with a dry condition, communities are characterized by a high degree of dominance of some species and low faunistic similarity. The homogenization of the species composition and communities' structure is observed in subsequent years with prolonged spring flooding.

Keywords: macrozoobenthos, structure of communities, floodplain lakes, spring flooding, saprobity

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 510

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

ФАКТОРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛИЧИНОК РУЧЕЙНИКОВ (Trichoptera) В ГОРНЫХ РУЧЬЯХ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ТУРЦИИ[1)]

© 2021 г. Пинар Экинген[a], *, Нильгюн Казанджи[a]

[a]Университет Хаджеттепе, биологический факультет, отделение гидробиологии, лаборатория биомониторинга, Бейтепе, Анкара, Турция

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

Поступила в редакцию 24.03.2020 г.
После доработки 15.02.2021 г.
Принята к публикации 17.03.2021 г.

Ручейники – один из наиболее важных компонентов пресных вод, применяемый в исследованиях по биомониторингу для определения различных деградаций водных экосистем. Несмотря на необходимость таких работ, существует огромный пробел в экологических исследованиях личинок ручейников Северо-Восточной Турции. Изучено влияние некоторых параметров окружающей среды на распределение личинок ручейников, обитающих в ручьях, появляющихся выше линии деревьев. Для определения взаимосвязи между распределением личинок и параметрами окружающей среды (прибрежный лес, прибрежная растительность, размер и ширина потока, высота, pH, субстрат, электропроводность, температура, растворенный кислород), выбрано 66 участков в пяти различных ручьях в 2008, 2009 и 2011 гг. (Аксу, Дегирмендере, Солаклы, Айдере, Фыртина). В целом, выявлено 22 рода ручейников, принадлежащих 13 семействам Trichoptera. Установлено, что прибрежные леса – наиболее важный параметр, влияющий на распределение личинок ручейников в открытых лесных пологах в верховьях ручьев. Крупные личинки (измельчители по типу питания) обнаружены на станциях выше и ниже линии деревьев. Предположено, что измельчители могут использовать аллохтонные материалы, поступающие с деревьев, и прибрежную растительность. Поскольку этот регион является центром биоразнообразия, важно определить экологические предпочтения макробеспозвоночных для будущего использования их в исследованиях по биомониторингу.

Ключевые слова: биомониторинг, очаг биоразнообразия Кавказа, северо-восточная Анатолия, прибрежный лес

DOI: 10.31857/S0320965221050041

Environmental Factors Affecting Distribution of Caddisfly (Trichoptera) Larvae in Mountain Streams of Northeastern Turkey

Pınar Ekingen[1], * and Nilgün Kazancı[1]

[1]Hacettepe University, Biology Department, Hydrobiology Section, Biomonitoring Laboratory, Beytepe, Ankara, Turkey

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

Abstract—Trichoptera is one of the most important components of freshwaters used in biomonitoring studies to determine the different degradations in aquatic ecosystems. Though such works are necessary, there is a huge gap in ecological studies on Trichoptera larvae in Northeastern Turkey. We examined the effects of some environmental variables on the distribution of caddisfly larvae inhabiting the streams arising above the tree line. To determine the relationships between larvae distribution and environmental variables (riparian forest, riparian vegetation, stream size - width-, altitude, pH, substrate, electrical conductivity, temperature, dissolved oxygen), 66 sites were selected from five different streams (Aksu, Değirmendere, Solaklı, İyidere, Fırtına) in 2008, 2009, and 2011. In total, 22 caddisfly genera belonging to 13 Trichoptera families were identified. It was found that riparian forest was the most important variable affecting the distribution of caddisfly larvae in open canopy headwater streams. Larvae exhibiting shredder feeding behavior were found both in the stations above and below the tree line. It is supposed that shredders can utilize both allochthonous materials coming from trees and riparian vegetation. Since this region is a biodiversity hotspot, it is becoming increasingly important to determine the ecological preferences of macroinvertebrates as soon as possible to use them in biomonitoring studies in the future.

Keywords: biomonitoring, Caucasus biodiversity hotspot, northeastern Anatolia, riparian forest

[1)]Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 5 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 511–517

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.551.2-153:574.47(282.247.413.5)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПИЩЕВОГО СПЕКТРА ЛЕЩА *Abramis brama* L. (Cyprinidae, Pisces) НА РАЗНОТИПНЫХ УЧАСТКАХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2021 г. Г. Х. Щербина*

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

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

Поступила в редакцию 29.05.2019 г.
После доработки 08.10.2020 г.
Принята к публикации 15.01.2021 г.

Приведены данные по кормовой базе и питанию леща из разных по кормности участков Рыбинского водохранилища осенью 2013 г. Всего в пищевом спектре леща обнаружен 21 вид беспозвоночных, преобладали хирономиды и моллюски – 9 и 6 видов соответственно. Показано, что на высококормных участках Шекснинского плёса, находящихся в зоне продолжительного локального промышленного загрязнения, снижается интенсивность питания леща, что приводит к уменьшению его упитанности, по сравнению с особями из условно чистых высококормных участков Моложского и Волжского плёсов. Сравнительный анализ с ранее проведенными исследованиями показал, что роль полисапробных личинок *Chironomus* f. l. *plumosus* в питании леща Рыбинского водохранилища в последние годы возросла.

Ключевые слова: лещ *Abramis brama*, пищевой спектр, индекс потребления, виды, частота встречаемости, макрозообентос, Рыбинское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965221040124

ВВЕДЕНИЕ

Рыбинское водохранилище – один из крупнейших искусственных водоемов России. В северо-восточной части водохранилища (Шекснинский плёс) находится Череповецкий промышленный комплекс – крупнейший индустриальный центр, в который входят предприятия химической промышленности и черной металлургии. В район Шекснинского плеса поступает наибольшее количество сточных вод с расположенных там предприятий, поэтому этот участок считается самым загрязненным (Флеров и др., 2000; Чуйко и др., 2010; Заботкина, 2014). Основная масса загрязняющих веществ оседает в донные отложения, где аккумулируются различные тяжелые металлы, полихлорированные бифенилы и полиароматические углеводороды (Козловская, Герман, 1997; Флеров и др., 2000; Герман, Законнов, 2003; Чуйко и др., 2010).

Известно, что тяжелые металлы и органические загрязняющие вещества, будучи устойчивыми соединениями, поступают в организм рыб преимущественно по пищевым цепям, поэтому наиболее подвержены влиянию этих веществ рыбы-бентофаги (Герман, Козловская, 1999, 2001; Голованова, 2008). Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) – самый массовый и распространенный в Рыбинском водохранилище вид, питается бентосными организмами, обитающими в поверхностном слое донных отложений (Житенева, 1980).

Питание бентосоядных рыб, в том числе леща, в Рыбинском водохранилище изучали с момента заполнения водоема (Ключарева, 1960). Наиболее подробно питание леща в водоеме было изучено Т.С. Житеневой (1958, 1959, 1980). Связь питания леща с кормовой базой Рыбинского водохранилища дана в работе (Баканов, Стрижникова, 1979). По наблюдениям Житеневой (1980), в Рыбинском водохранилище хирономиды являются основной пищей леща в течение всего вегетационного периода с максимальным их потреблением осенью, причем, основным кормовым объектом служат личинки и куколки мотыля *Chironomus* f. l. *plumosus*.

Цель работы – изучить пищевой спектр леща из разных по кормности участков Рыбинского водохранилища и сравнить его результатами ранее проведенных исследований.

Сокращения: ОИП – общий индекс потребления, ЧИП – частный индекс потребления.

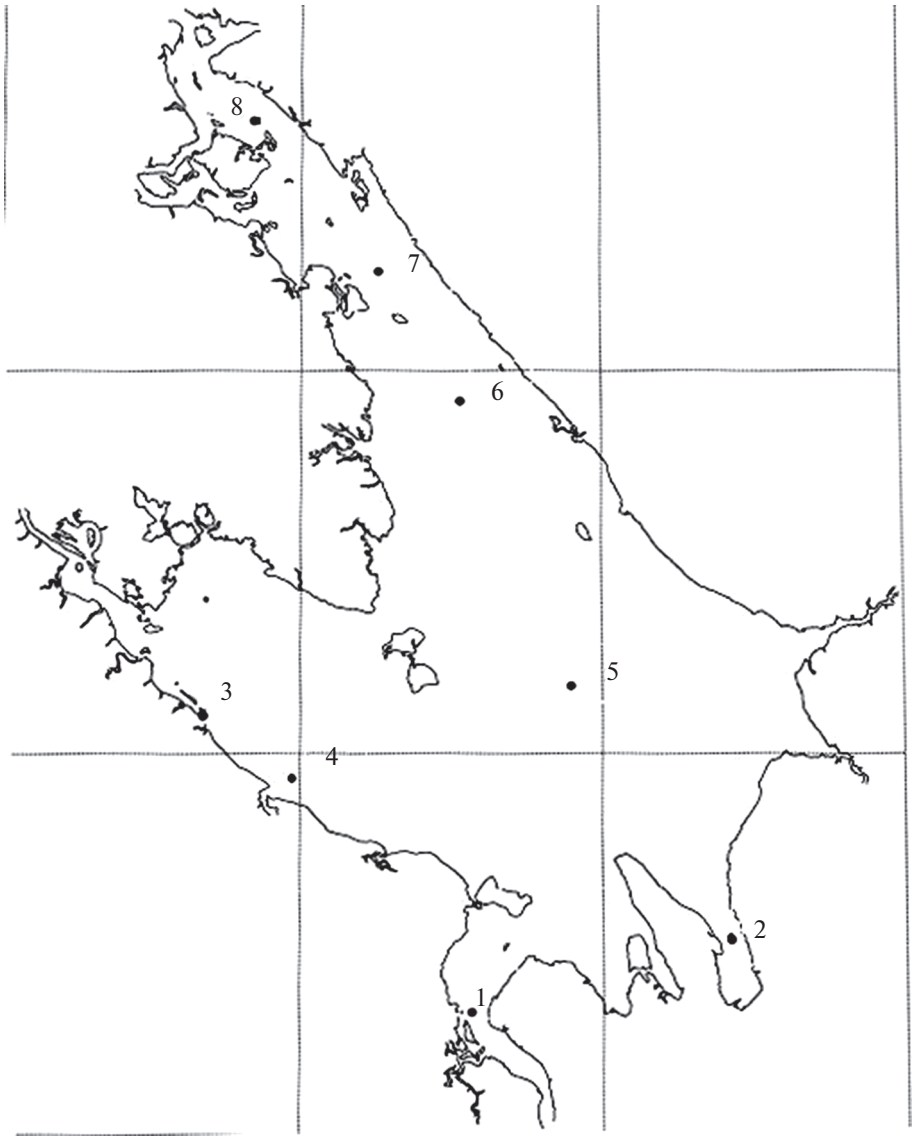


Рис. 1. Карта-схема Рыбинского водохранилища. Станции: 1 – Коприно, 2 – Волково, 3 – Первомайка, 4 – Брейтово, 5 – Городок, 6 – Ягорба, 7 – Мякса, 8 – Любец.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования были лещи, выловленные в конце нагульного периода (конец сентября – начало октября 2013 г.) с помощью трала НИС “Академик Топчиев”. Рыбу отбирали на станциях Рыбинского водохранилища, различающихся по степени промышленного загрязнения (рис. 1).

Выбор станций, где проводили отлов лещей обусловлен многолетними исследованиями ряда авторов. Станции 1–5 находились в условно чистых районах Волжского, Моложского и Главного плёсов, станции 6–8 – в относительной близости от г. Череповца, в зоне продолжительного локального промышленного загрязнения.

Глубина на станциях колебалась от 10 до 13 м и лишь на ст. 2 достигала 18 м.

На каждой станции отлавливали по 10 половозрелых и примерно одноразмерных и близких по массе лещей (табл. 1). Рыбу доставляли в лабораторию судна, где проводили биологический анализ. Коэффициенты упитанности по Фультону рассчитывали по работе (Флёрова, 2014). Для изучения кормовой базы леща на каждой станции в местах вылова рыбы собирали макрозообентос (Безматерных, Щербина, 2017). На всех станциях донные грунты были представлены серыми илами, на которых основной биоценоз – *Chironomus* f. l. *plumosus* (Перова, Щербина, 1998). Величину кормности участков на водохранилище определяли по работе (Пидгайко и др., 1968).

Сбор, хранение, полевую и цифровую обработку материалов по питанию леща проводили согласно существующей методике (Методическое..., 1974). Каждый кишечник леща помещали в морозильную камеру в отдельном полиэтиленовом пакете с указанием места и даты отлова рыбы, ее порядкового номера и массы. Пищевой комок каждой особи просматривали под бинокуляром целиком (все фрагменты беспозвоночных выбирали в камере Богорова). Под микроскопом определяли, измеряли и подсчитывали все потребленные организмы. Массу хирономид восстанавливали по ширине головной капсулы (Безматерных, Щербина, 2015). Массу остальных донных беспозвоночных восстанавливали по таковой из бентосных проб, собранных одновременно с материалом по питанию рыб. ЧИП рассчитывали как отношение восстановленной массы отдельных кормовых объектов к массе рыбы. ОИП определяли, суммируя все ЧИП. При расчете среднего значения ОИП и ЧИП за данный период определяли отношением суммы всех индексов потребления к числу исследованных рыб. Лещей с пустыми кишечниками не учитывали (Баканов и др., 1980). Данные представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В пищевом спектре леща Рыбинского водохранилища осенью 2013 г. обнаружен 21 вид донных беспозвоночных, из них наиболее широко представлены хирономиды, моллюски и олигохеты – 9, 6 и 3 вида соответственно. Кроме того, зарегистрировано по одному виду остракод, пиявок и ручейников. Наибольшее число видов (9) отмечено в пищевом рационе леща на ст. 6, наименьшее (2) – на ст. 1. На ст. 1, 3, 4 число обнаруженных в составе макрозообентоса видов было существенно выше, чем в пищевом спектре леща. На остальных станциях эти различия незначительны (табл. 2).

Повышенное видовое богатство в спектре питания леща на ст. 6 связано, по-видимому, с кормовыми условиями – минимальная среди всех исследованных станций Рыбинского водохранилища биомасса кормового макрозообентоса (6.05 г/м^2) и очень низкая доля хирономид (23%) в его составе (табл. 1).

Хотя число питающихся на ст. 6 лещей достигало 90%, среднее значение ОИП было 1.21‰, а на долю ЧИП хирономид приходилось ~30%. Минимальное значение ОИП (0.23‰) среди всех исследованных станций водохранилища отмечено на ст. 5, где в составе макрозообентоса обнаружены только олигохеты и моллюски. Несмотря на это, коэффициент упитанности по Фультону и доля хирономид в питании леща здесь составили 1.74‰ и ~96% соответственно. В то же время число питающихся рыб на данном участке было самым низким (20%) среди станций (табл. 1). Такие особенности можно объяснить миграцией лещей. Известно, что лещ в водохранилище представлен одной популяцией, состоящей из локальных стад. Они различаются масштабами перемещения в процессе нереста и нагульного периода, и делятся на оседлых особей и мобильных, которые могут перемещаться в поисках пищи на большие расстояния (Герасимов и др. 2015).

Основные причины такой низкой пищевой активности леща на ст. 5, 6, по-видимому, заключаются в повышенном содержании продуктов трансформации загрязняющих веществ (Козловская, Герман, 1997; Флеров и др., 2000; Голованова, 2008; Чуйко и др., 2010), негативно влияющих на развитие донных беспозвоночных. Следует отметить, что наибольшая биомасса кормового макрозообентоса зарегистрирована на станциях, расположенных недалеко от впадающих в водохранилище малых и средних рек: ст. 1 – р. Сутка, ст. 2 – реки Согожа и Ухра, ст. 3 – р. Себла, ст. 4 – р. Сить, ст. 7 – р. Мякса.

На шести станциях водохранилища доля хирономид в составе макрозообентоса достигала 52–84%, в составе пищевого комка леща она была существенно выше – 83.7–99.9% (табл. 1). Наибольшие средние значения ОИП у лещей Рыбинского водохранилища выявлены на двух станциях (ст. 3 и 4) Моложского плеса (рис. 2), который по величине индекса сапробности Пантле–Букка самый чистый (Перова, Щербина, 1998). Высокое значение ОИП отмечено также на приплотинной ст. 2, расположенной на наиболее продуктивном участке Рыбинского водохранилища, здесь отмечены максимальные для водоема биомассы макрозообентоса 143– 198 г/м^2 (Щербина, 2002). Относительно высокое среднее значение ОИП лещей на ст. 7 (относится к загрязненному участку Рыбинского водохранилища), связано с тем, что на этой станции высокая биомасса макрозообентоса (~30 г/м^2), и в его составе доминировали хирономиды (80%) со значительным преобладанием личинок *Chironomus plumosus*. Личинки данного вида встречались в пище лещей на всех восьми станциях. Их число в кишечниках леща колебалось от 1 до 452 экз., а на пяти станциях частота их встречаемости была максимальной – 100% (табл. 2). Все это подтверждает вывод о доминировании мотыля в питании леща Рыбинского водохранилища на различных биотопах с максимальным значением в осенний период (Житенева, 1980). При изучении питания леща Рыбинского водохранилища осенью 2000 г. обнаружено 13 пищевых компонентов, средняя доля хирономид была 58%, по 21% приходилось на группы “моллюски” и “прочие”. Причем, число личинок *Ch. plumosus* в кишечниках лещей колеба-

Таблица 1. Основные характеристики, ЧИП и ОИП лещей, биомасса кормового зообентоса на различных станциях Рыбинского водохранилища

Показатель	Номер станции							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Возраст рыб	+8–+11	+8–+11	+8–+11	+8–+12	+8–+11	+8–+11	+6–+11	+6–+10
Длина рыб, см	35.9 ± 0.7 32.9–38.9	36.7 ± 0.5 33.1–38.1	35.6 ± 0.7 32.8–39.5	36.8 ± 0.7 31.9–40.8	36.1 ± 0.6 34.1–39.8	35.7 ± 0.6 32.8–38.7	32.7 ± 1.2 28.6–40.5	29.1 ± 1.2 25.2–38.0
Масса рыб, г	790 ± 48 607–1060	913 ± 32 676–1064	793 ± 55 606–1120	858 ± 47 591–1129	828 ± 48 611–1116	741 ± 61 615–1014	622 ± 63 425–1040	397 ± 63 230–929
Коэффициент упитанности по Фультону	1.69 ± 0.04	1.85 ± 0.02	1.73 ± 0.03	1.71 ± 0.03	1.74	1.62 ± 0.10	1.74 ± 0.04	1.57 ± 0.09
Число кишечников с пищей/пустых	4/6	9/1	6/4	10/0	2/8	9/1	10/0	6/4
Биомасса зообентоса, г/м^2	48.28	30.45	44.81	101.1	10.83	6.05	29.23	31.30
Доля в биомассе зообентоса, %:								
хирономиды	73	52	54	84	0	23	80	71
олигохеты	21	45	21	15	93	77	18	10
ЧИП, ‰:								
хирономиды*	19.81 ± 29.96 99.9	30.39 ± 15.11 98.3	36.41 ± 26.96 99.7	36.05 ± 33.31 99.3	0.22 95.7	0.36 ± 0.48 29.8	25.65 ± 18.25 99.7	1.75 ± 0.94 83.7
моллюски	0.01	0.49	0.00	0.26	0.01	0.24	0.00	0.17
олигохеты	0.00	0.03	0.05	0.00	0.00	0.61	0.09	0.17
ОИП, ‰	19.82 ± 29.97 0.89–64.50	30.91 ± 15.69 6.48–50.15	36.46 ± 26.98 0.09–80.26	36.31 ± 33.38 2.92–100.71	0.23 0.05–0.41	1.21 ± 1.24 0.03–4.23	25.74 ± 18.29 4.03–62.44	2.09 ± 1.14 0.21–3.22

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – min–max потребленных экземпляров.
* Под чертой – % общего индекса потребления.

Таблица 2. Частота встречаемости (%) видов донных беспозвоночных в пищевом комке леща на различных станциях Рыбинского водохранилища

Вид	Номер станции							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Cincina piscinalis (O.F. Müeller)	–	44.4 1–7	–	–	–	11.1 30	–	–
C. depressa C. Pfeiffer	–	–	–	–	–	–	–	16.7 2–8
Euglesa casertana (Poli)	25 1	11.1 6	–	20 1–10	50 1	22.2 2–8	10 2	16.7 2
Neopisidium torguatum (Stelfox)	–	22.2 2–6	–	–	–	–	–	66.7 2–12
Pisidium inflatum (Muhlfeld in Porro)	–	–	–	–	–	11.1 1	–	–
Dreissena polymorpha (Pallas)	–	–	–	10 1	–	–	–	–
Guistadrilus multisetosus (Smith)	–	–	–		–	11.1 3	–	–
Limnodrilus hoffmeisteri Claparede	–	11.1 25	–	–	–	–	10 2	–
Tubifex newaensis (Michaelsen)	–	–	–	–	–	11.1 4	20 1	–
Erpobdella octoculata (L.)	–	–	–	–	–	11.1 1	–	–
Cypria curtifurcata Klie	–	11.1 11	50 10–12	–	–	–	–	33.3 2–58
Brachycentrus subnubilus Curtis	–	–	–	–	–	–	–	16.7 1
Ablabesmyia monilis (L.)	–	–	16.7 1	–	–	–	–	–
A. phatta (Eggert)	–	–	–	20 2–8	–	–	–	–
Procladius choreus (Meigen)	–	77.8 1–3	50 1–7	80 2–27	–	22.2 1	30 1–2	16.7 1
P. simplicistilus Freeman	–	–	–	–	–	11.1 1	–	–
Chironomus plumosus (L.)	100 2–134	100 12–151	83.3 65–246	100 28–452	50 1	22.2 2–7	100 7–172	100 2–5
Cryptochironomus obreptans (Walker)	–	–	66.7 8	30.0 14	–	–	10 2	16.7 4
Einfeldia dissidens (Walker)	–	–	16.7 1	–	–	–	–	–
Stictochironomus crassiforceps (Kieffer)	–	11.1 2	16.7 1	–	–	–	–	–
Cladotanytarsus wexionensis Brundin	–	–	–	–	50 1	–	–	–
Всего видов: в пище леща в макрозообентосе	 2 20	 8 9	 7 29	 6 19	 3 5	 9 7	 6 9	 8 11

Примечание. Над чертой – частота встречаемости вида в пищевом комке, под чертой – min–max потребленных экземпляров.

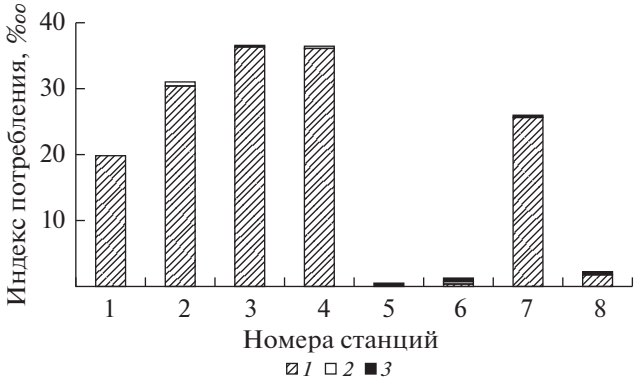


Рис. 2. Величина общего индекса потребления (‰) на различных станциях Рыбинского водохранилища. *1* – хирономиды, *2* – моллюски, *3* – олигохеты.

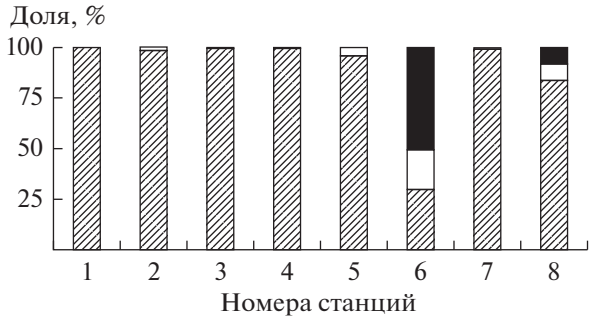


Рис. 3. Доля (%) основных групп макрозообентоса в питании леща на различных станциях Рыбинского водохранилища. Обозначения, как на рис. 2.

лась от 1 до 82 экз. Незначительное число потребленных личинок мотыля связано, по-видимому, с небольшим числом (6 экз.) исследованных в этот период рыб (Щербина, 2012).

Выводы. При изучении питания леща на восьми станциях Рыбинского водохранилища установлено, что на семи из них хирономиды значительно преобладали в его пищевом рационе, и только на малопродуктивной ст. 6 доминировала группа “прочие”, в основном, представленная олигохетами. В целом, среднее по водоему значение ЧИП хирономид у леща Рыбинском водохранилище осенью 2013 г. было 77%, что выше, чем в аналогичный период 2000 г. 58%. Среди хирономид существенно преобладали личинки и куколки *Ch.* f. l. *plumosus*, частота их встречаемости на большинстве станций была максимальной.

На условно чистых станциях водохранилища ОИП и ЧИП хирономид значительно превышают таковые на загрязненных станциях Шекснинского плеса, подверженного сбросу сточных вод с расположенных в Череповецком промышленном комплексе предприятий. Минимальные размеры, массу и коэффициент упитанности по Фультону исследованных лещей наблюдали на ст. 8, расположенной ближе всего к г. Череповец.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Е.Г. Пряничниковой (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за собранный материал по питанию леща и предоставленные данные по видовому составу и биомассе макрозообентоса на исследованных станциях Рыбинского водохранилища.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания РФ, номер регистрации АААА-А18-118012690106-7 “Закономерности пространственно-временной изменчивости структуры и функционирования популяций и сообществ гидробионтов внутренних вод”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баканов А.И., Стрижникова Л.Н. 1979. О связи изменения кормовой базы и питанием леща *Abramis brama orientalis* Berg в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиол. Т. 19. № 1(114). С. 134.

Баканов А.И., Краснопер Е.В., Стрижникова Л.Н. 1980. Об использовании индексов при изучении питания рыб-бентофагов // Ин-т биол. внутр. вод АН СССР. Рукоп. деп. в ВИНИТИ. № 4984-80-деп.

Безматерных В.В., Щербина Г.Х. 2015. Размерно-массовая характеристика старших возрастов личинок наиболее распространенных видов хирономид (Diptera, Chironomidae) в бассейне Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 2. С. 105. https://doi.org/10.1134/S1995082915010046

Безматерных В.В., Щербина Г.Х. 2017. Об оптимальном числе проб для оценки количественных показателей макрозообентоса на участке водоема // Биология внутр. вод. № 3. С. 83. https://doi.org/10.1134/S199508291703004X

Герасимов Ю.В., Бражник С.Ю., Стрельников А.С. и др. 2015. Лещ // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 198.

Герман А.В., Козловская В.И. 2001. Гепатосоматический индекс и биохимический состав печени леща *Abramis brama* L. Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища при различных уровнях накопления органических токсикантов // Вопр. ихтиол. Т. 41. № 2. С. 249.

Герман А.В., Козловская В.И. 1999. Содержание полихлорированных бифенилов в леще *Abramis brama* Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиол. Т. 39. № 1. С. 139.

Герман А.В., Законнов В.В. 2003. Аккумуляция полихлорированных бифенилов в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. Т. 30. № 5. С. 571.

Голованова И.Л. 2008. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспо-

звоночных // Биология внутр. вод. № 1. С. 99. https://doi.org/10.1007/s12212-008-1014-1

Житенева Т.С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. "Борок". Вып. 3. С. 25.

Житенева Т.С. 1959. Питание молоди леща в Рыбинском водохранилище // Тр. Инст. биол. водохр. Т. 1(4). С. 259.

Житенева Т.С. 1980. Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. № 48. С. 37.

Заботкина Е.А. 2014. Оценка здоровья леща *Abramis brama* L. из разных по уровню загрязнения плесов Рыбинского водохранилища по цито- и гистологическим показателям селезенки // Матер. V Всерос. конф. по водной экотоксикологии "Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы". Ярославль: Филигрань. С. 52.

Ключарева О.А. 1960. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского заповед. Вып. 6. С. 159.

Козловская В.И., Герман А.В. 1997. Полихлорированные бифенилы и полиароматические углеводороды в экосистеме Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. Т. 24. № 5. С. 563.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. Москва: Наука.

Перова С.Н., Щербина Г.Х. 1998. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. № 2. С. 52.

Пидгайко М.П., Александров Б.М., Иоффе Ц.И. и др. 1968. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 68. С. 205.

Флеров Б.А., Томилина И.И., Кливленд Л. и др. 2000. Комплексная оценка состояния донных отложений Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 2. С. 148.

Флёрова Е.А. 2014. Физиолого-биохимические методы исследования рыб. Учебно-методическое пособие. Ярославль: Изд-во Ярославская гос. с.-х. акад.

Чуйко Г.М., Законнов В.В., Морозов А.А. и др. 2010. Пространственное распределение и качественный состав полихлорированных бефинилов (ПХБ), хлорорганических пестицидов (ХОП) в донных отложениях и леще (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 2. С. 98. https://doi.org/10.1134/S199508291002015X

Щербина Г.Х. 2002. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса на участках верхнего и нижнего бьефов Рыбинского гидроузла // Биология внутр. вод. № 3. С. 44.

Щербина Г.Х. 2012. Роль донных макробеспозвоночных в питании рыб-бентофагов в Волжских водохранилищах // Матер. Всерос. конф. "Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ". Ижевск: Пермяков С.А. С. 366.

A Comparative Analysis of the Feeding Spectrum of Bream *Abramis brama* L. (Cyprinidae, Pisces) in Different Areas of the Rybinsk Reservoir

G. Kh. Shcherbina*

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

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

This study, conducted in the fall of 2013, presents the data on the bream forage base in areas of the Rybinsk reservoir exposed to different levels of anthropogenic impact. A total of 21 invertebrates are found in the food spectrum of bream with chironomids and mollusks predominating (9 and 6 species correspondingly). It is shown that feeding intensity of bream in a highly productive foraging area of the Sheksna Reach subjected to a long-term industrial pollution decreases. This leads to a reduction in fish fatness, body mass and size as compared to bream from relatively clean, highly productive foraging areas of the Mologa and Volga reaches. A comparative analysis of data from previous studies shows an increased role of polysaprobic larva of *Chironomus plumosus* in the bream diet in the Rybinsk Reservoir over the last years.

Keywords: Abramis brama, food spectrum, index of consumption, species, frequency of occurrence, macrozoobenthos, Rybinsk Reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 518–526

ИХТИОЛОГИЯ

СПЕКТР ПИТАНИЯ, ТРОФИЧЕСКИЕ И РАЗМЕРНО-МАССОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЧУЖЕРОДНЫХ КОЛЬЧУЖНЫХ СОМОВ *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) ВЬЕТНАМА

© 2021 г. И. А. Столбунов[a, *], В. А. Гусаков[a], Чан Дык Зьен[b, c], Нгуен Тхи Хай Тхань[c]

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

[b]*Высший научно-технический университет Вьетнамской академии наук и технологий, Каугиай, Ханой, Вьетнам*

[c]*Приморское отделение Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, пров. Кханьхоа, Вьетнам*

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

Поступила в редакцию 05.12.2020 г.
После доработки 19.04.2021 г.
Принята к публикации 26.04.2021 г.

Проведены исследования спектра питания, трофических и размерно-массовых характеристик видов-вселенцев – южноамериканских кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) в водоемах и водотоках Вьетнама. Установлено, что спектр питания кольчужных сомов представлен растительной и животной пищей, а также органическим детритом. По преимущественному типу и характеру питания кольчужные сомы отнесены к детритофагам-собирателям. Выявлены отдельные экземпляры сомов с высокой долей содержания животной пищи в пищевых комках. Отмечено, что чужеродные кольчужные сомы в водоемах и водотоках Вьетнама могут составлять значительную пищевую конкуренцию местным видам рыб – детритофагам и, возможно, бентофагам.

Ключевые слова: кольчужные сомы, *Pterygoplichthys* spp., Loricariidae, питание, трофические характеристики, соотношение “длина–масса”, чужеродные виды, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0320965221050211

ВВЕДЕНИЕ

В водоемах и водотоках тропических широт наблюдается большое разнообразие специализированных рыб-детритофагов, составляющих важное звено пищевой цепи и энергетического баланса водных экосистем (Lowe-McConnell, 1987). Наиболее массовые и типичные представители тропических рыб-детритофагов – виды семейств прохилодонтовые (Prochilodontidae), куриматовые (Curimatidae), кольчужные сомы (Loricariidae) из Южной Америки, а также некоторые виды семейств цихлидовые (Cichlidae) и карповые (Cyprinidae) из Африки и Азии (Lowe-McConnell, 1987).

Кольчужные, или лорикариевые, сомы считаются одной из крупнейших и наиболее специализированных групп отряда сомообразных (Siluriformes) (Gosline, 1947; Armbruster, 2011), включающей 163 рода, 1187 номинальных и 1171 валидный вид (Eschmeyer, 2020). Нативная часть ареала лорикарид – Неотропика: водоемы и водотоки Южной и Центральной Америки (Nelson, 2006; Armbruster, 2011).

Кольчужные сомы – одна из основных групп рыб-вселенцев, представляющих наиболее серьезную угрозу тропическим пресноводным экосистемам (Lowe et al., 2004; Liang et al., 2005; Godwin et al., 2016; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019). В Юго-Восточной Азии кольчужные сомы появились >30 лет назад (Weber, 1992; Kottelat et al., 1993; Welcomme, Vidthayanom, 2003; Page, Robins, 2006). Во внутренних водах Вьетнама первые локальные находки единичных экземпляров кольчужных сомов (*Pterygoplichthys* spp.) зарегистрированы сравнительно недавно: в 2003–2004 гг. в р. Меконг на юге страны (Welcomme, Vidthayanom, 2003; Serov, 2004) и в 2006 г. в р. Красная – на севере (Levin et al., 2008). Позже обнаружены уже самовоспроизводящиеся популяции лорикарид с высокой численностью в центральной части Вьетнама – в р. Зинь (Zworykin, Budaev, 2013) и в водохранилище Еакао (Столбунов и др., 2015). В 2017–2019 гг. зарегистрированы многочисленные популяции *Pterygoplichthys* spp., населяющие бассейны всех относительно крупных рек Центрального и Южного Вьетнама (Столбунов и др., 2017; Gusakov et al., 2018; Stolbunov et al.,

2017, 2020, 2021). По данным фенетического, морфологического и молекулярно-генетического анализов выявлено, что в настоящее время в водоемах и водотоках Вьетнама достоверно обитают два вида кольчужных сомов: *P. pardalis* (Castelnau, 1855) и *P. disjunctivus* (Weber, 1991), каждый представлен несколькими филогенетическими линиями, носители которых способны гибридизировать между собой (Stolbunov et al., 2021). Высокая адаптивная способность и плодовитость кольчужных сомов (Armbruster, 1998; Nico, Fuller, 1999; Mendoza et al., 2009; Rueda-Jasso et al., 2013) позволяют им в новых местообитаниях быстро осваивать пространственные и трофические ниши, вытесняя аборигенные виды рыб (Chaichana et al., 2011; Orfinger, Goodding, 2018; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019).

Кольчужные сомы характеризуются наличием вентрального ротового диска и челюстей, приспособленных для прикрепления к поверхности погруженных объектов и различных субстратов, а также донному питанию (Power, 1984a, 1984b; Schaefer, 1988). Трофическая специализация лорикарид обусловлена морфологической диверсификацией строения ротового и челюстного аппарата, особенностями пищевого поведения и пищеварительных процессов рыб (Gerking, 1994; Lujan, 2009; Lujan, Armbruster, 2012). Изучению функциональной морфологии, трофической специализации и пищевому поведению лорикарид посвящен целый ряд исследований (Angelescu, Gneri, 1949; Power, 1983; Py-Daniel, 1984; Schaefer, Lauder, 1986, 1996; Fugi, 1993; Buck, 1994; Buck, Sazima, 1995; Fugi et al., 1996; Armbruster, 1998; Lujan, 2009; Lujan, Armbruster, 2012). Лорикариды питаются, соскребая с поверхности субстрата, органическим детритом, перифитоном, остатками высших растений (включая древесные у некоторых видов), водными беспозвоночными, в основном, бентическими (Arcifa, Meschiatti, 1993; Castro et al., 2003; Chaichana et al., 2011; Lujan et al., 2011, 2012 и др.). Также кольчужные сомы могут потреблять икру и молодь других видов рыб (Cook-Hildreth, 2009; Chaichana, Jongphadungkiet, 2012; Chaichana et al., 2013). Корреляция между морфологическим сходством и сходством рациона симпатрических видов лорикарид свидетельствует о важности кормовой специализации в сегрегации трофических ниш рыб (Delariva, Agostinho, 2001). Отмечены случаи проявления кольчужными сомами отчетливо выраженного агонистического и территориального поведения по отношению к другим видам рыб, направленного на получение преимущественного доступа к наиболее энергетически ценным кормовым ресурсам: бентическим по сравнению с детрито-растительными (Lujan et al., 2012).

В настоящее время установлено, что кольчужные сомы *Pterygoplichthys* spp. населяют бассейны фактически всех крупных речных систем Вьетнама, расположенных на разной высоте над уровнем моря, – от низменностей до горных районов: Меконг, Донгнай, Шерепок, Даранг, Кай и многие другие (Gusakov et al., 2018; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019; Stolbunov et al., 2017, 2020, 2021). Очевидно, многочисленные популяции кольчужных сомов вступают в тесные конкурентные взаимоотношения с аборигенными видами рыб, в том числе за пищевые ресурсы. Соответственно, возникает ряд вопросов: какие источники играют главную роль в питании вселенцев (лорикарид) в новых для них местах обитания, и как это может отразиться на аборигенных видах рыбного населения водных объектов Вьетнама?

Цель работы – исследовать спектр питания кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. в водоемах и водотоках Вьетнама.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ихтиологический материал собирали в декабре–феврале 2016–2017 гг. в водохранилищах Еакао (12°36.554′ с.ш., 108°2.439′ в.д.) и Суоичау (12°30.302′ с.ш., 109°2.694′ в.д.), р. Зинь (12°29.740′ с.ш., 109°7.686′ в.д.), каналах Шерепок (12°49.000′ с.ш., 107°51.045 в.д.) и Амчуа (12°7.436′ с.ш., 109°6.063′ в.д.). Рыб отлавливали с помощью ставных сетей (размер ячеи 22–40 мм), донными ловушками (ячея 20–30 мм) и рамной сетью-подъемником (сетью Киналева).

Измеряли общую длину тела, стандартную длину тела и длину желудочно-кишечных трактов рыб. Определяли массу рыб и массу их пищевого комка. Питание рыб изучали счетно-весовым методом (Методическое..., 1974). Для восстановления массы пищевых организмов использовали формулы зависимости массы тела от длины, таблицы стандартных весов и номограммы (Мордухай-Болтовской, 1954; Численко, 1968; Балушкина, Винберг, 1979; Курашов, 2007 и др.). Всего исследовано по размерно-массовым характеристикам – 155 экз., по питанию – 40 экз. рыб.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размерно-массовые и трофические характеристики исследованных кольчужных сомов приведены в табл. 1. Рыбы, отловленные в период наблюдений, характеризовались отрицательным аллометрическим типом роста (Мина, Клевезаль, 1976) (рис. 1). Линейный рост лорикарид преобладал над массовым, причем в большей степени это проявлялось у рыб в лотических условиях (рис. 1а), чем в лимнических (рис. 1б).

Длина желудочно-кишечного тракта исследованных кольчужных сомов разного размера колебалась в широких пределах (табл. 1) и в 12–17 раз превышала общую длину рыб. Установлена до-

стоверная линейная зависимость между общей длиной тела и длиной желудочно-кишечного тракта рыб (рис. 2).

Спектр питания кольчужных сомов содержал компоненты минерального, растительного и животного происхождения (табл. 2). Основную часть пищевого комка составляли минерально-растительные компоненты, представленные мелкими фракциями донных отложений (глиной, пелитовыми и пылеватыми песками), микроскопическими и более крупными частицами детрита неопределенного происхождения, а также растительными остатками. Масса пищевого комка исследованных особей кольчужных сомов варьировала в широких пределах – от 0.04 до 34.35 г (в среднем, ~5 г) (табл. 1).

В составе пищи у преимущественного числа исследованных особей преобладали седименты и мелкий разнородный детрит. Однако у отдельных рыб в пищевом комке отмечено высокое содержание относительно крупных (>5 мм) остатков высшей прибрежно-водной и водной растительности, а также средне- и крупноразмерных фракций песка, составляющего 1–3% общей массы пищевого комка рыб.

Содержание животной пищи в желудочно-кишечных трактах кольчужных сомов было относительно низким. Отмечены донные (придонные), планктонные, амфибионтные группы организмов (рис. 3).

Обнаружен кольчужный сом (р. Зинь), у которого основную долю животной пищи по численности и биомассе составляли амфибионтные организмы, в отличие от остальных рыб. В пищевом комке данной особи отмечено 620 экз. амфибионтных личинок комаров-мокрецов (у остальных рыб 0–26 экз.) и 212 личинок двукрылых насекомых из сем. Dolichopodidae (0–5 экз. – у остальных рыб). Также встречались наземные клещи, муравьи и другие наземные беспозвоночные (табл. 2).

Общая биомасса пищевых компонент животного происхождения кольчужных сомов в среднем составляла ~0.1% общей массы пищи рыб (у отдельных особей 0.3–1.0%). По частоте встречаемости в составе животной пищи кольчужных сомов преобладали нематоды, кладоцеры рода *Bosminopsis*, циклопы, ракушковые рачки *Cypria* cf. *furfuracea* и личинки хирономид. По численности в пищевых комках рыб превалировали веслоногие ракообразные и остракода *C.* cf. *furfuracea* (табл. 2). Средний размер беспозвоночных в пище рыб не превышал 3–5 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенного исследования спектра питания кольчужных сомов показали, что

Таблица 1. Размерно-массовые и трофические характеристики исследованных кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp.

Показатели	$M \pm SE$	min–max
Общая длина тела, см	25 ± 5	10–41
Стандартная длина тела, см	19 ± 4	8–31
Масса тела, г	148 ± 8	11–408
Масса пищевого комка, г	5.24 ± 0.94	0.04–34.35
Длина желудочно-кишечного тракта, см	277 ± 17	112–606

Примечание. $M \pm SE$ – среднее арифметическое и его стандартная ошибка; min–max – минимальные и максимальные значения.

большинство кормовых организмов, обнаруженных в пищевых комках рыб, – типичные компоненты гидрофауны водных объектов Вьетнама (Гусаков и др., 2014; Экология ..., 2014). Частота встречаемости гидробионтов, обнаруженных в

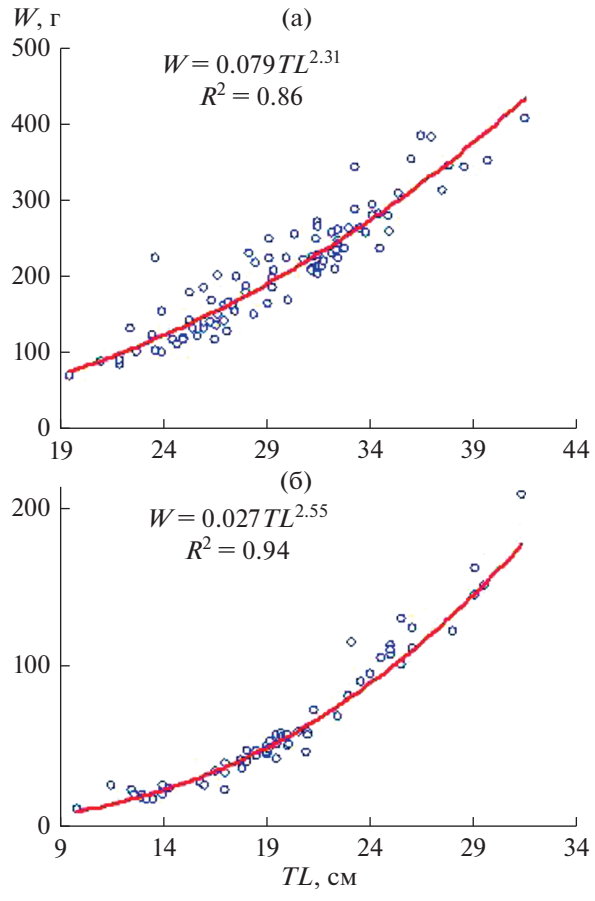


Рис. 1. Соотношение "длина–масса" кольчужных сомов в (а) лотических и (б) лимнических условиях: а – р. Зинь, каналы Шерепок и Амчуа (n = 92 экз.); б – водохранилище Суоичау, вдхр. Еакао (n = 63 экз.). TL – общая длина тела, W – масса тела.

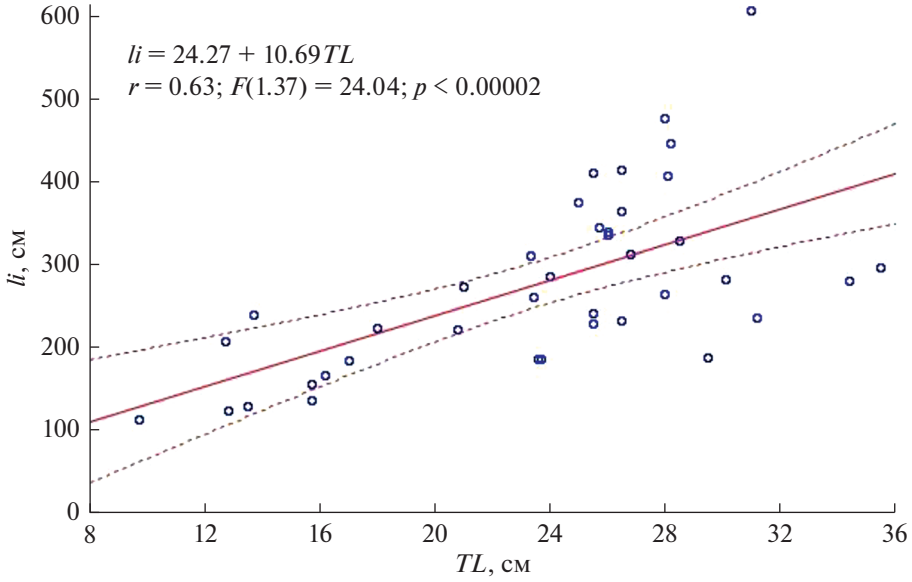


Рис. 2. Регрессионная зависимость длины кишечника (*li*, см) от общей длины тела (*TL*, см) кольчужных сомов. Пунктирная линия – 95%-ный доверительный интервал.

составе пищи лорикарид, очевидно, определяется их доступностью – распространенностью и обилием.

Анализ относительной роли разных экологических групп животного происхождения в пищевом спектре кольчужных сомов показал, что они представлены, в основном, донными (придонными) и планктонными беспозвоночными. Также в составе пищи лорикарид встречались амфибионтные и наземные организмы. Сходный характер питания и состав пищи ранее отмечены и у других рыб-детритофагов, заглатывающих грунт вместе с его обитателями – нильской *Oreochromis niloticus* (L.) и мозамбикской *O. mossambicus* (Peters) тиляпий в водных объектах разного типа Вьетнама (Столбунов и др., 2015; Столбунов, Гусаков, 2015).

Следует отметить, что период исследований пришелся на сезон дождей, когда все водоемы и водотоки были переполнены, вследствие чего оказались залитыми значительные прибрежные участки суши. Присутствие заметного количества амфибионтных и наземных животных в пище сомов объясняется тем, что часть исследованных рыб, очевидно, питалась на затопленных территориях, где вместе с грунтом и детритом в их пищу попадали обитающие на суше и во влажной прибрежной почве беспозвоночные. Так, в р. Зинь обнаружен экземпляр кольчужного сома, у которого ~95% животной пищи составляли амфибионтные организмы (личинки комаров-мокрецов и других двукрылых насекомых), а также наземные клещи (Acari), муравьи (Formicidae) и другие беспозвоночные (табл. 2). Учитывая большое количество и характер расположения кормовых беспозвоночных в кишечнике рыбы (личинки амфибионтных насекомых и муравьи встречались группами по несколько экземпляров), можно предположить, что эта особь при питании выбирала “кормовые пятна” – участки с высокой концентрацией животных. Тем не менее, даже при подобном пищевом поведении сома, общая восстановленная масса его животной пищи была лишь 1% массы пищевого комка.

В сбросном канале водохранилища Шерепок, ниже плотины гидроузла, обнаружен кольчужный сом, в пищевом комке которого преобладающим компонентом животной пищи были планктонные ракообразные – циклопы, диаптомусы и кладоцеры (босминопсис, сидиды и др.) (табл. 2). Численность Sididae gen. spp. в кишечнике этого сома достигала 668 экз., Cyclopoidae gen. spp. – 20177 экз., Diaptomidae gen. spp. – 315 экз. Также в пище обнаружены мейобентосные рачки (гарпактициды, остракоды) и нематоды. Общая восстановленная масса животной пищи этого экземпляра была 0.6% общей массы пищевого комка. Остальная часть содержимого пищеварительного тракта рыбы состояла из донных осадков (красной глины) и мелкого, преимущественно растительного, детрита. Известно, что в ряде случаев, планктонные организмы, попадающие в водозабор (водопропуск) гидротехнических сооружений, могут травмироваться и погибать (Логинов, Гелашвили, 2016). Мертвые зоопланктонные организмы по мере ослабления течения в зоне сброса оседают на дно (Экологические..., 2001; и др.). Вероятно, рассматриваемая особь кольчужного сома, обнаружив относительно богатое по содер-

Таблица 2. Встречаемость (*P*, %), средняя численность (*N*, экз.) и средняя восстановленная масса (w_i, мг) компонентов пищевого комка кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. из разных местообитаний и в общей выборке рыб

Компонент	р. Зинь $n = 9$			Водохранилище Суоичау $n = 7$			Канал Амчуа $n = 7$			Канал Шерепок $n = 7$			Водохранилище Еакао $n = 10$			Общее по исследованным водным объектам $n = 40$		
	P	*N*	w_i	*P*	*N*	w_i	*P*	*N*	w_i	*P*	*N*	w_i	*P*	*N*	w_i	*P*	*N*	w_i
Детрит, минеральные, растительные и другие неопределенные остатки	100	–	5674	100	–	135 5	100	–	4987	100	–	128 96	100	–	3473	100	–	5511
Песок	22	–	31	–	–	–	14	–	7	–	–	–	–	–	–	8	–	8
Nematoda (ind.)	78	6	<1	14	<1	<1	86	3	<1	43	22	<1	30	1	<1	50	6	<1
Acari (водные; ind.)	11	<1	<1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	<1	<1
(наземные; ind.)	56	9	<1	14	<1	<1	–	–	–	14	<1	<1	–	–	–	18	2	<1
Cladocera (*Bosminopsis* sp.)	11	<1	<1	57	3	<1	29	1	<1	–	–	–	90	17	<1	40	5	<1
Cladocera (Chidoridae gen. spp.)	–	–	–	43	1	<1	–	–	–	43	13	<1	10	<1	<1	18	3	<1
Cladocera (Macrothricidae gen. spp.)	11	1	<1	–	–	–	43	<1	<1	14	<1	<1	–	–	–	13	<1	<1
Cladocera (*Ilyocryptus* spp.)	11	1	<1	29	1	<1	57	2	<1	–	–	–	30	1	<1	25	1	<1
Cladocera (Sididae gen. spp.)	–	–	–	–	–	–	43	1	<1	14	95	1	60	1	<1	25	17	<1
Cladocera (ind.)	33	1	<1	–	–	–	–	–	–	14	1	<1	40	2	<1	20	1	<1
Copepoda (Cyclopoidae gen. spp.)	100	4	<1	43	2	<1	100	47	1	100	2897	17	60	2	<1	80	517	3
Copepoda (nauplii)	–	–	–	–	–	–	14	<1	<1	14	1	<1	–	–	–	5	<1	<1
Copepoda (Diaptomidae gen. spp.)	11	<1	<1	–	–	–	–	–	–	14	45	4	–	–	–	5	8	1
Copepoda (Harpacticoida; ind.)	11	<1	<1	–	–	–	–	–	–	29	<1	<1	20	<1		13	<1	<1
Ostracoda (*Cypria* cf. *furfuracea*)	44	2	<1	86	56	1	100	215	1	57	14	<1	90	356	4	75	139	1
Ostracoda (ind.)	22	3	1	43	<1	<1	71	6	<1	29	1	<1	50	2	<1	43	3	<1
Trichoptera (ind.)	11	1	<1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	<1	<1
Ephemeroptera (ind.)	22	<1	<1	–	–	–	–	–	–	14	1	<1	–	–	–	8	<1	<1
Hemiptera (Pleidae gen. sp.)	22	<1	<1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5	<1	<1
Hemiptera (*Micronecta* spp.)	11	<1	<1	14	<1	<1	57	1	<1	29	1	<1	60	3	<1	35	1	<1
Coleoptera (larvae; ind.)	22	1	<1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5	<1	<1
Culicidae gen. spp.	11	<1	<1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	<1	<1
Ceratopogonidae gen. spp.	44	73	5	–	–	–	29	<1	<1	43	2	<1	–	–	–	23	17	1
Chironomidae gen. spp.	67	13	2	71	6	<1	86	1	<1	57	18	<1	90	13	2	75	10	1
Chironomidae (pupae; ind.)	11	<1	<1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10	<1	<1	5	<1	<1
Diptera (Dolichopodidae gen. spp.?)	11	11	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	2	1
Diptera (larvae; ind.)	33	20	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8	5	1
Insecta (Formicidae)	22	4	<1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5	1	<1
Insecta (наземные; ind.)	11	<1	<1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	<1	<1
Mollusca (*Hippeutus* sp.?)	–	–	–	–	–	–	14	<1	<1	–	–	–	–	–	–	3	<1	<1
Mollusca (Pisidiidae gen. spp.)	11	<1	<1	–	–	–	14	<1	<1	–	–	–	–	–	–	5	<1	<1
Все животные компоненты:	100	151	17	100	747	11	100	278	2	100	3111	23	90	398	6	98	739	10
донные и придонные	89	33	29	100	65	1	100	229	1	71	71	1	90	376	6	90	165	3
планктонные	100	5	<1	57	5	<1	100	49	1	100	3039	22	90	22	<1	90	548	4
амфибионтные	33	100	13	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8	22	3
наземные	56	13	1	14	<1	<1	–	–	–	14	<1	<1	–	–	–	18	3	<1

Примечание. *n* – размер выборки, "–" – отсутствие в пищевом комке. <1 – средняя численность и средняя восстановленная масса <1 экз. и <1 мг соответственно.

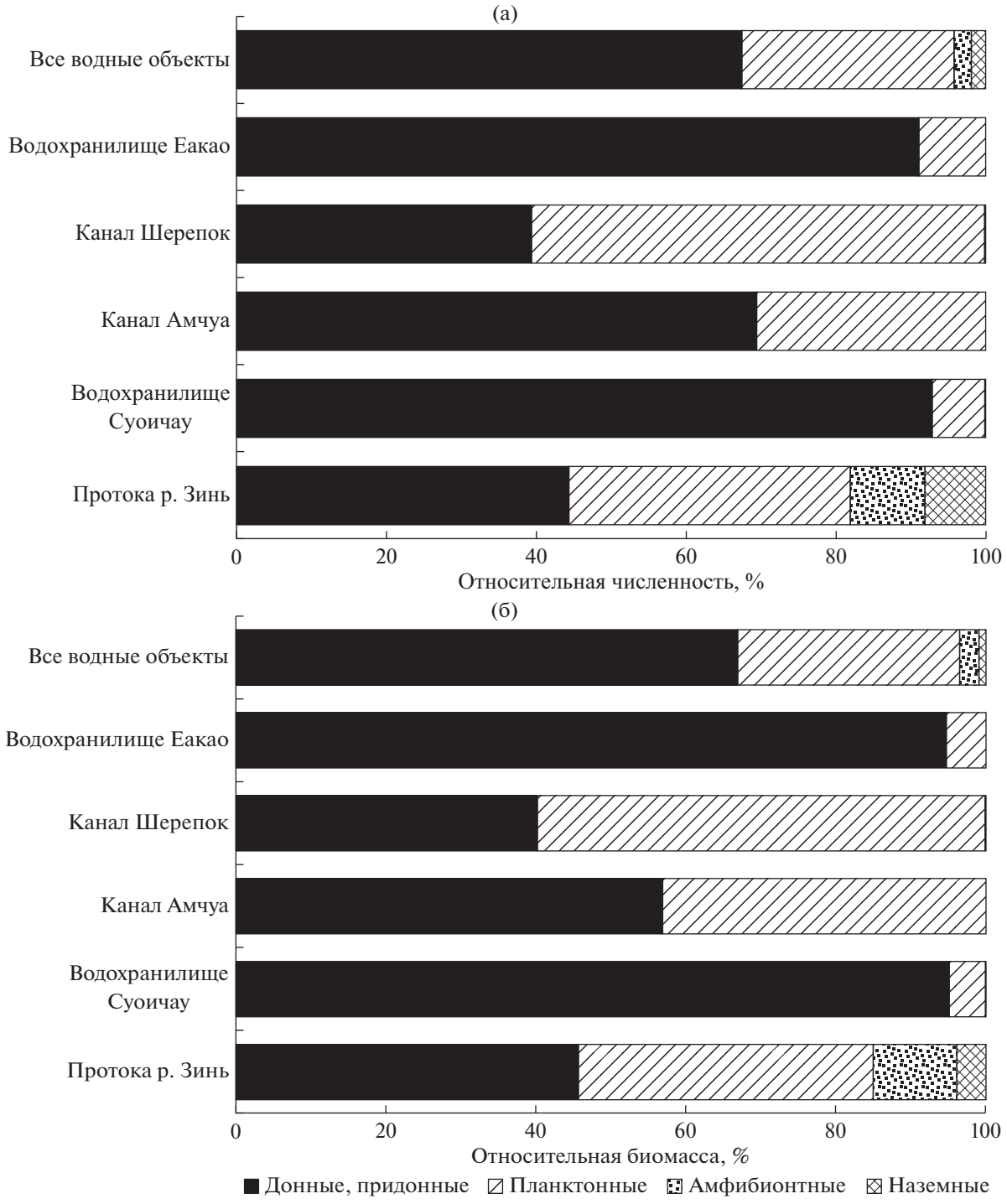


Рис. 3. Относительная численность (а) и биомасса (б) разных экологических групп беспозвоночных среди животных компонентов в пищевом комке кольчужных сомов из различных местообитаний.

жанию животных компонентов “кормовое пятно”, предпочла какое-то время питаться в этом месте. Для точного выяснения индивидуальных особенностей пищевого поведения кольчужных сомов требуются дальнейшие исследования, в том числе экспериментальные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первые исследования спектра и характера питания вселившихся в водоемы и водотоки Вьетнама чужеродных кольчужных сомов (*Pterygoplichthys* spp.) показали, что в новых местах обитания они ведут себя как типичные детритофаги-

собиратели подобно тому, что наблюдается в их первичном ареале обитания – в Южной и Центральной Америке, где за ними укоренилось название “рыба-дворник” (Janitor fish) (Lujan et al., 2012; Froese, Pauly, 2012). Анализ качественного и количественного составов пищевого комка у исследованных особей показал, что рыбы питаются преимущественно на заиленных, богатых разнородным детритом и растительными остатками участках дна, заглатывая донные отложения вместе со встречающимися здесь беспозвоночными. Отдельные особи, по-видимому, отдают предпочтение участкам с повышенной концентрацией животной пищи, что больше свойственно факультативным зоофагам. Однако, исходя из незначительной массовой доли животной пищи в пищевых комках рыб и принимая во внимание микроскопические размеры кормовых объектов, маловероятно, что зоопланктонные и бентосные организмы потребляются кольчужными сомами избирательно. По-видимому, их стоит рассматривать лишь в качестве сопутствующей пищи лорикарид. Полученные результаты свидетельствуют, что при достижении высокой численности популяции кольчужные сомы способны составить значительную конкуренцию в потреблении пищевых ресурсов местным рыбам-детритофагам и, возможно, бентофагам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны администрации и техническому персоналу совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за предоставленную возможность и содействие в проведении исследований. Особую благодарность выражаем местным рыбакам за помощь при сборе материала. Искренне признательны и благодарны Д.А. Павлову (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова) за ценные советы и рекомендации при подготовке рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания 121051100104-6, а также по теме Эколан 3.2 Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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.

Гусаков В.А., Гагарин В.Г. Семенова Л.М. 2014. Таксономический состав и структура мейо- и макрозообентоса исследованных водоемов // Экология внутренних вод Вьетнама. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 163.

Курашов Е.А. 2007. Методы и подходы для количественного изучения пресноводного мейобентоса // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 5.

Логинов В.В., Гелашвили Д.Б. 2016. Вред водным биологическим ресурсам водохранилищ Волжско-Камского каскада от воздействия гидроэлектростанций // Принципы экологии. № 4. С. 4. https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.4681

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. Москва: Наука.

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

Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона // Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН. № 2. С. 223.

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

Столбунов И.А., Чан Дык Зьен. 2019. Массовые чужеродные виды в рыбном населении внутренних вод Центрального Вьетнама // Биоллогия внутр. вод. № 4. Вып. 1. С. 101. https://doi.org/10.1134/S0320965219040351

Столбунов И.А., Гусаков В.А., Чан Дык Зьен, Нгуен Тхи Хай Тхань. 2015. Отчет по теме ЭКОЛАН-3.2 “Таксономическое разнообразие, экология и поведение пресноводных гидробионтов”. Раздел: “Видовое разнообразие и биология рыб в континентальных и островных водоемах разного типа”. Нячанг: Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр. Приморское отд.

Столбунов И.А., Гусаков В.А., Чан Дык Зьен, Нгуен Тхи Хай Тхань. 2017. Отчет по теме ЭКОЛАН-3.2 “Таксономическое разнообразие, экология и поведение пресноводных гидробионтов”. Раздел: “Видовое разнообразие и биология рыб в континентальных и островных водоемах разного типа”. Нячанг: Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр. Приморское отд.

Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Ленинград: Наука. 1968.

Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Изд-во Ярославского гос. ун-та. Ярославль.

Экология внутренних вод Вьетнама. 2014. Москва: То-во научных изданий КМК.

Angelescu V., Gneri, F.S. 1949. Adaptaciones del aparato digestivo al re’gimen alimenticio en algunos peces del rio Uruguay y del rio de la Plata // Instituto Nacionale de la Investigacion Ciencias Naturales. V. 1. P. 161.

Arcifa M.S., Meschiatti A.J. 1993. Distribution and feeding ecology of fishes in a Brazilian reservoir: lake Monte Alegre // Interciencia. V. 18. P. 302.

Armbruster J.W. 1998. Modifications of the digestive tract for holding air in loricariid and scoloplacid catfishes // Copeia. V. 3. P. 663.

Armbruster J.W. 2011. Global Catfish Biodiversity // American Fisheries Society Symposium. V. 77. P. 15.

Buck S. 1994. Historia natural de uma comunidade de cascudos (Loricariidae) na Mata Atlantica: habitat, atividade e alimentacao. Rio Claro: UNESP. Master's Thesis, Instituto de Biociencia, Universidade Estadual Paulista.

Buck S., Sazima I. 1995. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity, and feeding // Ichthyological Exploration of Freshwaters. V. 6. P. 325.

Castro A.L.M., Abrecht M.P., Pellegrini-Caramaschi É. 2003. Diet of *Hypostomus emarginatus* (Teleostei; Loricariidae) in the upper Tocantins river before and after impoundment by the Serra da Mesa Hydroelectric Dam // Biociências, Porto Alegre. V. 11. P. 23.

Chaichana R., Jongphadungkiet S. 2012. Assessment of the invasive catfish Pterygoplichthys pardalis (Castelnau, 1855) in Thailand: ecological impacts and biological control alternatives // Tropical Zoology. V. 25. № 4. P. 173.

Chaichana R., Pouangcharean S., Ruangvich Y. 2011. Habitat, abundance and diet of invasive suckermouth armored catfish (Loricariidae *Pterygoplichthys*) in the Nong Yai Canal, East Thailand // Tropical Zoology. V. 24. P. 49.

Chaichana R., Pouangcharean S., Yoonphand R. 2013. Foraging effects of the invasive alien fish Pterygoplichthys on eggs and first-feeding fry of the native *Clarias macrocephalus* in Thailand // Kasetsart J. (Nat. Sci.). V. 47. P. 581.

Cook-Hildreth S.L. 2009. Exotic armored catfishes in Texas: reproductive biology, and effects of foraging on egg survival of native fishes (Etheostoma fonticola, endangered and Dionda diaboli, threatened). San Marcos: Texas State University-San Marcos.

Delariva R.L., Agostinho A.A. 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loricariids // J. Fish Biol. V. 58. P. 832. https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1499

Eschmeyer W.N. 2020. Catalog of Fishes. California Academy of Sciences, San Francisco, USA. URL: http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp (Online version. Updated 4 May 2020).

Froese R., Pauly D. FishBase. 2012. World Wide Web electronic publication. URL: http://www.fishbase.org, version (12/2012).

Fugi R. 1993. Estrate'gias alimentares utilizadas por cinco espe'cies de peixes comedoras de fundo do alto rio Parana. PR-MS. Sao Carlos: UFSCar. Masters Thesis. Universidade Federal de Sao Carlos.

Fugi R., Hahn N.S., Agostinho A.A. 1996. Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the high Parana River // Environ. Biol. Fishes. V. 46. P. 297.

Gerking S.D. 1994. Feeding Ecology of Fish. San Diego: Academic Press.

Godwin J.C., Steen D.A., Werneke D., Armbruster J.W. 2016. Two Signifiant Records of Exotic Tropical Freshwater Fishes in Southern Alabama // Notes of the Southeastern Naturalist. Issue 15/4. P. N57.

Gosline W.A. 1947. Contributions to the classification of the Loricariid catfishes // Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro. V. 41. P. 79.

Gusakov V.A., Stolbunov I.A., Tran Duc Dien. 2018. Modern distribution of armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in Central Vietnam // Inland Water Biology. V. 11. № 2. P. 187.

Kottelat M., Whitten A.J., Kartikasari S.N., Wirjoatmodjo S. 1993. Freshwater fishes of western Indonesia and Sulawesi. Hong Kong: Periplus Editions.

Levin B.A., Phuong P.H., Pavlov D.S. 2008. Discovery of the Amazon sailfin catfish Pterygoplichthys pardalis (Castelnau, 1855) (Teleostei: Loricariidae) in Vietnam // J. Appl. Ichthyol. V. 24. P. 715.

Liang S.H., Wu H.P., Shieh B.S. 2005. Size structure, reproductive phenology, and sex ratio of an exotic armored catfih (Liposarcus multiradiatus) in the Kaoping River of southern Taiwan // Zool. Stud. V. 44. 252.

Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 2004. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species // A selection from the Global Invasive Species Database. Auckland: Invasive Species Specialist Group (ISSG) of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).

Lowe-McConnell R.H. 1987. Ecological Studies in Tropical Fish Communities. New York: Cambridge University Press.

Lujan N.K. 2009. Jaw morpho-functional diversity, trophic ecology, and historical biogeography of the neotropical suckermouth armored catfishes (Siluriformes, Loricariidae): A dissertation submitted to the graduate faculty of Auburn university in partial fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of philosophy. Auburn, Alabama. May 9, 2009.

Lujan N.T., Armbruster J.W. 2012. Morphological and functional diversity of the mandible in suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) // J. Morphol. V. 273. P. 24.

Lujan N.K., German D.P., Winemiller K.O. 2011. Do wood grazing fishes partition their niche? Morphological and isotopic evidence for trophic segregation in Neotropical Loricariidae // Functional Ecology. V. 25. P. 1327.

Lujan N.K., Winemiller K.O., Armbruster J.W. 2012. Trophic diversity in the evolution and community assembly of loricariid catfishes // BMC Evol. Biol. V. 12. P. 124.

Mendoza R.E., Cudmore B., Orr R. et al. 2009. Trinational risk assessment guidelines for aquatic alien invasive species. Canada. Montreal: Commission for Environmental Cooperation.

Nelson J.S. 2006. Fishes of the World. New York: John Wiley & Sons.

Nico L.G., Fuller P.L. 1999. Spatial and temporal patterns of nonindigenous fish introductions in the United States // Fisheries. V. 24 (1). P. 16.

Orfinger A.B., Goodding D.G. 2018. The global invasion of the Suckermouth Armored Catfish genus Pterygoplichthys (Siluriformes: Loricariidae): annotated list of species, distributional dummary, and assessment of impacts // Zool. Stud. V. 57. P. 1.

Page L.M., Robins R.H. 2006. Identification of sailfin catfishes (Teleostei: Loricariidae) in Southeastern Asia // The Raffles Bulletin of Zoology. V. 54. P. 455.

Power M.E. 1983. Grazing responses of tropical freshwater fishes to different scales of variation in their food // Environ. Biol. Fishes. V. 9. P. 103.

Power M.E. 1984a. Depth distributions of armored catfish: predator-induced resource avoidance? // Ecology. V. 65. P. 523.

Power M.E. 1984b. The importance of sediment in the grazing ecology and size class interactions of an armored catfish, *Ancistrus spinosus* // Environ. Biol. Fishes. V. 10. P. 173.

Py-Daniel L.H.R. 1984. Sistematica dos Loricariidae (Ostariophysi, Siluroidei) do complexo de lagos do Janauaca, Amazonas e aspectos da sua biologia e ecologia. Manaus: INPA. Masters Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia.

Rueda-Jasso R.A., Campos-Mendoza A., Arreguín-Sánchez F. et al. 2013. The biological and reproductive parameters of the invasive armored catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* from Adolfo López Mateos El Infiernillo Reservoir, Michoacán-Guerrero, Mexico // Revista Mexicana de Biodiversidad. V. 84. P. 318.

Schaefer S.A. 1988. Homology and evolution of the opercular series in the loricarioid catfishes (Pisces: Siluroidei) // Journal of Zoology. V. 214. P. 81.

Schaefer S.A., Lauder G.V. 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes // Systematic Biology. V. 35. P. 489.

Schaefer S.A., Lauder G.V. 1996. Testing hypotheses of morphological change: biomechanical decoupling in loricarioid catfishes // Evolution. V. 50. P. 1661.

Serov D. 2004. Harnischwelse in Suü dostasien. DATZ 2: 18.

Stolbunov I.A., Gusakov V.A., Tran Duc Dien, Nguen Thi Hai Than. 2017. Distribution, systematics, morphology and feeding of suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in Vietnam // The V International symposium "Invasion of alien species in Holarctic". Yaroslavl: Filigran. P. 124.

Stolbunov I.A., Tran Duc Dien, Armbruster J.W. 2020. Suckermouth-armored catfish (Siluriformes: Loricariidae) of Central and Southern Vietnam // Inl. Water Biol. V. 13. № 4. P. 627. https://doi.org/10.1134/S1995082920040100

Stolbunov I.A., Tran Duc Dien, Karabanov D.P. 2021. Taxonomic Composition and Distribution of Alien Armored Catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in South Vietnam // Inl. Water Biol. V. 14. № 3. P. 263. https://doi.org/10.1134/S1995082921030123

Weber C. 1992. Révision du genre *Pterygoplichthys sensu lato* (Pisces, Siluriformes, Loricariidae) // Revue Française d'Aquariologie Herpétologie. V. 19. P. 1.

Welcomme R.L., Vidthayanom C. 2003. The impacts of introductions and stocking of exotic species in the Mekong Basin and policies for their control. MRC Technical Paper No. 9. Phnom Penh: Mekong River Commission.

Zworykin D.D., Budaev S.V. 2013. Non-indigenous armoured catfish in Vietnam: invasion and systematics // Ichthyological Research. V. 60. P. 327.

Food Spectrum, Trophic and Length-Weight Characteristics of Non-Indigenous Suckermouth Armored Catfishes *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) in Vietnam

I. A. Stolbunov[1, *], V. A. Gusakov[1], Tran Duc Dien[2, 3], and Nguyen Thi Hai Thanh[3]

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

[2]*Graduate University of Science and Technology, 18 Hoang Quoc Viet, Cau Giay, Hanoi, Vietnam*

[3]*Coastal Branch, Vietnam–Russia Tropical Center, 30 Nguyen Thien Thuat, Nha Trang, Khanh Hoa, Vietnam*

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

The food spectrum, trophic and length-weight characteristics of invasive species – South American suckermouth armored catfishes *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) from lotic and lentic inland waters of Vietnam have been studied. It was found that the diet of suckermouth armored catfishes consists of plant and animal food, as well as organic detritus. According to the predominant type and pattern of feeding, suckermouth armored catfishes can be classified as detritivorous-gatherers. Some specimens of catfish with a high consumption of animal food have been identified. It was noted that the invasive suckermouth armored catfishes could present significant food competition for aboriginal fish species – detritivores and, possibly, benthophages in lotic and lentic inland waters of Vietnam.

Keywords: suckermouth armored catfishes, *Pterygoplichthys* spp., Loricariidae, nutrition, trophic characteristics, length-weight relationship, non-indigenous species, Vietnam

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 527–536

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И ГИДРОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 591.3

НАРУШЕНИЯ В СТРУКТУРЕ ТКАНЕЙ МЫШЦ И ПЕЧЕНИ АМУРСКОГО ОСЕТРА *Acipenser schrenckii* И КАЛУГИ *Huso dauricus* (Acipenseridae)

© 2021 г. В. Н. Кошелев[a], Г. И. Рубан[b, *]

[a]*Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Хабаровск, Россия*

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

**e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.12.2020 г.
После доработки 10.03.2021 г.
Принята к публикации 22.03.2021 г.

Представлены результаты гистологического исследования состояния мышечной ткани и печени амурского осетра *Acipenser schrenckii* и калуги *Huso dauricus*. Материал собран в 2007 г. в устьевой части р. Амур. Анализ показал наличие патологических изменений у большинства особей обоих видов. Определена частота встречаемости наиболее характерных нарушений мышечной ткани (искривления волокон, расслоения волокон, липидные вставки, соединительнотканные включения, выпадение миофибрилл) и печени (воспалительные инфильтраты, некрозы, фиброз стенок сосудов, дискомплексация печеночных пластинок), вероятно, ставших следствием загрязнения р. Амур. Степень выраженности выявленных нарушений варьировала у отдельных особей от "слабо выраженной" до "сильно выраженной". Проведено сравнение полученных результатов с аналогичными данными по осетровым, обитающим в Каспийском море и р. Волге.

Ключевые слова: река Амур, амурский осетр, калуга, мышцы, печень, гистопатология, загрязнение

DOI: 10.31857/S0320965221050132

ВВЕДЕНИЕ

Большое хозяйственное значение осетровых рыб привело к перелову их природных популяций (Birstein et al., 1997; Billard, Lecointre, 2001), вследствие чего они занесены в Приложение к Конвенции СИТЕС, как находящиеся под угрозой исчезновения. Для сохранения этих видов необходимы жесткая охрана, принятие эффективных мер по восстановлению численности их популяций и контроль за состоянием среды обитания.

В настоящее время развитие промышленности и интенсивного сельского хозяйства привело к загрязнению мест обитания осетровых широким спектром поллютантов, принадлежащих к разным классам соединений. В последние десятилетия опубликованы многочисленные работы, посвященные анализу нарушений в развитии и функционировании различных систем органов осетровых рыб, в том числе на уровне тканей. Эти работы выполнены, в основном, на видах из Волго-Каспийского бассейна и рек Сибири. Обнаруженные аномалии обобщены в ряде работ (Алтуфьев и др., 1992; Акимова, Рубан, 1996; Евгеньева, 2000; Ruban et al., 2015). Осетровые р. Амур – калуга *Huso dauricus* Georgi, 1775 и амурский осетр *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 – в этом отношении менее изучены, но и у них отмечены различные гистоморфологические нарушения в строении и развитии воспроизводительной системы и жаберного эпителия, предположительно обусловленные масштабным загрязнением бассейна р. Амур (Кошелев и др., 2009; Кошелев, Седова, 2015), где проживает ~100 млн жителей. Однако исследований нарушений в строении мышц и печени у этих видов, в отличие от осетровых Волго-Каспийского бассейна ранее не проводили.

Цель работы – выявить нарушения в структуре тканей мышц и печени амурского осетра и калуги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследовали БСМ и печень амурского осетра и калуги. Рыб отлавливали плавными сетями в сентябре 2007 г. в устье р. Амур на тоне у г. Нико-

Сокращения: БСМ – белые скелетные мышцы; *L* – длина тела от вершины рыла до окончания средних лучей хвостового плавника; *Q* – полная масса тела.

Рис. 1. Схема района работ.

лаевск-на-Амуре (рис. 1). Пойманных особей анализировали по общепринятой методике (Правдин, 1966) с измерением *L* и *Q*, у крупных особей определяли пол.

Пробы для гистологического анализа тканей рыб отбирали не позднее 10–15 мин после их отлова. Мышечную ткань брали с правой стороны спины, толщина фиксируемого фрагмента не превышала 1.0 см. Образцы мышц и печени фиксировали в жидкости Буэна (Роскин, Левинсон, 1957). От каждой рыбы отбирали не менее двух образцов мышц и печени. Фиксированный материал обезвоживали в этаноле возрастающих концентраций, проводили через хлороформ и заливали в парафин. Перед заливкой в парафин образцы предварительно выдерживали в целлоидин-касторовом масле в течение 3–5 сут. Срезы тканей толщиной 5–7 мкм окрашивали кислым фуксином с докрашиванием по Маллори, гематоксилином по Эрлиху с докрашиванием эозином (Меркулов, 1969). Препараты изучали с помощью светового микроскопа “Olympus”, оборудованного цифровой камерой, при различном увеличении.

Исследованы БСМ и печень 26 экз. амурского осетра (длина тела 119–162 см) и 8 экз. калуги (длина тела 59–208 см). Частоту встречаемости выявленных нарушений строения БСМ и печени у отдельных особей выражали в процентах от числа исследованных особей данного вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

БСМ рыб, в том числе осетровых, составляют основную массу их мускулатуры (до 80%), они отвечают за способность особи развивать крейсерские скорости при бросках и преодолевать силу течения реки во время нерестовых миграций (Евгеньева, 2000).

Проведенный гистологический анализ показал, что у всех исследованных особей амурского осетра и калуги присутствовали те или иные нарушения в строении БСМ. У амурского осетра наиболее частыми нарушениями были искривления волокон (изломы, перегибы) (65.4%) (рис. 2), расслоение волокон и появление липидных вставок (рис. 3), главным образом, в межмышечных пространствах (61.5%). Реже отмечали соединительнотканные включения (30.8%) (рис. 4), выпадение миофибрилл (30.8%), наличие форменных элементов крови (19.2%) и лимфоидного вещества (7.7%) (рис. 5).

Характер патологических изменений в БСМ калуги был таким же, как и у амурского осетра. Наиболее часто встречались искривления (75%) и выпадения миофибрилл (50%), их замещение жировой тканью (25%) (рис. 4б). В межмышечных пространствах также отмечены форменные элементы крови. Степень выраженности изменений варьировала от слабой до умеренной.

У исследованных особей амурского осетра и калуги не выявлен тотальный распад мышечной ткани, зарегистрированный у каспийских осетровых (Алтуфьев и др., 1992). В целом, отмеченные нарушения можно характеризовать, используя шкалу, разработанную Алтуфьевым с соавт. (1992), как носящие умеренный характер с варьированием у отдельных особей от “слабо выраженной” до “сильно выраженной” патологии. В среднем, степень поражения БСМ была 2.4 ± 0.12 балла. Это сопоставимо с оценкой степени поражения БСМ русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* (Brandt, 1833) в р. Волга, где этот показатель в 1988–1989 гг. варьировал от 2.3 до 2.8 балла. Степень патологии БСМ амурского осетра и калуги не зависела от

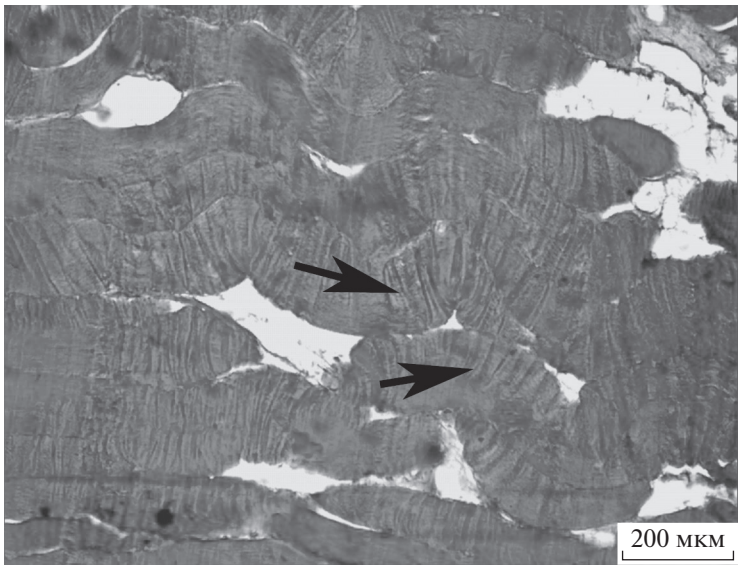


Рис. 2. Искривления и перегибы миофибрилл – “рисунок карельской березы” (отмечено стрелками) у амурского осетра (♂, *L*= 136 см, *Q* = 20 кг).

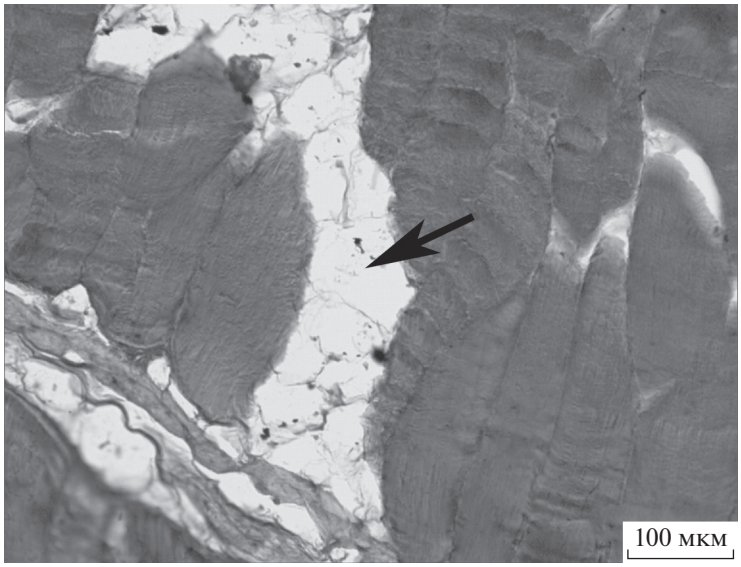


Рис. 3. Липидные вставки в белых скелетных мышцах (отмечено стрелкой) амурского осетра (♂, *L* = 142 см, *Q* = 17.0).

пола и размеров исследуемых особей, как это отмечено у белуги *Huso huso* (L., 1758), севрюги *Acipenser stellatus* (Pallas, 1771) и русского осетра в Каспийском бассейне (Алтуфьев и др., 1992).

Мышечная ткань, в том числе осетровых рыб, регулярно подвергается периодической деструкции, поскольку в основном именно за счет мышечной ткани организм рыб восполняет белковый дефицит при любых стрессовых ситуациях (Love, 1980), в том числе нерестовых миграциях и периодах голодания, вызванных низкими температурами. Однако у особей, обитающих в нормальных экологических условиях, по мере выхода из голодания происходит восстановление структуры мышечных волокон с восстановлением количества мышечных белков, то есть процесс дегенерации сменяется процессом внутриклеточной физиологической регенерации (Евгеньева, 2010). Учитывая время сбора материала (сентябрь), можно утверждать, что восстановления структур после летнего теплого периода интенсивного питания и нагула не произошло, следовательно, причиной изменений могли быть иные факторы и, прежде всего, как отмечено у других видов (Ка-

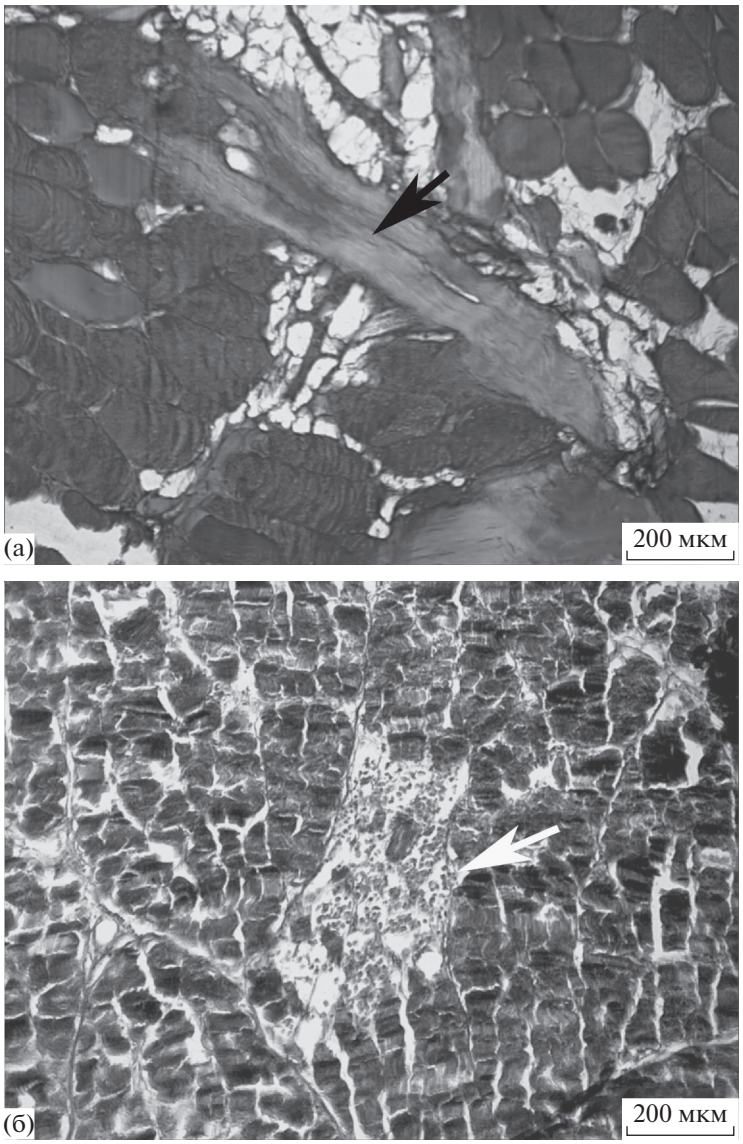


Рис. 4. Деформация миофибрилл, липидные и соединительнотканные включения (отмечены стрелкой) в белых скелетных мышцах: а – амурского осетра (♂, L = 122 см, Q = 15.4 кг); б – калуги (♀, L = 111 см, Q = 12.04 кг).

шулин, 1994; Ахундов и др., 2013), состояние среды обитания.

Между патологиями скелетных мышц и состоянием нервной системы осетровых существует взаимосвязь (Евгеньева, 2000, 2010) – дегенеративные изменения периферической и центральной нервной систем являются сопутствующими при мышечных патологиях и наоборот. При этом потенциально снижается двигательная активность больной особи, поскольку скелетные мышцы лишаются нормальной иннервации. Для калуги и амурского осетра патология БСМ, возможность сочетания с заболеванием нервной системы имеют особое значение, так как оба вида совершают продолжительные и протяженные нерестовые миграции (с августа по май–июнь следующего года протяженностью до 1000–1500 км) (Юхименко, Беляев, 2002; Кошелев, 2010). Выявленные патологии мышечной ткани осетровых р. Амур могут снижать их плавательную способность и уменьшать миграционный путь.

Гистоморфологический анализ печени амурского осетра и калуги выявил изменения, выраженные в той или иной степени у всех исследованных особей и сходные с таковыми у каспийских осетровых. Спектр этих изменений включал компенсаторно-приспособительные реакции тканей, воспалительные процессы, нарушения микроциркуляции крови, дистрофические и некробиотические изменения. Наиболее частыми па-

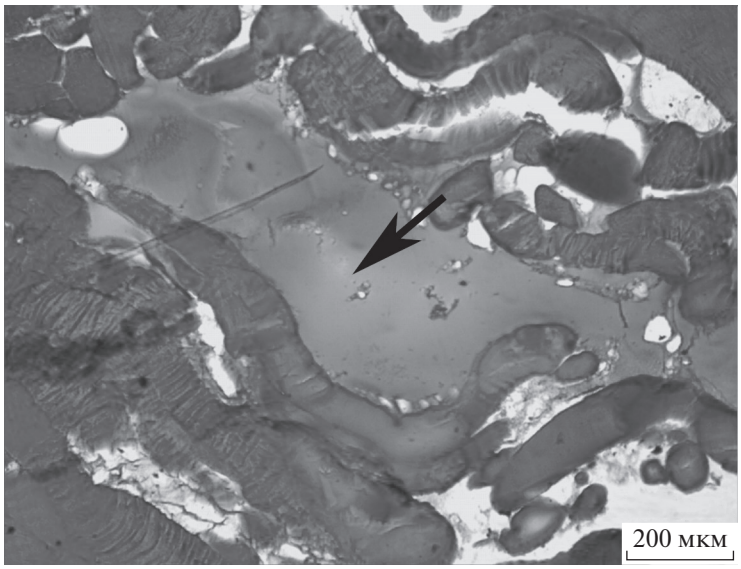


Рис. 5. Искривления и перегибы миофибрилл, участок с включением лимфоидного вещества (отмечен стрелкой) в белых скелетных мышцах амурского осетра (♂, L = 163 см, Q = 32.6 кг).

тологиями печени амурских осетровых были воспалительные инфильтраты (калуга – 74.1%, амурский осетр – 80.8%), некроз (калуга – 74.1%, амурский осетр – 76.9%), фиброз стенок сосудов (калуга – 57.1%, амурский осетр – 57.7%), наличие эозинофилов (амурский осетр – 38.5%), дискомплексация печеночных пластинок (калуга – 14%, амурский осетр – 26.9%).

Первыми признаками патологических процессов в печени обычно бывают расстройства микроциркуляции. В печени исследованных рыб чаще всего наблюдали застойные явления в капиллярах, геморрагии и, как следствие этого, кровоизлияния, представленные, как правило, небольшими по площади скоплениями форменных элементов крови (рис. 6а). Очень часто нарушения кровообращения сочетались с патологией гепатоцитов, например, с их дистрофией и некрозами (рис. 6б).

В обычных условиях печени свойственна высокая реактивность и большой резерв функциональной способности. Морфологическим признаком нарушения функции печени часто служат дистрофии. При жировой дистрофии в цитоплазме гепатоцитов амурского осетра и калуги видны светлые неокрашенные вакуоли различной величины. Мелкие вакуоли могут сливаться, образуя более крупные, а затем одну большую вакуоль, которая занимает всю цитоплазму и смещает ядро к периферии клетки. Часто ядра исчезают, появляются обширные участки безъядерных клеток. Жировые вакуоли нескольких клеток или, возможно, сами клетки при слиянии образуют жировые кисты (рис. 7).

При различных поражениях, в том числе хронических, в печени возникают некрозы, наличие которых свидетельствует о тяжелом, обычно прогрессирующем течении патологического процесса. Зона некроза нередко окружена воспалительным валом, прилегающий участок ткани инфильтрован лейкоцитами. Вокруг зоны некроза гепатоциты могут быть подвержены дистрофическим или другим патологическим изменениям. У амурского осетра некротические изменения охватывали, чаще всего, небольшие локальные участки печени (рис. 6б, 8а, 8б), нередко регистрировали наличие эозинофилов. У исследованных особей амурского осетра отмечали, как правило, незначительные или близкие к умеренным нарушения, часто хронического характера. Возможной причиной поражения печени этого вида, как и в случае с каспийскими осетровыми, может быть хроническая интоксикация поллютантами (Алтуфьев и др., 1999).

Аналогичная картина патологий печени отмечена в конце 1980-х гг. у осетровых Азовского бассейна в начале коллагеноза возникшем под влиянием загрязнения (Физиолого-биохимические..., 2004). В начале болезни в кровяном русле содержание эозинофилов было повышенным (индикатор аллергии) – у азовской севрюги до 30% при норме 6–7%, других симптомов не отмечали. Через 2–3 года содержание эозинофилов снижалось почти до нормы (5–9%) в периферической крови, но они накапливались в печени, где шло развитие коллагеноза, появляющегося при нарушении ме-

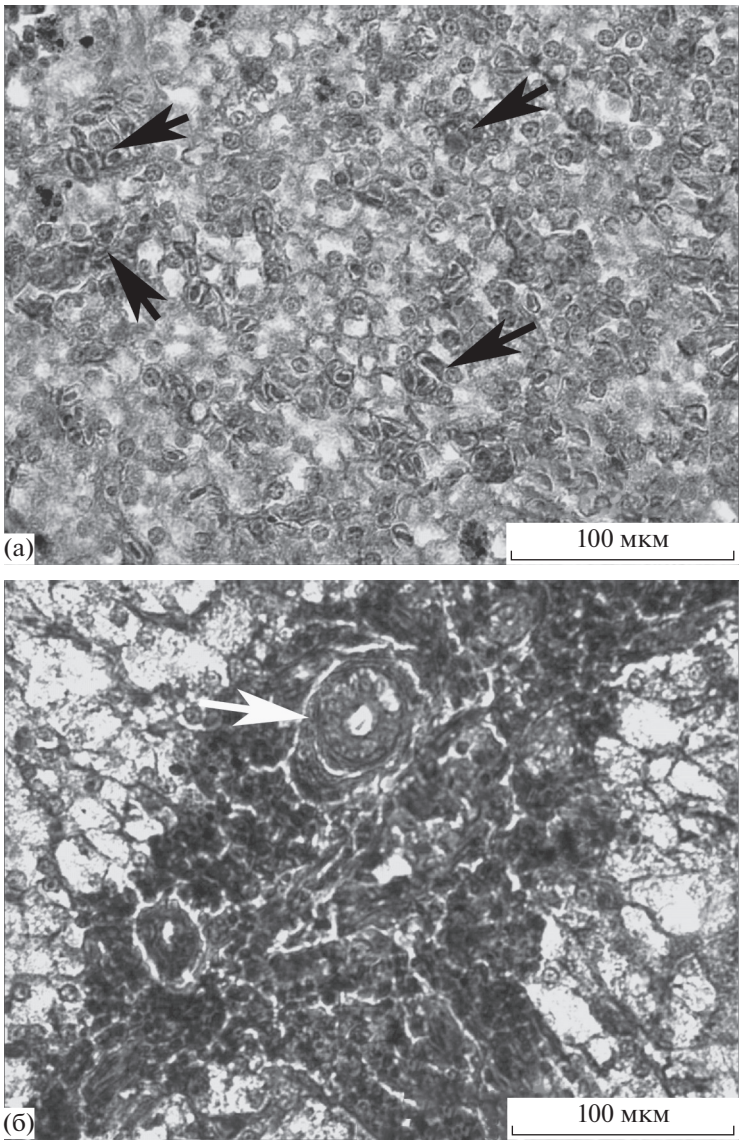


Рис. 6. Множественные мелкие кровоизлияния (отмечены стрелками) (а), фиброз сосудов (показано стрелкой) и некроз гепатоцитов (темные клетки) (б) в печени амурского осетра (♀, L = 141 см, Q = 21.6 кг).

таболизма и функции желудочно-кишечного тракта. Морфологически коллагеноз характеризуется дистрофией гепатоцитов, гистио-лимфоцитарной инфильтрацией и фиброзом портальной стромы печени. После нарушения структуры печени процесс постепенно захватывает все кроветворные органы, вызывая их дегенерацию. В последнюю очередь наступают изменения в гонадах (Физиолого-биохимические..., 2004).

В печени калуги около крупных сосудов встречались воспалительные инфильтраты, в паренхиме печени – одиночные лимфоциты и эритроциты, а также мелкие очаги некроза (рис. 8в). Степень выраженности была невысокой.

Причиной гистоморфологических изменений белых скелетных мышц и печени амурского осетра и калуги, как и в случае осетровых р. Волга и Азовского бассейна, по-видимому, был “кумулятивный политоксикоз” (Лукьяненко, 1990; Физиолого-биохимические..., 2004) вследствие значительного и продолжительного загрязнения р. Амур, обусловленного хозяйственной деятельностью человека в китайской и российской частях бассейна реки.

Для бассейна р. Амур характерна неравномерность освоения его территории. Всего на прилежащих территориях проживает ~100 млн человек, из них 95 млн на территории КНР в бассейне р. Сунгари – правого притока р. Амур (Воронов

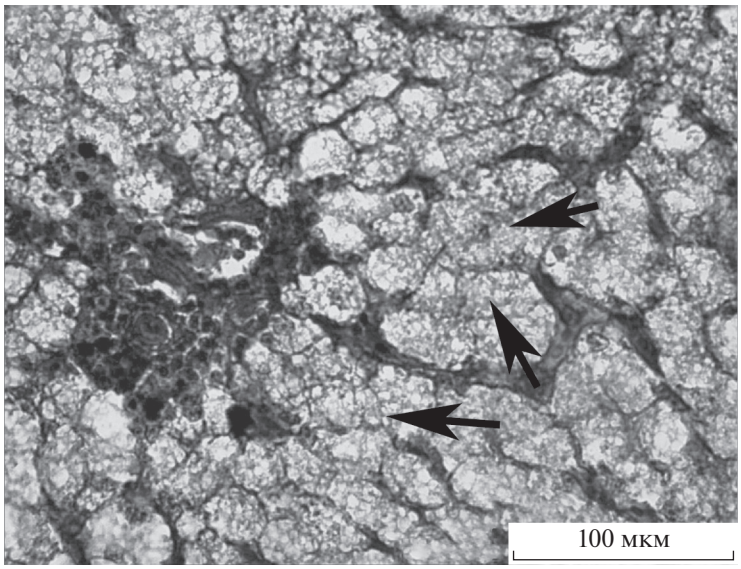


Рис. 7. Клетки паренхимы печени амурского осетра с вакуолями и жировые кисты (отмечены стрелками) (♀, L = 161 см, Q = 33.6 кг).

и др., 2008). Несмотря на высокий уровень промышленного освоения бассейна р. Сунгари, сеть очистных сооружений здесь почти не развита. По данным А.В. Лызовой (2007), при проведении в 2002 г. обследования государственной администрацией КНР по охране окружающей среды промышленных предприятий только 10% из них имели очистные сооружения водоотведения. С китайской стороны ежегодно сбрасывается в р. Сунгари от 6.5 до 15 млрд м^3 промышленных и коммунальных сточных вод, из которых 90% без очистки (Воронов и др., 2008). Для сравнения ежегодно в воды р. Амур с российской стороны сбрасывается ~0.8 млрд м^3 сточных вод, из которых 60% без очистки.

Отрицательное влияние р. Сунгари на бассейн Амура отмечают уже >100 лет (Чириков, 1905). Эта река, несущая промышленные, жилищно-коммунальные стоки и стоки с полей, формирует химический состав вод среднего и нижнего участков р. Амур (Шестеркин, 2000; Гаретова и др., 2007; Шестеркин, Шестеркина, 2020). Согласно литературным данным (Лызова, 2007; Воронов, Махинов, 2009), доля р. Сунгари в загрязнении вод р. Амур варьирует от 50 до 90% по отдельным показателям при доле стока 25–27%.

Существенно загрязнен участок Нижнего Амура от г. Хабаровска до устья реки. Так, в 2007 и 2008 гг. в водах реки и некоторых ее основных притоков отмечен 191 случай высоких значений $БПК_5$, концентраций Mn, Fe, Cu, Pb, аммонийного и нитритного азота, неорганических фосфатов (Государственный..., 2009). Максимальное превышение ПДК достигало: $БПК_5$ – в 16 раз, Mn – 80 раз, Fe – 18 раз, Cu – 55 раз, Pb – 12 раз и аммонийного (69 раз) и нитритного азота (10 раз), неорганических фосфатов (25 раз). Кроме того, отмечено превышение еще по нескольким показателям в том числе ДДД (1,1-ди(4'-хлорфенил)-2,2-дихлорэтан – нерастворимый в воде инсектицид, являющийся продуктом восстановительного метаболизма ДДТ) – 7 ПДК (р-н г. Хабаровска). В целом качество воды на нижнем участке р. Амур по удельному комбинаторному индексу загрязненности воды (УКИЗВ) в 2007–2008 гг. варьировало в пределах 4–5 классов от “грязная” до “экстремально грязная” (Государственный..., 2009).

Особую опасность представляет накопление всевозможных загрязняющих веществ в донном грунте, где обитают основные кормовые объекты амурского осетра (Кошелев, 2010). Это приводит к повышенному содержанию ряда поллютантов (бензола, этилбензола и ксилола) в тканях и органах калуги и амурского осетра (Levshina et al., 2009).

Приведенные сведения о загрязнении Амурского бассейна позволяют считать среду обитания населяющих ее осетровых рыб неудовлетворительной. Описанные нами нарушения в строении мышц и печени амурского осетра и калуги не относятся к видоспецифическим. По-видимому, их наличие, как и у волжских и азовских осетровых, – следствие загрязнения вод р. Амур различными поллютантами.

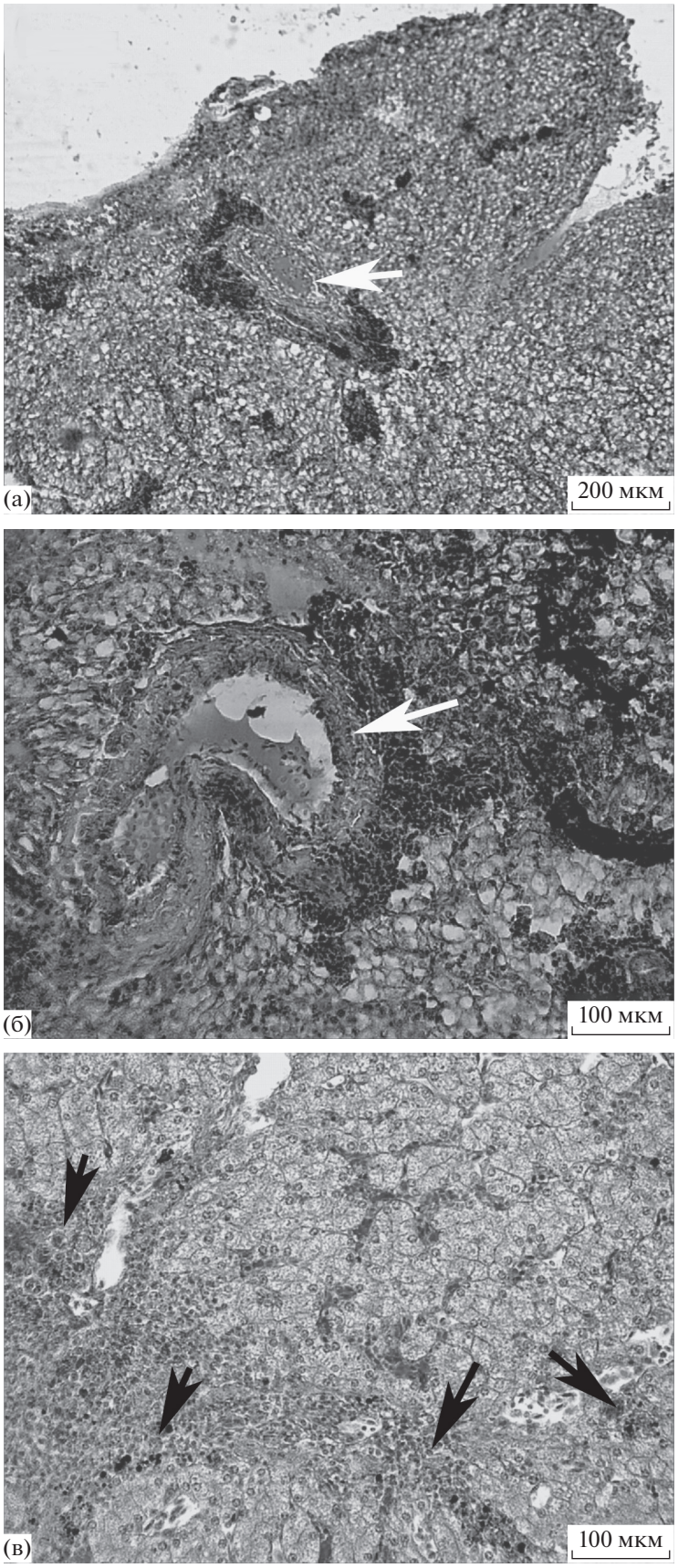


Рис. 8. Очаги некроза (отмечены стрелками) на разных участках печени амурского осетра и калуги: а, б – осетра (♀, L = = 149 см, Q = 22.35 кг); в – калуги (♀, L = 59 см, Q = 1.22 кг).

Выводы. Гистологическое исследование белой скелетной мускулатуры амурского осетра и калуги из устья р. Амур выявило различного рода нарушения у всех анализированных особей. Наиболее частые из описанных нарушений – искривления волокон (изломы, перегибы), расслоение волокон и появление липидных вставок, соединительнотканные включения, выпадение миофибрилл и наличие форменных элементов крови. Выявленные нарушения носят умеренный характер и могут отразиться на плавательной способности особей. Нарушения в строении печени исследованных видов в той или иной степени встречались у всех исследованных рыб. Их спектр сходен с таковым у амурских и каспийских осетровых – воспалительные процессы, нарушения микроциркуляции крови, дистрофические и некробиотические изменения. Выявленные нарушения в строении мышц и печени на тканевом уровне, вероятно, связаны с постоянно ухудшающимся качеством вод реки Амур и Амурского лимана из-за их антропогенного загрязнения. Дальнейшее увеличение загрязненности р. Амур может привести к усилению выраженности выявленных патологий. Межвидовое сходство в спектрах этих нарушений у осетровых из различных бассейнов (Каспийского, Азовского и Амурского) может быть объяснено тем, что организмы отвечают на стрессовое воздействие с помощью ограниченного числа наиболее эволюционно успешных компенсаторных механизмов (Seleye, 1952).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках государственного задания “Экология и биоразнообразие водных сообществ”, тема № АААА-А18-118042490059-5

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акимова Н.В. Рубан Г.И. 1996. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых (Acipenseridae) при антропогенном воздействии // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 1. С. 65.

Алтуфьев Ю.В., Романов А.А., Шевелева Н.Н. 1992. Гистопатология поперечнополосатой мышечной ткани и печени каспийских осетровых // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 2. С. 157.

Алтуфьев Ю.В., Романов А.А., Шевелева Н.Н., Дубовская А.А. 1999. Антропогенное воздействие и адаптационные возможности каспийских осетровых // Вестник МАНЭБ (Международная академия наук экологии и безопасности). № 9 (21). С. 12.

Ахундов А.Г., Касимов Р.Ю., Рустамов Э.К. 2013. Мышечная ткань рыб как биомаркер экологического состояния рек // Вест. Моск. гос. областного университета. Сер. Естественные науки. № 2. С. 17.

Воронов Б.А., Кондратьева Л.М., Ким В.И. 2008.Экологическая обстановка в бассейне Амура // Факторы формирования качества воды на Нижнем Амуре. Владивосток: Дальнаука. С. 13.

Воронов Б.А., Махинов А.Н. 2009. Современное состояние водных ресурсов Дальнего Востока и их антропогенное преобразование // Матер. Всерос. науч. конф. “100-летие Камчатской экспедиции Русского географического общества 1908–1910 гг.”. Петропавловск-Камчатский: Ин-ут вулканологии и сейсмологии Дальневост. отд. РАН. С. 40.

Гаретова Л.А., Левшина С.И., Юрьев Д.Н. 2007. Влияние р. Сунгари на загрязнение р. Амур органическими веществами: гидрохимическая и микробиологическая оценки // Вест. Дальневост. отд. РАН. Т. 4. С. 27.

Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Хабаровского края в 2008 году. 2009. Хабаровск: Принсити.

Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Хабаровского края в 2009 году. 2010. Хабаровск: Амурпринт.

Евгеньева Т.П. 2000. Патология мышечной ткани осетровых рыб. Москва: Изд. Ин-та проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН.

Евгеньева Т.П. 2010. Анализ структурных преобразований мышечной ткани рыб, обитающих в нижнем течении Волги // Вопр. морфологии. XXI века. № 2. С. 129.

Кашулин Н.А. 1994. Реакция сиговых рыб на загрязнение субарктических водоемов тяжелыми металлами: Автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.10 // Москва: Ин-т эвол. морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова.

Кошелев В.Н. 2010. Амурский осетр Acipenser schrenckii Brandt, 1869 (распределение, биология, искусственное воспроизводство): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Всерос. НИИ рыбн. хоз-ва и океанограф.

Кошелев В.Н., Седова М.А. 2015. Гистоморфологические изменения жаберного эпителия калуги *Acipenser dauricus* и амурского осетра *Acipenser schrenckii* (Acipenseridae) из устья Амура // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 236.

Кошелев В.Н., Евтешина Т.В., Литовченко Ж.С., Хлопова А.В. 2009. Гистоморфологические нарушения репродуктивной системы амурских осетровых // Амурский зоол. журн. Т. 1. № 3. С. 258.

Лукьяненко В.И. 1990. Влияние многофакторного антропогенного пресса на условия обитания, воспроизводство, численность и уловы осетровых рыб // Физиолого-биохимический статус Волго-Каспийских осетровых норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР. С. 25.

Лызова А.В. 2007. Влияние трансграничного загрязнения реки Амур на водные биологические ресурсы. Известия ТИНРО. Т. 148. С. 262.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Москва: Пищ. пром-сть.

Меркулов Г.А. 1969. Курс патогистологической техники. Ленинград: Медицина.

Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. Москва: Сов. наука.

Физиолого-биохимические и генетические исследования ихтиофауны Азово-черноморского бассейна. 2005. Ростов-на-Дону: Эверест.

Чириков А.В. Реки Амурского бассейна (Шилка, Аргунь и Сунгари) в санитарном отношении. 1905. Санкт-Петербург: Управление внутр. водных путей и шоссейных дорог.

Шестеркин В.П. 2000. О влиянии р. Сунгари на качество вод Амура // Сб. научн.-техн. Совета при крайкомэкологии "Переход Хабаровского края на модель устойчивого развития: Экология. Природопользование". Хабаровск: Ин-ут водных и экол. проблем Дальневост. отд. РАН. С. 19.

Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. 2020. Многолетняя динамика содержания и стока сульфатов в воде реки Амур в зимнею межень // Водн. хоз-во России. № 3. С. 82.
https://doi.org/10.35567/1999-4508-2020-3-6

Юхименко С.С., Беляев В.А. 2002. Паразитофауна калуги р. Амур и использование паразитологических данных для изучения популяционной структуры вида// Вопр. рыболовства. Т. 3. № 1(9). С. 73.

Billard R., Lecointre G. 2001. Biology and conservation of sturgeon and paddlefish // Rev. of Fish Biol. and Fisheries. V. 10. P. 355.

Birstein V.J., Bemis W.E., Waldman J.R. 1997. The threatened status of Acipenseriform species: a summary // Env. Biol. Fish. V. 48. P. 427.

Levshina S.I., Efimov N.N., Bazarkin V.N. 2009. Assessment of the Amur River Ecosystem Pollution with Benzene and Its Derivatives Caused by an Accident at the Chemical Plant in Jilin City, China // Bull. Environ. Contam. Toxicol. № 83. P. 776.

Love R. 1980. The chemical biology of fishes. Los Angeles: Acad. Press.

Ruban G.I., Akimova, N.V., Goriounova et al. 2015. Atlas of abnormalities in gametogenesis and early life stages of sturgeons // World Sturgeon Conservation Society: Special Publication Series. Special Publication n 7. Norderstedt: Books on Demand.

Seleye H. 1952. The story of the adaptation syndrome. Montreal: Acta.

Abnormalities of Muscle and Liver Tissues Structure in the Amur Sturgeon *Acipenser schrenckii* and Kaluga Sturgeon *Huso dauricus* (Acipenseridae)

V. N. Koshelev[1] and G. I. Ruban[2, *]

[1]Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Khabarovsk Branch, Khabarovsk, Russia
[2]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
**e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

The results of histological analyzes of muscle and liver tissues status in the Amur sturgeon *Acipenser schrenckii* and kaluga sturgeon *Huso dauricus* are presented. Samples from the mouth of the Amur River were collected in 2007. The analysis showed pathological changes in the majority of specimens of both species. The frequency of the most distinctive abnormalities in muscles (curvature and exfoliation of muscle fibers, connective tissue insertions, destructions of myofibrils) and lover (inflammable infiltrates, necrosis, fibrosis of vascular walls, decomposition of hepatic cords) was estimated. These abnormalities are presumably the consequence of the Amur River water pollution. The degree of manifestation of discovered abnormalities in some specimens varied from "low" to "extremely high". The results were compared with the similar data on sturgeon inhabiting the Caspian Sea and the Volga River.

Keywords: Amur River, Amur sturgeon, kaluga sturgeon, muscle, liver, histopathology, pollution

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 537

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 592.123

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ФАУНЕ ТУРБЕЛЛЯРИЙ (Turbellaria) УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА[1]

© 2021 г. Е. М. Коргина*

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

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

Поступила в редакцию 16.09.2020 г.
После доработки 29.04.2021 г.
Принята к публикации 30.04.2021 г.

В фауне Угличского водохранилища выявлено 17 видов турбеллярий из четырех отрядов (Catenulida, Macrostomida, Tricladida, Neorhabdocoela) и семи семейств (Stenostomidae, Microstomidae, Macrostomidae, Planariidae, Polycystidae, Dalyellidae, Typhloplanidae). Наибольшее количество видов (>50%) относилось к сем. Typhloplanidae. Наиболее встречаемыми (50–70%) были *Stenostomum leucops, Microstomum lineare, Gyratrix hermaphroditus, Bothromesostoma essenii*. В водохранилище найден редкий для бассейна Верхней Волги вид *Dochmiotrema limicola*. Дана оценка количественного развития червей в прибрежье на разных биотопах. Максимальная численность (10 660 экз./м^2) зарегистрирована около устья р. Нерль за счет крупной прямокишечной турбеллярии *Stenostomum leucops*, максимальная биомасса (2.89 г/м^3) – в устье р. Медведица, где доминировала крупная прямокишечная турбеллярия *Bothromesostoma essenii*.

Ключевые слова: Угличское водохранилище, турбеллярии, фауна, видовой состав, численность, биомасса

DOI: 10.31857/S0320965221050119

First Data on the Fauna of Turbellaria in the Uglich Reservoir

E. M. Korgina*

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

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

A total of 17 species of Turbellaria from four orders (Catenulida, Macrostomida, Tricladida, Neorhabdocoela) and seven families (Stenostomidae, Microstomidae, Macrostomidae, Planariidae, Polycystidae, Dalyellidae, Typhloplanidae) have been identified in the fauna of the Uglich Reservoir. The maximum number of species (>50%) belong to the family Typhloplanidae. The most frequent species (50–70%) were *Stenostomum leucops, Microstomum lineare, Gyratrix hermaphroditus, Bothromesostoma essenii*. A rare for the Upper Volga basin species *Dochmiotrema limicola* was found in the reservoir. The quantitative development of worms in channel sections and in different habitats was estimated. The maximum abundance (10 660 ind./m^2) was recorded near the mouth of the Nerl River due to the large rhabdocoelic turbellarian *Stenostomum leucops*. The maximum biomass (2.89 g/m^3) was found in the mouth of the Medveditsa River, where the large rhabdocoelic turbellarian *Bothromesostoma essenii* was dominant.

Keywords: Uglich Reservoir, turbellarians, fauna, species composition, abundance, biomass

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 5 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 5, с. 538–544

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3

ОБНАРУЖЕНИЕ ДЛИННОХВОСТОГО БЫЧКА КНИПОВИЧА *Knipowitschia longecaudata* (Actinopterygii: Gobiidae) В ВЕРХНЕМ ТЕЧЕНИИ НЕЗАРЕГУЛИРОВАННОГО УЧАСТКА р. ВОЛГИ

© 2021 г. Ю. В. Кодухова[a], Д. П. Карабанов[a, *]

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

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

Поступила в редакцию 12.04.2021 г.
После доработки 17.04.2021 г.
Принята к публикации 26.04.2021 г.

Описана новая находка длиннохвостого бычка Книповича *Knipowitschia longecaudata* (Kessler, 1877) в верхнем течении незарегулированного участка р. Волги, Красноармейский р-н г. Волгограда (48°29′ с.ш., 44°44′ в.д.). Приведены данные по морфологической и генетической изменчивости *K. longecaudata*. Показана невысокая генетическая дифференциация между симпатрическими видами *K. longecaudata* и *K. caucasica*, которая требует особого внимания при идентификации этих видов. Предположено, что регионом-донором для проникновения в р. Волгу данного вида могли быть водоемы бассейна р. Дон, а транзитным коридором – Волго-Донской канал. Имеется высокая вероятность дальнейшего расселения длиннохвостого бычка Книповича по водоемам Нижней и Средней Волги.

Ключевые слова: р. Волга, *Knipowitschia longecaudata*, новые местообитания

DOI: 10.31857/S0320965221050107

Изучение процессов расселения видов за пределами исторических ареалов, усилившееся во второй половине XX в., не теряет актуальности и в настоящее время. При мониторинге биологических инвазий особое внимание уделяют вселенцам, способным кардинально изменить нативные сообщества или нанести ощутимый экономический ущерб (Дгебуадзе и др., 2018). Вместе с тем, существует большое число “скрытых” вселенцев, находки которых спорадические, а численность невелика. Выявление таких чужеродных видов гидробионтов крайне актуально для прогноза дальнейшей динамики их численности и для инвентаризации биологического разнообразия в регионе. Примером таких “незаметных” вселенцев в бассейне р. Волги служат представители рыб сем. бычковых Gobiidae. Из первоначально редких единичных находок бычков в 1970–1980-х гг. в настоящее время несколько видов успешно оккупировали большинство рек Европы (Hirsch et al., 2016), и стали обычным, хотя, как правило, малочисленным компонентом рыбного сообщества. Однако, систематика бычковых крайне не ясна и валидность ряда таксонов, даже с применением методов ДНК-анализа, требует отдельного изучения (Medvedev et al., 2013), что создает дополнительные трудности при мониторинге инвазий этих рыб.

В результате проведения комплексной экспедиции на НИС “Академик Топчиев” Института биологии внутренних вод РАН в верхнем течении незарегулированного участка р. Волги на песчаной косе в Красноармейском р-не г. Волгограда (48°29′ с.ш., 44°44′ в.д.) с использованием мелкоячеистого невода (длина 9 м, высота раскрытия 1 м, ячея 4 мм) 8 сентября 2017 г. была выловлена рыба (рис. 1), предварительно определенная как “Gobiidae (sp.)”, при дальнейшей камеральной обработке проб – как длиннохвостый бычок Книповича, *Knipowitschia longecaudata* (Kessler, 1877) (Actinopterygii: Gobiidae).

При проведении морфологического анализа особое внимание уделяли признакам, обычно используемым для видовой идентификации бычковых рыб (Kottelat and Freyhof, 2007; Богуцкая и др., 2013). Все измерения и подсчеты выполнены одним оператором. Генетическим маркером для определения видовой принадлежности выбран фрагмент митохондриальной ДНК (мтДНК), включающий ген первой субъединицы цитохром оксидазы *c* (COI). Данный участок мтДНК рекомендован для идентификации видов в рамках программы “Штрихкодирование жизни” (ДНК-

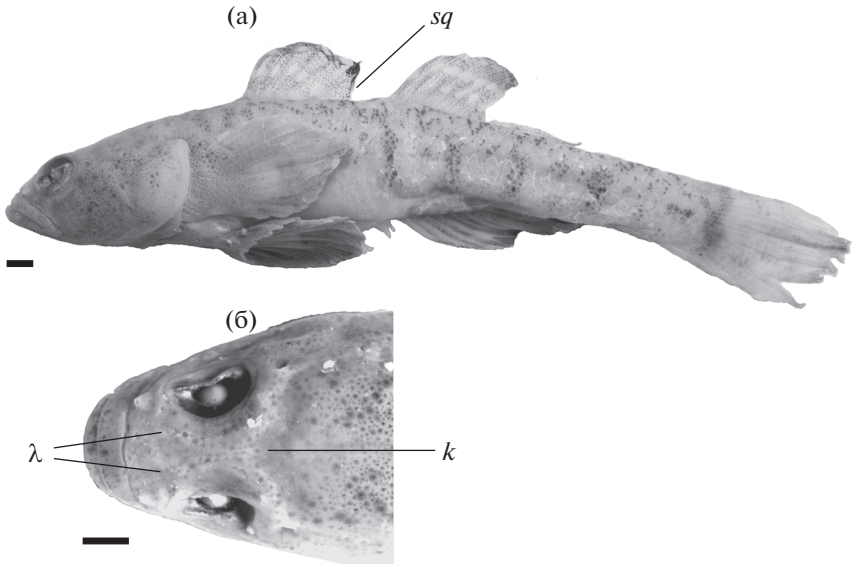


Рис. 1. Внешний вид *Knipowitschia longecaudata*, р. Волга, 8 сентября 2017 г., Красноармейский р-н, г. Волгоград: (а) общий вид рыбы; (б) увеличенная часть головы рыбы с дорсальной стороны; *k* – задняя межглазничная пора, λ – парные поры переднего глазно-лопаточного канала сейсмосенсорной системы головы, *sq* – место окончания чешуйного покрова по дорзальной стороне со стороны хвостового плавника. Масштаб – 1 мм.

баркодинг) и крайне эффективен при работе с мелкими или фрагментированными образцами, позволяя точно определить их видовую принадлежность (Kartavtsev, 2018). Методика генетического анализа для диагностики чужеродных видов рыб дана в работе (Makhrov et al., 2013). Построено консенсусное филогенетическое дерево по всему набору данных с использованием методов максимального правдоподобия (ML) и на основе байесовой статистики (BI). Протокол восстановления филогении и тестирование топологии для чужеродных видов описаны в работе (Karabanov et al., 2018a). Для делимитации видов по генному дереву COI применен алгоритм оптимизации порога дивергенции и кластеризации (Rangel-Medrano et al., 2020).

Для сравнения при проведении морфологического и молекулярно-генетического анализов включены данные по морфологическому и генетическому разнообразию родственных видов по базам данных FishBase (http://www.fishbase.org) и NCBI GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/). Для точной идентификации бычков также изучены четыре экземпляра, однозначно относимых к *K. longecaudata* из р. Маныч (сбор А.А. Махрова от 19 мая 2015 г.). Полученные нуклеотидные последовательности депонированы в базу данных NCBI GenBank под номерами MT833811, MT833812, MT833779-MT833781.

Диагностические признаки обнаруженного возле г. Волгограда длиннохвостого бычка Книповича и особей *K. longecaudata* из р. Маныч, а также диагностические признаки других видов бычков Книповича представлены в таблице (Приложение, табл. S1). Тело рыбы округлое, голова немного уплощена дорсовентрально. Глаза направлены вверх. Голова и передняя часть спины до начала второго спинного плавника голые (рис. 1). Брюшная присоска крупная, ее воротник без лопастинок. Парные передние глазо-лопаточные каналы соединяются на коротком расстоянии около задней межглазничной поры *k* (рис. 1). Передние парные поры λ (соответствуют поре σ (по: Ильин, 1928) лежат между передними частями глаз. Хвостовой плавник несимметричный, верхняя лопасть длиннее нижней. На теле нечеткие вертикальные полосы. Самка, гонады нитевидные, дряблые, стадия зрелости VI, возраст 1 год.

Следует отметить, что диагностические признаки разных видов бычков Книповича сильно пересекаются и большая часть (11 из 17 валидных видов) описаны в последние десятилетия (http://www.fishbase.org). Наибольшее разнообразие этих бычков отмечено в Южной Европе, где разные виды описаны для географически близких водоемов и водотоков в Южной Европе (Kottelat, Freyhof, 2007), также имеются симпатрические и определяемые только генетически виды (Thacker et al., 2019).

В ихтиофауне Росси отмечены три представителя рода бычков Книповича *Knipowitschia* Iljin, 1927. Самый малоизученный бычок Ильина (*K. iljini* Berg, 1931) является глубоководным эндемиком Каспийского моря. В опресненных участках Понто-Каспийского бассейна обитают два близкородственных вида: длиннохвостый бычок Книповича *K. longecaudata* и бычок-бубырь *K. caucasi-*

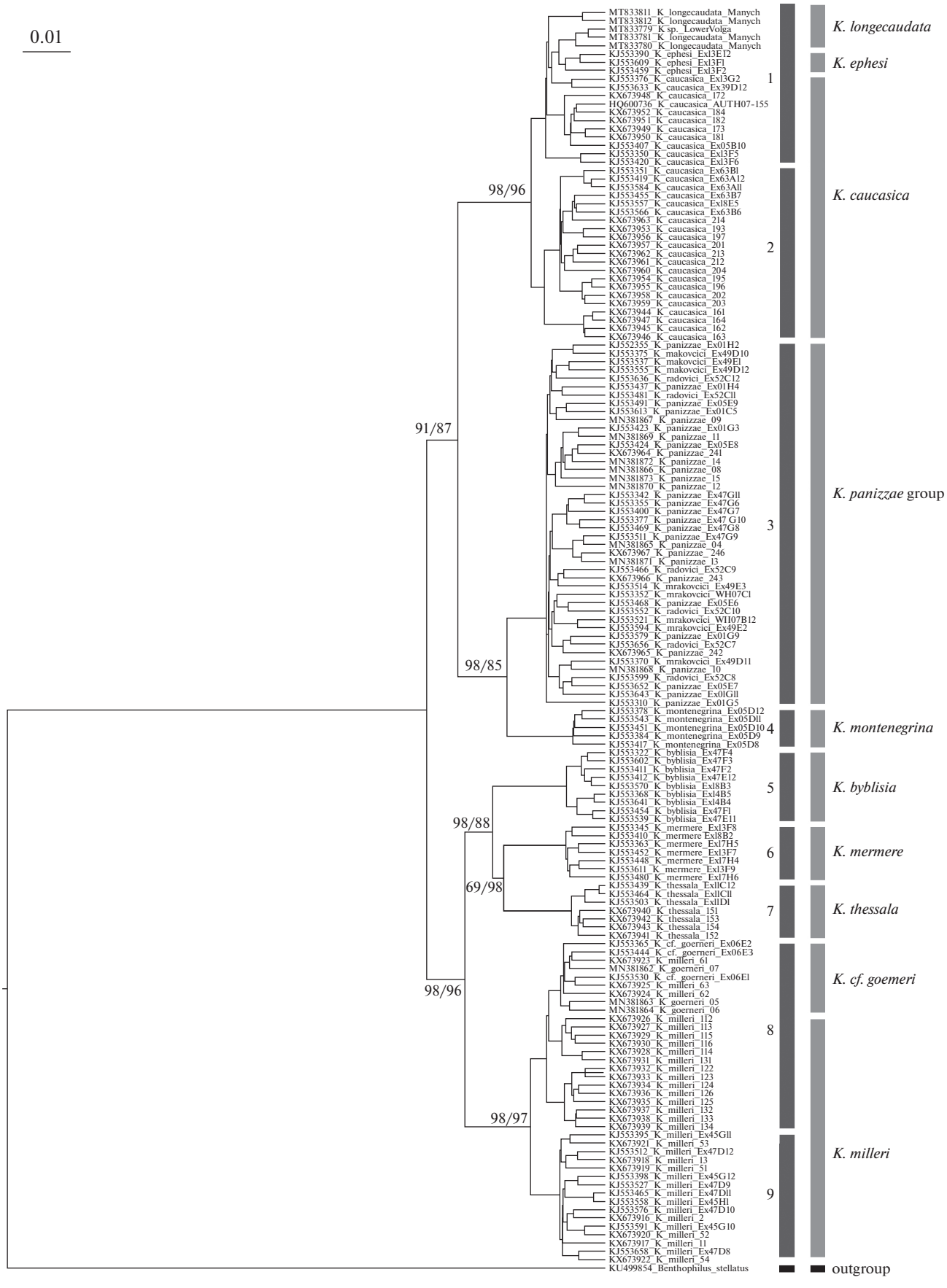
ca (Berg, 1916) (Богуцкая и др., 2013; Решетников, 2013). Бычок Берга, ранее относимый к бычкам Книповича и определяемый как *K. bergi* (Kottelat, Freyhof, 2007) на основании признаков каналов сейсмосенсорной системы (Богуцкая и др., 2013), сейчас отнесен к другому роду (валидный вид *Hyrcanogobius bergi* Iljin, 1928).

Работ по биологии и распространению бычков Книповича на Нижней Волге почти нет. Имеются данные, что в низовьях рек, впадающих в Северный Каспий, совместно обитают *K. longecaudata* и *K. caucasica* (Богуцкая и др., 2013; Решетников, 2013), однако эти виды не отмечены выше дельты р. Волги. В нижнем течении р. Дон также симпатрично обитают *K. longecaudata* и *K. caucasica*, но для бычка-бубыря пресноводная часть ареала считается инвазийной (Kottelat, Freyhof, 2007). В бассейне р. Маныч присутствует только *K. longecaudata* (Kottelat, Freyhof, 2007; Решетников, 2013).

Таксономия и определение бычковых рыб, в целом, и видов бычков Книповича, в частности, крайне запутаны. Морфологические признаки этих рыб сильно перекрываются (Приложение, табл. S1) и основной способ определения состоит в рассмотрении каналов и пор сейсмосенсорной системы головы, что фактически является возвратом к традиционной системе, используемой Ильиным (1928). Однако диагнозы, построенные на этих признаках, также не отличаются однозначностью и в дихотомических ключах часто используются описания: “обычно присутствует”, “как правило имеется”, “имеется или отсутствует” (Kottelat, Freyhof, 2007; Богуцкая и др., 2013). Альтернативным методом идентификации служит систематика на основе изучения генетического разнообразия, прежде всего ставшая рутинной процедура ДНК-баркодинга животных (Kartavtsev, 2018). Вместе с тем, одна из ключевых задач для корректного применения этого метода состоит в правильной идентификации ваучера вида. К сожалению, в крупнейших международных базах данных генетических ресурсов GenBank и BOLD для многих животных информация не только полностью отсутствуют, но и имеется неверная идентификация ваучеров (Pentinsaari et al., 2020). Относительно бычков Книповича в базе данных GenBank даны последовательности для 11 видов, при этом длиннохвостый бычок Книповича вовсе не представлен. Поэтому для точной генетической идентификации изучено нуклеотидное разнообразие по локусу COI для выборки *K. longecaudata* из типового местообитания – р. Маныч (Пролетарское водохранилище), однозначно относящейся к длиннохвостому бычку Книповича.

По результатам восстановления филогении (рис. 2) можно отметить, что делимитация на основе генетических данных позволяет выявить несколько монофилетических линий (виды *K. mermere* Ahnelt, 1995, *K. montenegrina* Kovacic et Sanda, 2007, *K. byblisia* Ahnelt, 2011, *K. thessala* (Vinciguerra, 1921)), что соответствует и данным по геометрической морфометрии (Thacker, Gkenas, 2019). Для этих видов характерна низкая (<0.5%) внутригрупповая генетическая изменчивость (Приложение, табл. S2), при этом генетические “простые” *p*-дистанции превышают условный порог в 3%, принятый для минимального межвидового хиатуса (Ratnasingham, Hebert, 2013). С другой стороны, группа *K. panizzae*, несомненно, искусственно объединяет несколько недавно описанных южно-европейских видов, которые, вероятно, являются какими-то локальными морфами одного генерального вида. Несколько иная ситуация наблюдается для карликовых бычков юго-западной Греции: *K. milleri* (Ahnelt et Bianco, 1990) и выделенного из этого вида *K. goerneri* Ahnelt, 1991. На основании генетических данных можно утверждать, что эти виды представляют две филогенетические линии южно-европейской ветви бычков Книповича. Вероятно, такая структура – следствие изоляции между популяциями континентальной Греции и о. Корфу. В целом, для большого числа видов европейских бычков установлена существенная связь положения вида на филогенетическом дереве и в пространстве морфологических признаков в зависимости от степени минерализации водоема (Thacker, Gkenas, 2019). Аналогичная ситуация, только на внутривидовом уровне, наблюдается и для других видов-вселенцев, расселяющихся по водоемам с разной минерализацией (Karabanov, Kodukhova, 2018).

Относительно положения волжской находки бычка Книповича на восстановленном филогенетическом дереве (рис. 2) можно утверждать, что этот вид генетически принадлежит к филогенетической линии, тождественной длиннохвостым бычкам Книповича из р. Маныч (рис. 2). Генетическая *p*-дистанция между ними лишь 0.5%, тогда как *p*-дистанция до *K. caucasica* достигает 1.3%, что сходно с *p*-дистанцией в 1.4% между *K. longecaudata* и *K. caucasica* (Приложение, табл. S2). Однако сама группа *K. caucasica,* судя по результатам делимитации, является искусственной, – часть последовательностей, по-видимому, относится к *K. longecaudata* (рис. 2, линия 1). Это подтверждается и высокой внутригрупповой изменчивостью, которая для всей группы *K. caucasica* равна 1.1%, что в разы превышает аналогичный показатель для других видов бычков рода Книповича, и сравнимо с межвидовым показателем (Приложение, табл. S2). К этой же группе относится эфесский бычок *K. ephesi* Ahnelt, 1995, известный по нескольким экземплярам из единственного местообитания в Турции, провинция Измир. Однако таксономический статус этого вида на основании вариантов окраски тела рыбы еще окончательно не опреде-


0.01
MT833811_K_longecaudata_Manych
MT833812_K_longecaudata_Manych
MT833779_K_sp._LowerVolga
MT833781_K_longecaudata_Manych
MT833780_K_longecaudata_Manych
KJ553390_K_ephesi_Ex13E12
KJ553609_K_ephesi_Ex13F1
KJ553459_K_ephesi_Ex13F2
KJ553376_K_caucasica_Ex13G2
KJ553633_K_caucasica_Ex39D12
KX673948_K_caucasica_172
HQ600736_K_caucasica_AUTH07-155
KX673952_K_caucasica_184
KX673951_K_caucasica_182
KX673949_K_caucasica_173
KX673950_K_caucasica_181
KJ553407_K_caucasica_Ex05B10
KJ553350_K_caucasica_Ex13F5
KJ553420_K_caucasica_Ex13F6
KJ553351_K_caucasica_Ex63B1
KJ553419_K_caucasica_Ex63A12
KJ553584_K_caucasica_Ex63A11
KJ553455_K_caucasica_Ex63B7
KJ553557_K_caucasica_Ex18E5
KJ553566_K_caucasica_Ex63B6
KX673963_K_caucasica_214
KX673953_K_caucasica_193
KX673956_K_caucasica_197
KX673957_K_caucasica_201
KX673962_K_caucasica_213
KX673961_K_caucasica_212
KX673960_K_caucasica_204
KX673954_K_caucasica_195
KX673955_K_caucasica_196
KX673958_K_caucasica_202
KX673959_K_caucasica_203
KX673944_K_caucasica_161
KX673947_K_caucasica_164
KX673945_K_caucasica_162
KX673946_K_caucasica_163
KJ552355_K_panizzae_Ex01H2
KJ553375_K_makovcici_Ex49D10
KJ553537_K_makovcici_Ex49E1
KJ553555_K_makovcici_Ex49D12
KJ553636_K_radovici_Ex52C12
KJ553437_K_panizzae_Ex01H4
KJ553481_K_radovici_Ex52C11
KJ553491_K_panizzae_Ex05E9
KJ553613_K_panizzae_Ex01C5
MN381867_K_panizzae_09
KJ553423_K_panizzae_Ex01G3
MN381869_K_panizzae_11
KJ553424_K_panizzae_Ex05E8
KX673964_K_panizzae_241
MN381872_K_panizzae_14
MN381866_K_panizzae_08
MN381873_K_panizzae_15
MN381870_K_panizzae_12
KJ553342_K_panizzae_Ex47G11
KJ553355_K_panizzae_Ex47G6
KJ553400_K_panizzae_Ex47G7
KJ553377_K_panizzae_Ex47 G10
KJ553469_K_panizzae_Ex47G8
KJ553511_K_panizzae_Ex47G9
MN381865_K_panizzae_04
KX673967_K_panizzae_246
MN381871_K_panizzae_13
KJ553466_K_radovici_Ex52C9
KX673966_K_panizzae_243
KJ553514_K_mrakovcici_Ex49E3
KJ553352_K_mrakovcici_WH07C1
KJ553468_K_panizzae_Ex05E6
KJ553552_K_radovici_Ex52C10
KJ553521_K_mrakovcici_WI107B12
KJ553594_K_mrakovcici_Ex49E2
KJ553579_K_panizzae_Ex01G9
KJ553656_K_radovici_Ex52C7
KX673965_K_panizzae_242
KJ553370_K_mrakovcici_Ex49D11
MN381868_K_panizzae_10
KJ553599_K_radovici_Ex52C8
KJ553652_K_panizzae_Ex05E7
KJ553643_K_panizzae_Ex01G11
KJ553310_K_panizzae_Ex01G5
KJ553378_K_montenegrina_Ex05D12
KJ553543_K_montenegrina_Ex05D11
KJ553451_K_montenegrina_Ex05D10
KJ553384_K_montenegrina_Ex05D9
KJ553417_K_montenegrina_Ex05D8
KJ553322_K_byblisia_Ex47F4
KJ553602_K_byblisia_Ex47F3
KJ553411_K_byblisia_Ex47F2
KJ553412_K_byblisia_Ex47E12
KJ553570_K_byblisia_Ex18B3
KJ553368_K_byblisia_Ex14B5
KJ553641_K_byblisia_Ex14B4
KJ553454_K_byblisia_Ex47F1
KJ553539_K_byblisia_Ex47E11
KJ553345_K_mermere_Ex13F8
KJ553410_K_mermere_Ex18B2
KJ553363_K_mermere_Ex17H5
KJ553452_K_mermere_Ex13F7
KJ553448_K_mermere_Ex17H4
KJ553611_K_mermere_Ex13F9
KJ553480_K_mermere_Ex17H6
KJ553439_K_thessala_ExIIC12
KJ553464_K_thessala_ExIICII
KJ553503_K_thessala_ExIIDI
KX673940_K_thessala_151
KX673942_K_thessala_153
KX673943_K_thessala_154
KX673941_K_thessala_152
KJ553365_K_cf._goerneri_Ex06E2
KJ553444_K_cf._goerneri_Ex06E3
KX673923_K_milleri_61
MN381862_K_goerneri_07
KJ553530_K_cf._goerneri_Ex06E1
KX673925_K_milleri_63
KX673924_K_milleri_62
MN381863_K_goerneri_05
MN381864_K_goerneri_06
KX673926_K_milleri_112
KX673927_K_milleri_113
KX673929_K_milleri_115
KX673930_K_milleri_116
KX673928_K_milleri_114
KX673931_K_milleri_131
KX673932_K_milleri_122
KX673933_K_milleri_123
KX673934_K_milleri_124
KX673936_K_milleri_126
KX673935_K_milleri_125
KX673937_K_milleri_132
KX673938_K_milleri_133
KX673939_K_milleri_134
KJ553395_K_milleri_Ex45G11
KX673921_K_milleri_53
KJ553512_K_milleri_Ex47D12
KX673918_K_milleri_13
KX673919_K_milleri_51
KJ553398_K_milleri_Ex45G12
KJ553527_K_milleri_Ex47D9
KJ553465_K_milleri_Ex47DII
KJ553558_K_milleri_Ex45HI
KJ553576_K_milleri_Ex47D10
KX673916_K_milleri_2
KJ553591_K_milleri_Ex45G10
KX673920_K_milleri_52
KX673917_K_milleri_11
KJ553658_K_milleri_Ex47D8
KX673922_K_milleri_54
KU499854_Benthophilus_stellatus
98/96
91/87
98/85
98/88
69/98
98/96
98/97
1
2
3
4
5
6
7
8
9
K. longecaudata
K. ephesi
K. caucasica
K. panizzae group
K. montenegrina
K. byblisia
K. mermere
K. thessala
K. cf. goemeri
K. milleri
outgroup

лен (Cicek et al., 2019), а морфологические признаки не позволяют отличить эфесского бычка от других представителей бычков Книповича из средиземноморского бассейна (Приложение, табл. S). Судя по результатам ДНК-анализа (рис. 2), эфесский бычок – одна из линий длиннохвостых бычков Книповича, распространенных гораздо шире, чем предполагалось ранее. Также можно предположить, что по причине сложности определения ваучеров, последовательности, относимые к митохондриальной филогенетической линии 1 (рис. 2), принадлежат длиннохвостым бычкам Книповича, а линии 2 (рис. 2) – бычкам-бубырям (без предположения о возможности их гибридизации). В этом случае внутригрупповая изменчивость для линии 1 (=*K. longecaudata*) и линии 2 (=*K. caucasica*) (Приложение, табл. S3) снижается до 0.4–0.6% при уровне межвидовой дифференциации в 1.6%. Если использовать более жесткие пороговые критерии, определяющие "хорошие" виды (Ratnasingham, Hebert, 2013), то придется признать бычка-бубыря как синоним длиннохвостого бычка Книповича. Однако мы считаем неоправданным подобное механическое применение геносистематики для животных без всестороннего рассмотрения их морфологической и экологической изменчивости по всему ареалу. Поэтому в данной работе можно лишь констатировать, что бычок, обнаруженный на верхнем участке незарегулированной р. Волги, относится к виду *K. longecaudata*.

Возможным регионом-донором для волжской инвазии длиннохвостого бычка Книповича могут быть как водоемы и водотоки дельты р. Волги, так и бассейн р. Дон. Каспийский источник расселения кажется менее вероятным, поскольку все течение р. Волги ниже г. Волгограда представляет почти нативные условия, без плотин либо каких-то других барьеров для движения рыб. Маловероятно, что за последние несколько тысяч лет от последней крупной трансгрессии Каспия эти бычковые рыбы начали бы расселяться только в современную эпоху. На наш взгляд, вселение из бассейна р. Дон кажется более достоверным. Место находки *K. longecaudata* расположено лишь на 15 км ниже выхода Волго-Донского канала, связывающего бассейны р. Дон и р. Волга, и лишь несколькими километрами ниже крупного комплекса по обслуживанию судов. Через Волго-Донской канал в начале XXI в. из Азовского моря в бассейн Каспийского моря, предположительно с балластными водами, занесен гребневик *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 (Дгебуадзе et al., 2018), поэтому вполне вероятен аналогичный занос и длиннохвостого бычка Книповича. Кроме переноса рыб с балластными водами и транспортировки со строительными материалами (песком, гравием), возможен и пассивный перенос икры, приклеенной к створкам раковин моллюсков (в том числе и обрастателей на днище судов).

В настоящее время для Волго-Камского региона отмечено шесть чужеродных видов бычков, три из них широко распространены (Karabanov et al., 2018b), а бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) полностью освоил все волжские водохранилища (Karabanov et al., 2014). Имеющиеся песчано-каменистые грунты на литорали Средней и Нижней Волги создают в достаточном количестве подходящие биотопы для обитания длиннохвостого бычка Книповича. Стадия зрелости гонад может свидетельствовать о возможности успешного воспроизводства этого бычка в данных условиях. Широкому расселению бычковых рыб способствует их необычайная эврибионтность. Бычки Книповича способны жить, размножаться и развиваться в большом диапазоне температуры воды и концентрации кислорода, имеют широкий спектр питания, способны быстро нарастить численность популяции за счет раннего созревания, особенностей оогенеза (порционное икрометание) и высокой эффективности нереста (охрана кладок икры самцом) (Москалькова, 1960; Boltachev et al., 2019). Все это позволяет предположить возможность широкого расселения бычков Книповича по р. Волге.

Выводы. По совокупности морфологических признаков и данных молекулярно-генетического анализа обнаруженный в верхнем течении незарегулированного участка р. Волги экземпляр "Gobiidae sp." идентифицирован как длиннохвостый бычок Книповича, *Knipowitschia longecaudata*. Особенности биологии (раннее созревание, короткий жизненный цикл, экологическая пластичность) указывают на высокую вероятность дальнейшего расширения ареала этого вида.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (Приложениие, табл. S1–S3) публикуется только в электронном формате на сайтах https://link.springer.com и https://www.elibrary.ru.

Рис. 2. Укорененное филогенетическое дерево для локуса COI. Приведено байесово ультраметрическое дерево с аутгруппой *Benthophilus stellatus*. Определение видов авторами работ показаны в виде серых столбцов; номерами обозначены филогенетические линии, выделенные на основании алгоритма оптимизации порога дивергенции и кластеризации. Результат делимитации на основании генетических данных представлен в виде черных столбцов. Показана поддержка ветвления по ключевым узлам: значения апостериорной вероятности для BI (первая цифра) и значения бутстрепа для ML (вторая цифра). Номера последовательностей соответствуют записям NCBI GenBank.

Для авторизованных пользователей таблицы доступны по адресу https://doi.org.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность Д.Д. Павлову (Институт биологии внутренних вод РАН) и А.А. Махрову (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за всестороннюю помощь в работе, а также двум анонимным рецензентам за предложенные дополнения и исправления текста рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Экспедиции на НИС "Академик Топчиев" проведены в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, тема 121051100104-6. Генетический анализ выполнен при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 20-34-70020.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1: Рыбы и моллюски. Санкт-Петербург: Товарищество науч. изданий КМК.

Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Ильин Б.С. 1928. Два новых рода и новый вид бычков (Gobiidae) из Каспийского моря // Труды Астраханской рыбохозяйственной станции. Т. 6. С. 39.

Москалькова К.И. 1960. Некоторые особенности роста и размножения бычка Книповича в Таганрогском заливе // Труды Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства. Т. 1. С. 441.

Решетников Ю.С. 2013. Рыбы в заповедниках России. Т. 2: Морские рыбы. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Boltachev A.R., Karpova E.P., Bdodovich I.V. et al. 2019. The modern status of populations and feeding habits of the Longtail Dwarf Goby *Knipowitschia longecaudata* (Gobiidae) in the Don River Delta and the Eastern part of Taganrog Bay // J. Ichthyol. V. 59. P. 372. https://doi.org/10.1134/S0032945219020048

Cicek E., Fricke R., Eagderi S. et al. 2019. *Knipowitschia ephesi* Ahnelt, 1995, a junior synonym of *Gobius ricasolii* Di Caporiacco, 1935 (Teleostei: Gobiidae) // Zoology in the Middle East. V. 65. P. 330. https://doi.org/10.1080/09397140.2019.1648402

Hirsch P.E., N'Guyen A., Adrian-Kalchhauser I., Burkhardt-Holm P. 2016. What do we really know about the impacts of one of the 100 worst invaders in Europe? A reality check // Ambio. V. 45. P. 267. https://doi.org/10.1007/s13280-015-0718-9

Karabanov D.P., Bazarov M.I., Kodukhova Y.V. 2014. First record of Round goby *Neogobius melanostomus* (Perciformes, Gobiidae) in the Uglich Reservoir (Volga River Basin) // Inland Water Biology. V. 7. P. 406. https://doi.org/10.1134/S1995082914040063

Karabanov D.P., Kodukhova Y.V. 2018. Biochemical polymorphism and intraspecific structure in populations of Kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from natural and invasive parts of its range // Inland Water Biology. V. 11. P. 496. https://doi.org/10.1134/S1995082918040107

Karabanov D.P., Bekker E.I., Shiel R.J., Kotov A.A. 2018a. Invasion of a Holarctic planktonic cladoceran *Daphnia galeata* Sars (Crustacea: Cladocera) in the Lower Lakes of South Australia // Zootaxa. V. 4402. P. 136. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4402.1.6

Karabanov D.P., Pavlov D.D., Bazarov M.I. et al. 2018b. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama reservoirs (Results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017) // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. V. 82(85). P. 67. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0013

Kartavtsev Y.P. 2018. Barcode index number, taxonomic rank and modes of speciation: Examples from fish // Mitochondrial DNA, Part A. V. 29. P. 535. https://doi.org/10.1080/24701394.2017.1315570

Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol: Springer.

Makhrov A.A., Artamonova V.S., Karabanov D.P. 2013. Finding of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel) (Actinopterygii: Cyprinidae) in the Brahmaputra River basin (Tibetan Plateau, China) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 4. P. 174. https://doi.org/10.1134/S2075111713030089

Medvedev D.A., Sorokin P.A., Vasil'ev V.P. et al. 2013. Reconstruction of phylogenetic relations of Ponto-Caspian gobies (Gobiidae, Perciformes) based on mitochondrial genome variation and some problems of their taxonomy // J. Ichthyol. V. 53. P. 702. https://doi.org/10.1134/S0032945213060064

Pentinsaari M., Ratnasingham S., Miller S.E., Hebert P.D.N. 2020. BOLD and GenBank revisited – Do identification errors arise in the lab or in the sequence libraries? // PLoS One. V. 15. P. e0231814. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231814

Rangel-Medrano J.D., Ortega-Lara A., Marquez E.J. 2020. Ancient genetic divergence in bumblebee catfish of the genus *Pseudopimelodus* (Pseudopimelodidae: Siluriformes) from northwestern South America // PeerJ. V. 8. P. e9028. https://doi.org/10.7717/peerj.9028

Ratnasingham S., Hebert P.D.N. 2013. A DNA-based registry for all animal species: The barcode index number (BIN) system // PLoS One. V. 8. P. e66213. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066213

Thacker C.E., Gkenas C. 2019. Morphometric convergence among European sand gobies in freshwater (Gobiiformes: Gobionellidae) // Ecology and Evolution. V. 9. P. 8087–8103. https://doi.org/10.1002/ece3.5375

Thacker C.E., Gkenas C., Triantafyllidis A. et al. 2019. Phylogeny, systematics and biogeography of the European sand gobies (Gobiiformes: Gobionellidae) // Zool. J. Linn. Soc. London, Zool. V. 185. P. 212. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly026

Finding of Longtail Dwarf Goby *Knipowitschia longecaudata* (Actinopterygii: Gobiidae) in the Upper Part of Unregulated Section of the Volga River

Yu. V. Kodukhova[1] and D. P. Karabanov[1, *]

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

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

A new finding of long-tail dwarf goby *Knipowitschia longecaudata* (Kessler, 1877) from the upper reaches of the unregulated section of the Volga River (Krasnoarmeysky district, Volgograd city, 48°29′ N, 44°44′ E) is described. Data on the morphological and genetic variability of *Knipowitschia longecaudata* are given. A low genetic differentiation between the sympatric species *K. longecaudata* and *K. caucasica* is shown, which requires particular attention when identifying these species. It is assumed that the donor region for this species into the Volga could be the reservoirs of the River Don basin, while the Volga-Don canal was the transit corridor. There is a high probability of further dispersal of long-tail dwarf goby into the waterbodies of the Lower and Middle Volga.

Keywords: Volga River, *Knipowitschia longecaudata*, new records